



Ecología en Bolivia

Revista del Instituto de Ecología

Número Especial

Bases agroecológicas para una agricultura
con descanso: TROPANDES - Bolivia



Universidad Mayor de San Andrés

El Instituto de Ecología - que depende de la Carrera de Biología, de la Facultad de Ciencias Puras y Naturales de la Universidad Mayor de San Andrés - fue creado desde 1978 en La Paz, Bolivia. La primera publicación divulgada bajo la Revista Ecología en Bolivia salió en 1981. Nuestro interés es el de divulgar la información científica generada mediante la investigación biológica y ecológica de Bolivia, en motivación de los jóvenes profesionales y el establecimiento de redes en diferentes áreas de especialidad en ecología.

ECOLOGÍA EN BOLIVIA

Volúmen 41(3), Diciembre de 2006

Mónica Moraes R.

Editor en Jefe

Instituto de Ecología - La Paz, Bolivia

Comité Editorial

Luis Fernando Aguirre	Centro de Biodiversidad y Genética, UMSS, Bolivia
Stephan Beck	Herbario Nacional de Bolivia
José Clavijo	Museo del Instituto de Zoología "Francisco Fernández Yépez", Venezuela
Ignacio de la Riva	Museo Nacional de Ciencias Naturales
Peter Feinsinger	Northern Arizona University, USA
Stephan Halloy	Crop & Food Research Institute, Nueva Zelanda
Sebastian Herzog	Asociación Armonía / BirdLife International, Bolivia
Blanca León	Universidad de Texas, USA
Bonifacio Mostacedo	Proyecto de Manejo Forestal Sostenible, Bolivia
Luis Fernando Pacheco	Estación Biológica Tunquini, Instituto de Ecología, Bolivia
Lilian Painter	Wildlife Conservation Society, Bolivia
Damian Rumiz	Wildlife Conservation Society, Bolivia
Renate Seidel	Herbario Nacional de Bolivia
Javier Simonetti	Universidad de Chile
Robert Wallace	Wildlife Conservation Society, Bolivia

Diagramación

Virginia Padilla

Editorial Instituto de Ecología

Casilla 10077, Correo Central, La Paz, Bolivia

Tels.: (591-2) 2792582 - 2792416

Fax: (591-2) 2797511 - Correo electrónico: ecologiaenbolivia@yahoo.com

Todos los Derechos Reservados

ISSN: 1605-2528

Depósito Legal: 4-31475-99

Foto de la tapa: Vista panorámica tomada desde avión de la localidad de Patarani mostrando áreas de cultivos.

(D. Hervé)

Impresión: Plural Editores / 2411018 / La Paz - Bolivia

CONTENIDO

Número Especial

Bases agroecológicas para una agricultura
con descanso: TROPANDES – Bolivia

Editado por Dominique Hervé, Stephan Beck & Mónica Moraes R.

Homenaje a Pierre Bottner

Prefacio

Tarsy Carballas i

Introducción - Balance de investigaciones sobre la reconstitución de la fertilidad del suelo en el Altiplano central Boliviano (TROPANDES – Bolivia)

Dominique Hervé & Stephan Beck 1

Evolución del sistema de *aynuqa* durante una década en cuatro comunidades del Altiplano boliviano

Claudia Chumacero Moscoso & Magda Camacho 19

Dinámica sucesional de la vegetación en un sistema agrícola con descanso largo en el Altiplano central boliviano

Teresa Ortuño, Stephan Beck & Lina Sarmiento 40

El ciclo global del carbono y sus consecuencias en el Altiplano boliviano

Bernard Saugier & Jean-Ives Pontailier 71

Descomposición de la hojarasca y raíces en un sistema de descanso largo (Altiplano boliviano)

Marie-Madeleine Coûteaux, Dominique Hervé & Stephan Beck 85

Efecto del descanso agrícola sobre la microbiota del suelo (Patarani – Altiplano central boliviano)

Ruth Sivola de Cary & Wilma Angulo 103

Modelización de la evolución de la materia orgánica en suelos en descanso (Altiplano seco boliviano)

Pierre Bottner, Dominique Hervé, Ruben Callisaya, Klaas Metselaar & Marc Pansu 116

Construcción de un balance de nitrógeno en cultivos de papa bajo rotación con largo descanso

Dominique Hervé, Víctor Mita & Marie-Madeleine Coûteaux 133

Efecto de leguminosas nativas en terrenos en descanso sobre la microbiota del suelo durante un cultivo de papa (Altiplano central boliviano)

Ruth Sivola de Cary & Dominique Hervé 154

Homenaje a Pierre Bottner

Nacido el 4/05/1935 y fallecido el 15/10/06 en Francia. Apasionado de América latina, Pierre Bottner - Director de Investigación en el CNRS (Francia) - fue asesor del trabajo de doctorado de Lina Sarmiento (hoy directora del ICAE, Venezuela) y participó en varios proyectos de investigación internacionales sobre ecosistemas andinos. Fue un experimentador riguroso y especialista en trazadores isotópicos, sus investigaciones se plasman en un modelo del ciclo del carbono y del nitrógeno (MOMOS) con el cual propuso mecanismos de secuestro en el suelo de gases con efecto invernadero y de recuperación de la fertilidad del suelo durante los descansos. Este último fue el objetivo del proyecto TROPANDES que le debe gran parte de su éxito. Pierre, muchas gracias por tu ejemplo, no te vamos a olvidar.

Prefacio

Sale a la luz un número especial de la revista **Ecología en Bolivia**, dedicado con mucho acierto, a la publicación de una parte de los resultados y conocimientos adquiridos en Bolivia en el marco del proyecto denominado TROPANDES, acrónimo del título de un proyecto internacional **“Fertility Management in the Tropical Andean Mountains: Agroecological Bases for a Sustainable Fallow Agriculture”**. TROPANDES ha sido un ambicioso proyecto, financiado por la Comunidad Económica Europea (INCO-DCXIIIC18CT98-0263) y ha sido desarrollado por siete grupos de investigación que son los siguientes:

- Como coordinador del proyecto: Instituto de Investigaciones Agrobiológicas de Galicia del CSIC (Santiago de Compostela, España) dirigido por la Prof. Tarsy Carballas;
- Como contrapartes:
 - o Instituto de Ecología de la Universidad Mayor de San Andrés (La Paz, Bolivia), grupo liderizado por el Dr. Stephan Beck;
 - o Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas de la Universidad de Los Andes (Mérida, Venezuela) dirigido por la Prof. Maximina Monasterios;
 - o Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive del CNRS (Montpellier, Francia), grupo liderizado por el Dr. Pierre Bottner;
 - o Plant Research International (Wageningen, Holanda) representado por el Dr. Klaas Metselaar;
 - o Laboratoire d'Écophysiologie Végétale de l'Université de Paris Sud (Orsay, Francia) dirigido por el Dr. Bernard Saugier y
 - o Laboratoire d'Etudes Rurales del IRD (Montpellier, Francia), grupo liderizado por el Dr. Dominique Hervé.

La meta global de este proyecto fue ambiciosa: Aumentar los ingresos de los pequeños productores campesinos y, en consecuencia, elevar el nivel y la calidad de vida de la población rural de los Andes Centrales y del Norte (Bolivia y Venezuela). Se aplicó en ambos sitios en sistemas de agricultura con descanso, caracterizada por la secuencia de un corto periodo de cultivo (papas en primer lugar, seguidas de cereales), durante el cual la fertilidad del suelo baja rápidamente, seguido de un periodo más o menos largo de descanso pastoreado (entre 1 y 10 años, pero con parcelas mayores a 20 años en Bolivia), durante el cual el suelo recupera su fertilidad.

El objetivo científico principal fue llegar al conocimiento de las bases agroecológicas del funcionamiento de este tipo de agricultura. Se trataba de entender la dinámica de la fertilidad del suelo y de averiguar si se puede influir en ella para aumentar el periodo de cultivo y disminuir el periodo de descanso, lo que aumentaría la productividad de los campos de cultivo. Otros objetivos, no menos importantes, son: a) Analizar los sistemas agrícolas con descanso, a escala regional y local, analizando la dinámica del uso de la tierra y sus determinantes con un aporte cartográfico, b) Desarrollar modelos de simulación integrados del funcionamiento del sistema agroecológico, es decir de la sucesión cultivo-descanso, con el fin de poner a disposición de los investigadores, técnicos agrícolas y productores de la zona, herramientas informáticas que les ayuden en la toma de decisiones.

Para alcanzar estos objetivos, se realizaron varios experimentos, muestreos en parcelas de agricultores y estudios de laboratorio. Todos estos estudios y experimentos se desarrollaron sobre suelos y parcelas ubicadas en la zona altoandina de la puna en Bolivia y del páramo en Venezuela, donde la población rural practica agricultura con descanso. En Bolivia, la zona de estudio corresponde al Altiplano Central y Norte con estudios más detallados en la Estación Experimental

de Patacamaya (manejada anteriormente por el IBTA) y la comunidad vecina de Patarani a 3.800 m, donde la precipitación anual llega a 350-400 mm y secundariamente en la comunidad de Huaraco, situada más al Sur. En Venezuela, el área estudiada incluye a la zona alta de las cuencas de los ríos Chama, Santo Domingo y Moratán con precipitaciones de 800-1.500 mm por año, aunque se desarrollaron estudios específicos en el valle de Quebrada Piñuelas (Gavidia, Sierra Nevada de Mérida), entre 3.350 y 3.700 m.

Los estudios comprenden un amplio rango de aspectos, como los siguientes:

- Caracterización de las propiedades de los suelos, físico-químicas, bioquímicas (cinéticas de mineralización del C y N *in situ* y en laboratorio, con o sin elementos trazadores, ¹⁵N y ¹⁴C) y microbiológicas (población microbiana, biomasa microbiana, entre otros);
- Estudio diacrónico y sincrónico de la sucesión vegetal durante el descanso para estimar la biomasa y la necromasa producidas, así como del cultivo de papa como inicio de rotación;
- Caracterización química de hojarasca y raíces y cinética de mineralización de los restos de las diversas especies vegetales durante el ciclo cultivo-descanso;
- Elaboración de cinco modelos de simulación del cultivo de papa (LINTUL), de la producción de biomasa durante el descanso (FAPROM), del balance hídrico (SAHEL) y de la cinética de mineralización de la materia orgánica - C y N (MOMOS) - todos integrados entre sí y al modelo que simula el funcionamiento de una unidad de producción familiar (FINPUPA).

Parte de estos estudios han sido publicados y otros se reflejan en los artículos incluidos en este número especial de Ecología en Bolivia, por los cuales se puede juzgar la profundidad con que han sido tratados diversos aspectos del problema planteado y objeto de investigación de TROPANDES.

Como Coordinadora del proyecto, debo indicar que me siento muy orgullosa del inmenso trabajo serio, riguroso y eficaz desarrollado por todos los grupos de investigación. La enorme cantidad de conocimientos, puesta a disposición de la comunidad científica y de comunidades campesinas, servirá como referencia obligada para futuros trabajos y para la toma de decisiones en el ordenamiento territorial y la planificación de cultivos.

Finalmente quiero manifestar la satisfacción personal que he sentido al coordinar este proyecto, no sólo por el placer de trabajar con los grupos participantes sino también por la oportunidad que me han dado de conocer a los valientes habitantes del valle de Gavidia y de las comunidades de Patarani y Huaraco. Mis agradecimientos van a las instituciones de los dos países andinos, el Instituto de Ecología de Bolivia y el Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas de Venezuela, por su siempre cálida acogida a los investigadores de otras instituciones y al Comité Editorial de este número especial por invitarme a redactar este prólogo. Por último, mi felicitación a la Editora en Jefe de la revista Ecología en Bolivia por la decisión de dedicar un número especial al proyecto TROPANDES.

M^a Tarsy Carballas
Profesora de Investigación del CSIC
Coordinadora de TROPANDES

Introducción

Balance de investigaciones sobre la reconstitución de la fertilidad del suelo en el Altiplano central Boliviano (TROPANDES – Bolivia)

Dominique Hervé¹ & Stephan Beck²

¹Institut de Recherche pour le développement, IRD, BP 64501, 34394 Montpellier Cedex 5, Francia, herve@mpl.ird.fr

²Instituto de Ecología, Herbario Nacional de Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés, Correo Central Casilla 10077, La Paz, Bolivia, lpb.dir@acelerate.com

En este número especial de la revista *Ecología en Bolivia* se presentan resultados del proyecto TROPANDES obtenidos en Bolivia (1998–2002) sobre la gestión de la fertilidad del suelo en sistemas de cultivo con descanso largo (Comunidad Europea, INCO-DC, ERBIC18CT98-0263). El equipo de TROPANDES en Bolivia reunió a investigadores del Instituto de Ecología (IE) de la Universidad Mayor de San Andrés (UMSA) en La Paz y del Institut de Recherche pour le Développement (IRD), asociados mediante un acuerdo UMSA-IRD y del Instituto Boliviano de Tecnología Nuclear (IBTEN), a los cuales se incorporaron investigadores del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) y del Herbario Nacional de Bolivia (LPB). Esta publicación ha sido financiada por el Instituto de Ecología (La Paz, Bolivia) y la red andina MOSAndes, una red de investigación en agrobiología del suelo, financiada por Venezuela y el CYTED España entre 2000 y 2004, que ha ampliado la red de contrapartes inicializada por el proyecto TROPANDES con nuevos asociados latinoamericanos de Colombia, Cuba, Ecuador y Perú. Aprovechamos la oportunidad de este número especial para realizar un balance de las investigaciones realizadas en Bolivia desde 1998 en TROPANDES, citando también tesis sustentadas y artículos ya publicados antes de este número especial (Anexo 1).

Hacemos primero una reseña de las investigaciones conducidas en el mismo tema y lugar por el IE y el IRD. Luego situamos el sitio del proyecto TROPANDES cuyos objetivos han sido expuestos en el prefacio, en el contexto edafo-climático del Altiplano Central de Bolivia. En una tercera parte, rescatamos los resultados más saltantes y esbozamos futuras pistas de investigación.

Trabajos anteriores del IE y del IRD relacionados con TROPANDES

La asociación del IE y del IRD que ha permitido este trabajo es el fruto de un interés compartido de largo alcance en el Altiplano boliviano. La investigación que se presenta en este número especial resulta sobre todo de un encuentro entre dos corrientes de investigación llevados por ambas instituciones, en ecología (Anexo 2) y en agronomía (Anexo 3).

El Instituto de Ecología fue creado en La Paz en 1978. Heinz Ellenberg, su promotor y colaborador cercano, fue uno de los primeros en adelantar investigaciones sobre el funcionamiento de los ecosistemas terrestres en el marco del programa “International Biological Program – IBP” (Ellenberg 1971, Ellenberg *et al.* 1964, 1986) y del programa “Man and Biosphere – MAB” de la UNESCO (Ellenberg 1979, 1981, 1982). Esta orientación de ecología funcional empleó Ruthsatz

(1977) en la puna del norte de Argentina y luego se aplicó durante quince años a los estudios en la puna del Altiplano boliviano. En los años 1979-1994, el Instituto de Ecología ha desarrollado trabajos de investigación integrados sobre la comunidad de Huaraco, en el Altiplano central (Hanagarth & Fisel 1983), encofisiología (Lieberman & Lorini 1979, Lorini & Geyger 1982, Lorini *et al.* 1984, Wiesenmüller 1990, Geyger *et al.* 1992), en suelo y nutrientes de plantas (Ruiz 1982, Salm 1983a, 1983b, 1984, Salm & Gehler 1987, Bustamante & Ruiz 1987, 1988, Amurrio 1992, Chilon 1992, Gehler 1992, Sivila 1994) y en el estudio de la flora y de la fitosociología (Ruthsatz 1982, 1983, Beck 1985, 1988). El uso de la tierra y de sus productos reflejan los trabajos de Fisel & Hanagarth (1983), Lieberman & Fisel (1983), Ruthsatz & Fisel (1983), Hanagarth (1987, 1989a, 1989b) y Fisel (1989). Hicieron una síntesis parcial de los trabajos realizados en la comunidad de Huaraco Lorini (1994) y Morales (1994). Lieberman (1987, 1989) y Lieberman *et al.* (1987) efectuaron estudios en la puna húmeda sobre el uso de tierra en Huarina, en la orilla del lago Titicaca y en el Altiplano norte.

El Institut de Recherche pour le Développement (IRD, ex-ORSTOM), mediante un convenio con el IBTA (Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria) hoy desaparecido, realizó investigaciones interdisciplinarias entre 1990 y 1998 sobre las dinámicas del descanso de la tierra, en las comunidades de Pumani (al Norte de Patacamaya), Patarani (Camacho 1995, Rivera 1995) y en la estación experimental de Patacamaya (Hervé & Condori 1996), situadas en el Altiplano central, pero en su límite norte. Alrededor de la ciencia agronómica se reunieron investigadores de varias disciplinas en la comunidad de Pumani para realizar un diagnóstico integral sobre las funciones del descanso de la tierra, que fue sintetizado en publicaciones colectivas (Hervé *et al.* 1994, Genin *et al.* 1995, Rivière *et al.* 1996, Hervé & Rivière 1998). La comunidad de Pumani es un caso representativo para los Andes centrales

de la gestión comunal de los sistemas de cultivo con descanso largo y pastoreado (Hervé 1994a). Las disciplinas involucradas fueron la agronomía de los sistemas de cultivo (Pozo & Hervé 1992, Brugioni 1994, Hervé *et al.* 1994), asociada desde los años 1990 a la ecología del suelo (Hervé 1994b, Esprella *et al.* 1994, Sivila & Hervé 1994, Hervé 1995, Hervé & Ramos 1996, Hervé & Sivila 1997), la zootecnia asociada al pastoralismo (Genin & Fernandez 1994), la forestería (Ayangma & Hervé 1996), la antropología y la sociología (Rivière 1994, Pacheco, 1994, Hervé & Rivière 2000) y la geografía (Hervé & Ayangma 2000); estos aportes fueron en parte integrados por la modelización (Hervé *et al.* 2003).

TROPANDES

En una agricultura campesina sin uso de insumos, el largo descanso tiene varias funciones: reserva de tierra, fuente de leña y forrajes, control de plagas y nemátodos, aparte de la función de reconstitución de la fertilidad del suelo, que más comunamente se le reconoce. El debate sobre la reducción del tiempo de descanso debe entonces apuntar a las vías de substitución de cada una de estas funciones. Por ejemplo, el control químico de nemátodos es muy caro y fuera del alcance de los productores y ciertos de ellos están hospedados por especies vegetales del descanso. La producción máxima de forraje se obtiene en los cinco primeros años del descanso pero este tiempo resulta insuficiente para el crecimiento de los arbustos extraídos para leña en la labranza. Se necesita una mejor comprensión de los procesos de colonización del descanso para pensar influir en ellos. Un balance de estas funciones del descanso en el altiplano boliviano, analizadas desde los puntos de vista de varias disciplinas, se presenta en la síntesis de Hervé *et al.* (1994). Varios trabajos concuerdan en la dificultad de un diagnóstico integrando los diferentes componentes de la fertilidad del suelo (Sarmiento *et al.* 1993, Hervé 1994, Hervé

& Sivila 1997, Pestalozzi 2000). En el Altiplano boliviano, dos factores son escasos, el agua y el nitrógeno del suelo. En TROPANDES se trató entonces de discutir el papel de la materia orgánica en la reconstitución de la fertilidad del suelo durante el descanso y el ciclo de cultivo encabezado por la papa, a partir del análisis de los ciclos del carbono y del nitrógeno en el suelo mediante marcadores isotópicos.

Ubicación y contexto edafo-climático

El Altiplano boliviano es una planicie de altura (entre 3.600 y 4.100 m) con varias serranías, que se extiende en cerca de 100.000 km². Corresponde a una antigua depresión lacustre entre la Cordillera Real al Este y la Cordillera Oriental (Servant & Fontes 1978, Servant & Vildary 1978) de la cual quedan solamente la cuenca endorreica del lago Titicaca, lagos y salares altiplánicos. Más de la cuarta parte de la población rural boliviana vive en el Altiplano. La pluviometría decrece (800 a 200 mm) y la temperatura promedio baja (10°C a 5°C) según un gradiente Norte-Sur, lo que define una aridez creciente hacia el Sur. Se puede distinguir entonces el Altiplano norte con precipitaciones de 600 a 800 mm, el Altiplano central con precipitaciones promedio de 400 mm (300-500 mm) y el Altiplano sur con precipitaciones inferiores a 300 mm, que corresponden respectivamente a la puna semi-húmeda, semi-árida y árida (Ellenberg 1981).

El proyecto TROPANDES trabajó en la puna semiárida en el área de influencia de la estación experimental de Patacamaya (hoy desaparecida) entre 1998 y 2002 (Figura 1). En Patacamaya, se instalaron cercos de clausura alrededor de dos parcelas de 3 y 8 años de descanso. En la comunidad de Patarani, vecina a Patacamaya, se monitorearon parcelas campesinas de uno a más de veinte años de descanso. En Patacamaya, Patarani y Huaraco se evaluaron parcelas campesinas con cultivo de papa dulce y amarga posterior al descanso y sucesiones de papa-papa y papa-cebada. En otra parcela en Patarani

se comparó el efecto de dos coberturas vegetales del descanso (leguminosas nativas y gramíneas) sobre la misma rotación de papa y cebada. Patacamaya y Patarani se sitúan en el límite entre el Altiplano norte - donde dominan hoy en día terrenos en descanso con numerosas hierbas y matas de gramíneas duras - y el Altiplano central, desde donde sobresalen arbustos siempreverdes. La estación experimental de Patacamaya situada a 3.790 m está localizada entre las ciudades de La Paz y Oruro, a 110 km al Sur de La Paz, en las coordenadas 67° 57' Oeste y 17° 15' Sur. La comunidad de Patarani se encuentra a 6 km al Nor Oeste de Patacamaya (68° Oeste y 17° 6' Sur) a 3.800 m y la comunidad de Huaraco (67° 38' Oeste y 17° 22' Sur), 25 km más al Sur, cerca a la carretera que va a Oruro a 3.750 m (3.700-4.200 m).

Martinic *et al.* (1994) relacionaron los datos de temperaturas máximas, mínimas y de precipitación de las estaciones de Patacamaya y de la ciudad de La Paz y Ramírez *et al.* (1995) analizaron la serie 1920-1991 de la precipitación en el observatorio de San Calixto (La Paz). En esta puna semi-árida, los riesgos climáticos son elevados durante la época de cultivo: heladas radiativas, precipitaciones irregulares y sequías (Le Tacon 1989). De los datos obtenidos en Patacamaya entre 1987 y 1991 (Vacher 1998), recordaremos una precipitación promedio anual de 403 mm (80% entre noviembre y abril), una evaporación potencial anual (lisímetros) de 1.270 mm, una precipitación acumulada en los meses de producción de 293 mm muy variada según los años (89-485 mm) y que queda inferior a la demanda climática (Vacher & Imaña 1987). La tabla 1 indica las precipitaciones acumuladas en las épocas de cultivo estudiadas por cada investigador de donde se desprende una fuerte variación interanual. El ciclo 1999-2000 se caracterizó por la ocurrencia de heladas, el ciclo siguiente 2000-2001 por un exceso de precipitaciones que resultó en inundaciones y rebordes de ríos, y el último de 2001-2002 por una sequía durante la

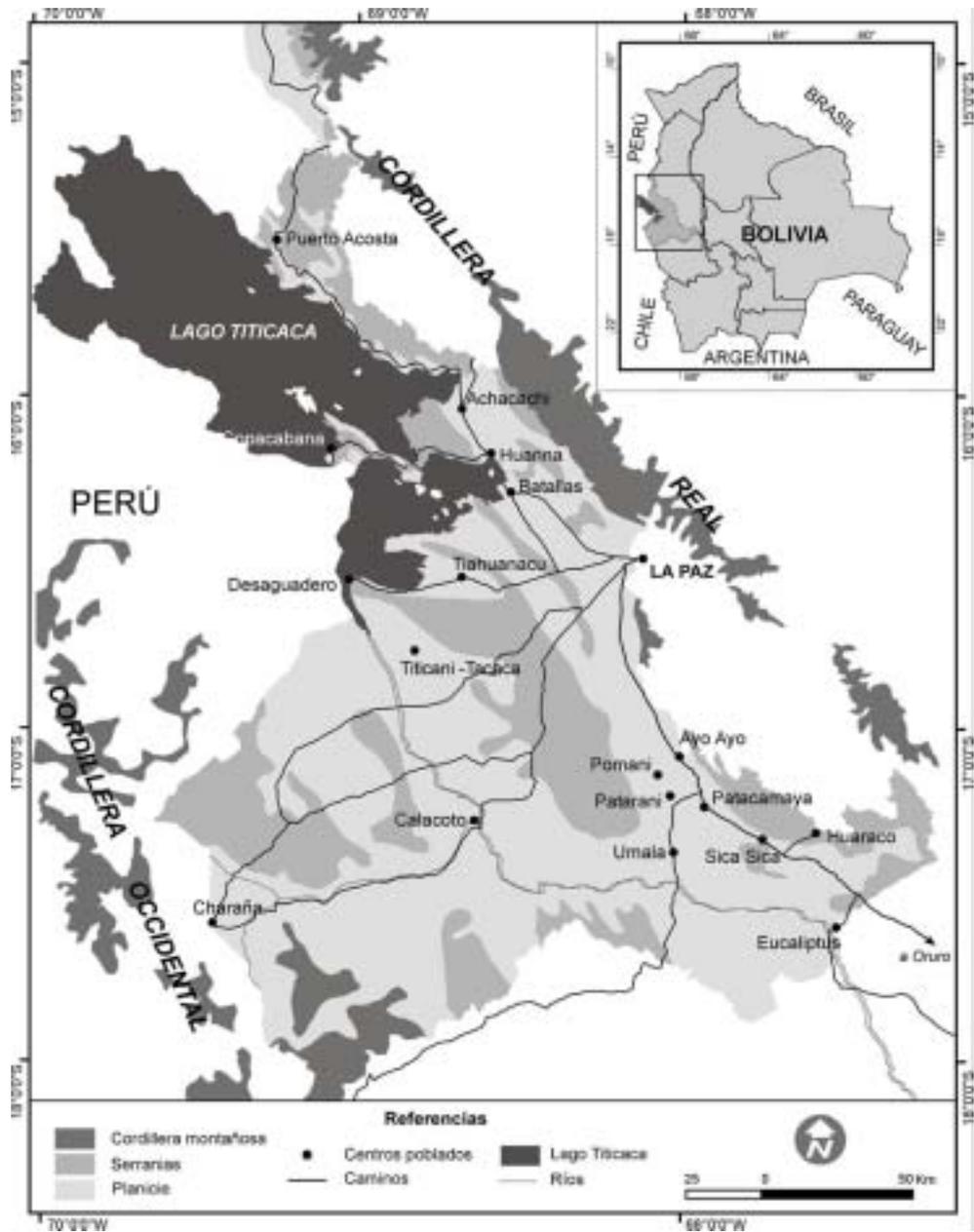


Fig. 1: Mapa de ubicación de los sitios estudiados en TROPANES-Bolivia.

época de cultivos. La temperatura promedia anual es muy estable entre 8 y 10 °C, según la serie de años que se toma como referencia. La probabilidad de tener heladas por debajo de -2°C durante los principales meses de la época de producción es frecuentemente por encima del 30% (Le Tacon *et al.* 1992). A estas alturas, De Bouet du Portal (1993) indica valores elevadas de la radiación global. Los promedios de 1987-1991 fueron, para la radiación global, de 2.260 J/cm²/d en el año y de 2.390 J/cm²/d en la época de cultivo y para la radiación neta de 908 J/cm²/d en el año y 1.060 J/cm²/d en la época de cultivo.

Los contextos edafológicos estudiados en Patarani y Patamaya se caracterizan por un horizonte superficial franco-arenoso. A más de 30 cm se observan dos casos posibles: (1) un horizonte pedregoso que sigue con un horizonte arenoso profundo, (2) un horizonte pedregoso con cimientado areno-arcilloso que sigue con un

horizonte arcilloso más profundo. Un ejemplo del caso 1 se encuentra en Mita (2006), quien describe a un arenosol en Patarani, con horizonte arenoso (68% arena, 6% arcilla) y luego un nivel de piedras con 19% de arcilla, seguido con arena pura (96%) a mayor profundidad. Las mismas características del horizonte 0-20 cm fueron observadas en Patamaya por Hervé & Condori (1996): 78.8% arena, 6.4% arcilla y pH_{H₂O} = 7. Un ejemplo del caso 2 se encuentra en García (1991): un regosol en Patamaya con un primer horizonte franco-arenoso (0-30 cm, 12% de arcilla) y un segundo horizonte pedregoso (30-60 cm, 54% de piedras, 28% arcilla) encima de un horizonte nítidamente arcilloso (71% arcilla); el pH es ligeramente ácido a neutral, pH_{H₂O} = 6.1 a 7.6. Los suelos en Huaraco han sido descritos por Salm (1983a) y por Chilon (1992) y también con relación al agua subterránea (Salm 1984) y al nitrógeno del suelo (Ruiz 1982, Salm 1983b).

Tabla 1: Precipitaciones en Patamaya en épocas de cultivo. Abreviaciones: d.= días.

Años Epoca de cultivo	Precipitación acumulada en la época de cultivo	Fuentes
1998-1999:		
10/98-04/99	334 mm (Patamaya)	Hervé & Mita (2001)
10/98-04/99	398 mm (Huaraco)	Hervé & Mita (2001)
27/11/98-26/11/99	472 mm (365 d.)	Coûteaux <i>et al.</i> (2006)
1999-2000:		
04/11/99-01/05/00	316 mm (179 d.)	Mita (2006)
27/11/99-26/11/00	404 mm (365 d.)	Coûteaux <i>et al.</i> (2006)
2000-2001:		
05/11/00-20/04/01	492 mm (167 d.)	Mita (2006)
27/11/00-26/11/01	551 mm (365 d.)	Coûteaux <i>et al.</i> (2006)
01-12/01	539 mm (365 d.)	Ortuño <i>et al.</i> (2006)
2001-2002:		
26/10/01-20/03/02	183 mm (145 d.)	Mita (2006)
01-12/02	422 mm (365 d.)	Ortuño <i>et al.</i> (2006)

Temas tratados

En primer lugar, Chumacero & Camacho plantean varias preguntas sobre las dinámicas del sistema de *aynuqa* en el Altiplano boliviano: aumento del tiempo de descanso o abandono de los terrenos de *aynuqa* demasiado alejados, que se convierten entonces en fuentes de forraje; intensificación si existe riego y proximidad de un mercado urbano. El seguimiento de la dinámica del uso del suelo en cuatro comunidades y en un plazo de 10 años nos enseña que el sistema de *aynuqa* cambia pero sin desaparecer. Este resultado documenta un análisis compartido por otros autores; merecería mayor atención de parte de los diseñadores de la reforma agraria.

Con el seguimiento sincrónico y diacrónico de varias parcelas en la comunidad de Patarani y un enfoque de ecología funcional, Ortuño, Beck & Sarmiento estudian las sucesiones vegetales durante el descanso. La distribución de las especies revela la etapa de la sucesión vegetal, pero sobre todo las características climáticas del año. Mediante el seguimiento de *litterbags* para algunas especies, Coûteaux, Hervé & Beck evalúan la calidad de las necromasas incorporadas al suelo y su velocidad de descomposición. Saugier considera a estos trabajos en la perspectiva más amplia de los cambios climáticos globales y presenta con Pontaillier datos originales sobre la capacidad fotosintética de algunas especies vegetales del Altiplano boliviano. Estas mediciones merecerían ser extendidas a muchas otras especies importantes en el Altiplano boliviano. En la ecología del suelo, se trató de esclarecer la dinámica del nitrógeno en el suelo durante el descanso y luego durante el cultivo. Recalamos tres originalidades de estas investigaciones: (1) el papel asignado a la microbiota del suelo y la biomasa microbiana en la etapa de mineralización - deducido de resultados obtenidos anteriormente tanto en Venezuela como en

Bolivia - fue confirmado y explorado; (2) el interés de los trazadores isotópicos ^{14}C y ^{15}N para seguir los procesos de mineralización de la materia orgánica en el suelo y (3) el aporte de la modelización para entender estos procesos. Mientras Sivila analiza la evolución de la microbiota del suelo en función de la duración del descanso (Sivila & Angulo) y durante el cultivo de papa según la cobertura vegetal del descanso, con o sin leguminosas (Sivila & Hervé), Bottner *et al.* aplican una versión simplificada del modelo MOMOS para simular la cinética de la descomposición de la materia orgánica en el suelo, a partir de biomásas que provienen sea del descanso, sea del cultivo.

Se valorizó una red de parcelas experimentales de cultivos de papa después del descanso para construir un balance del nitrógeno en papa (Hervé, Mita & Coûteaux), una etapa necesaria para discutir del número de años de cultivo permitido por la duración del descanso. La descomposición del estiércol de ovinos y de los residuos de cultivo de papa se presenta fuera de este número especial de la revista Ecología en Bolivia (Coûteaux, Hervé & Mita) y la modelización de la sucesión de cultivos papa-cebada en una tesis de maestría (Mita 2006). Los resultados obtenidos de las diferentes disciplinas involucradas se valorizan en la construcción de modelos determinísticos y de simulación del agroecosistema: descanso - cultivo de papa, que se presentan en otras revistas. Así Martineau (2005) logró reducir la gran diversidad de especies del descanso, muchas de ellas con rango de tolerancia amplio, para formular un modelo de simulación del descanso con solo seis especies representativas de los grupos funcionales. Se presenta en este número de la revista Ecología en Bolivia una versión adaptada para TROPANDES del modelo MOMOS de descomposición de la materia orgánica del suelo, que es solo uno de los cinco modelos elaborados en el proyecto (ver Carballas en el prefacio).

Principales alcances y logros

Resultados originales

Ciertos grupos de especies vegetales han sido reconocidos como indicadores de clases de edades de descanso (Ortuño, Sarmiento & Beck). En descansos recientes, se nota una mayor presencia de especies anuales y/o oportunistas como *Erodium cicutarium*, *Bromus catharticus*, *Tagetes multiflora* y *Tarasa tenella* que se mantienen durante varios años en la sucesión. El aumento de especies de hábito perenne con crecimiento lento y gradual - como es la gramínea *Stipa ichu* y las diversas especies de *Nassella*, *Baccharis incarum* y *Parastrephia lepidophylla*, se observa en descansos hasta de seis años. La proporción de estas especies sube después no linealmente hasta los 10 y 20 años. Existen especies que solo ingresan en el sistema después de varios años de descanso como *Spergularia andina*, *Plantago sericea*, *Crassula connata* y *Portulaca perennis*. Se constata que la vegetación es relativamente poco diversa y adaptada a una presión de pastoreo por los ovinos y bovinos donde domina una capa de vegetación de solamente 0-5 cm. En Gavidia (Venezuela) se observa una gran diversidad de arbustos y diferentes trayectorias de sucesión vegetal. En la puna de Patacamaya, las tres principales especies de arbustos, *Baccharis*, *Parastrephia* y *Tetraglochin* cuentan con un sistema radicular muy profundo (más de 3 m) y una capacidad de micorrización en plantas jóvenes, verificada para los dos primeros géneros (Lipa 2006). En las comunidades estudiadas ya no quedan terrenos no pastoreados, pues todo el territorio ha sido en algún momento incluido en una rotación de cultivos, por lo que los terrenos de pastoreo son terrenos en descanso.

Los modelos de producción de biomasa durante el descanso y de mineralización de la materia orgánica en el suelo tuvieron que adaptarse a un sistema semiárido, caracterizado por una escasa cobertura por la vegetación (30

a 50%), efectos microespaciales de colonización del espacio y de protección de plantas por otras (el microclima reinante debajo de los arbustos); se tiene que usar las experiencias de la ecología de las zonas áridas. Se constata también que la composición de la vegetación puede variar significativamente de un año a otro, debido a las variaciones extremas de las condiciones climáticas y muy localmente de un evento lluvioso a otro. Ocurre que algunas especies anuales, bajo condiciones tropicales de montaña, pueden convertirse en bianuales. La sobrevivencia a condiciones a la vez frías y secas conduce a las plantas en asegurar su emergencia solamente en las épocas más favorables (efeméritos) o a buscar horizontes profundos del suelo (plantas en amohadilladas o cojines con sistema radicular muy profundo). A pesar de su baja producción de biomasa aérea y baja cobertura del suelo, estas plantas pueden tener un papel mucho más importante en el incremento de los elementos minerales. De manera general, en estos ecosistemas el sistema radicular representa una biomasa subterránea muy superior a la aérea.

La velocidad de descomposición de tallos y hojas de *Parastrephia lepidophylla* y *Baccharis incarum* es alta (Coûteaux, Hervé, Beck). Al tener tasas iniciales elevadas de nitrógeno y de componentes no estructurales (NS), las hojas de *Parastrephia* perdieron el 60% de su masa en los primeros tres meses de incubación. Este resultado va en contra de lo que se podía esperar de una descomposición más rápida en gramíneas que en arbustos. Resalta entonces su posible uso como abono verde y posiblemente luego de un tratamiento apropiado para extraer aceites esenciales (Ayma *et al.* 1995), como forraje rico en proteínas. Otra especie que se diferencia de las demás por el mayor contenido en nitrógeno y en componentes no estructurales es una pequeña dicotiledónea herbácea europea, naturalizada en América, *Erodium cicutarium*. Se diferencia de las demás por una descomposición más rápida con una pérdida de masa inicial en la

época de lluvias del 40% y después de un año de incubación de 60%. La principal conclusión a la cual llegan Coûteaux, Hervé y Beck es que el sistema de la vegetación del descanso funciona entonces con arbustos que producen abundante necromasa y una hojarasca que se descompone rápidamente por ser rica en N y NS y con gramíneas que mantienen una necromasa disponible mucho más lenta en descomponerse, que queda en pie al centro de las matas (necromasa en pie).

Con el seguimiento durante dos años de litter-bags conteniendo paja marcada con ^{14}C y ^{15}N , se llegó a la conclusión que la edad del descanso no interfiere sobre los procesos, por lo menos para el rango estudiado de 3 a 8 años de descanso (Bottner *et al.*). El nitrógeno es liberado en el Altiplano boliviano por la mineralización de la materia orgánica acumulada durante el descanso, con una tasa de mineralización relativamente alta, en comparación de la medida en Gavidia en el páramo venezolano (Bottner *et al.*). La confrontación de los casos venezolano y boliviano permitió relativizar la hipótesis de una mineralización muy baja por las condiciones climáticas adversas en el Altiplano boliviano. En todo caso, faltó todavía medir en Patacamaya la mineralización neta del nitrógeno del suelo, para completar los datos que Ruiz (1982) y Salm (1983) obtuvieron en Huaraco, que quedan por el momento como las únicas referencias disponibles para el Altiplano boliviano. En el componente microbiológico, se confirmaron resultados anteriores. En suelos pobres con tasa muy baja en nitrógeno del suelo, (1) la actividad microbiana adquiere un papel importante en acumular nitrógeno y cederlo paulatinamente al suelo (Sivila & Angulo); convendría sincronizar esta liberación de nitrógeno con las necesidades de los cultivos; (2) la actividad micorrícica es generalizada en las especies que colonizan el descanso (Lipa 2006), lo que confirma los resultados anteriores obtenidos en MVA de *Baccharis incarum* (Angulo 1997).

Se puede resaltar dos resultados en cuanto al efecto del descanso sobre el cultivo de papa. El primero es el efecto de leguminosas nativas sobre el rendimiento de papa y su efecto residual sobre los cultivos siguientes de la rotación (Sivila & Hervé). Este resultado abre pistas para la introducción de leguminosas o la revalorización de leguminosas nativas en los terrenos en descanso, por ejemplo con la siembra en zanjas abiertas al inicio del descanso. Se podría esperar de esta medida dos efectos: un incremento de la densidad de regeneración durante el inicio del descanso y un efecto precedente para el cultivo de cabeza de rotación (Mita 2006). El segundo resultado es la dinámica de descomposición del estiércol de ovino y de las necromasas de papa en el siguiente cultivo de papa; pone en debate asunciones aceptadas hasta la fecha sobre la fertilización orgánica de la papa en sistemas de cultivo campesinos (Mita 2006, Coûteaux, Hervé & Mita en prensa).

Logros metodológicos

El primer logro es la cooperación establecida en esta oportunidad entre dos disciplinas - la ecología y la agronomía - para estudiar el sistema de cultivo con descanso que integra la sucesión de cultivos y los estados vegetales post culturales. Se recalca el aporte de la ecología funcional en el estudio integrado de un ecosistema cultivado: descanso largo - papa. Se han abierto perspectivas de aplicar esta metodología en las rotaciones de cultivo completas: descanso largo-papa-cebada-cebada (Mita 2006) y descanso-papa-quinua-cebada.

Los dos siguientes logros son claramente metodológicos. La biomasa microbiana ha sido medida por primera vez en el Altiplano boliviano donde se practicaba hasta ahora el conteo de grupos funcionales de la microbiota del suelo. La evaluación de la biomasa microbiana dio una variable sintética que permite un análisis específico del compartimiento microbiano del suelo, además

de comparaciones con otros ecosistemas y referencias internacionales.

Recientemente se publicó con el apoyo del Instituto de Ecología el trabajo de Müller (2006), al margen de las investigaciones de TROPANDES, que va a ser muy útil por la actualización de la sistemática del género *Baccharis*. En este trabajo el autor incluye a *Baccharis incarum* dentro del complejo de *Baccharis tola* con cuatro subespecies y cuatro variedades. Concretamente la thola (*Baccharis incarum*) que hemos nombrado de esta manera en varios artículos, deberá denominarse como *Baccharis tola* Phil. subsp. *santelicensis* (Phil.) Joch. Müller var. *incarum* (Wedd.) Joch. Müller o más brevemente *Baccharis tola* var. *incarum*.

Desafíos y pistas para el futuro

- Convendría ampliar el diagnóstico sobre la dinámica del sistema de descanso largo pastoreado para todo el Altiplano de Bolivia y no solamente en una franja de cada lado de la carretera La Paz-Oruro. Sería también una manera de confirmar el grado de generalización de las conclusiones a las cuales llegamos. Se podría llevar a cabo sin mayores gastos, pero con el apoyo de redes de ONG's y de las mismas comunidades campesinas. Después de identificar los indicadores más pertinentes, se podría construir escenarios de la dinámica de estos sistemas en el Altiplano boliviano.
- Debido a la variación climática interanual es difícil poner en evidencia los procesos ecológicos acumulativos. Basta con una presencia adecuada de lluvias para reconstituir una población densa de plántulas. Se detectó entre 13 y 25 especies por parcela, pero los conteos sugieren que un mayor número de especies germina en años más lluviosos, como ocurre en ecosistemas secos (López 1999, Ortuño, Beck & Sarmiento 2006). La presencia y funcionamiento del banco de semillas permanente podría explicar el poblamiento

con especies anuales en un año climático favorable. López (1999, 2002, 2003) ha explorado detalladamente este tema del banco de semillas en la prepuna de Bolivia. Sus resultados indican una relación temporal específica de cada especie. Convendría conducir este tipo de investigación también en el Altiplano boliviano. Si luego de un año climático favorable se obtiene una alta densidad de plántulas, que parece resultar de una siembra, ¿cómo explicar que al final del descanso las plantas adultas no logran una cobertura del suelo superior al 30%?

- Dos factores humanos que influyen sobre la vegetación quedan por ser más investigados: el pastoreo (principalmente ovino, pero también bovino) y la extracción de leña (causal, durante los años de descanso y en parte compensada por la regeneración de los arbustos extraídos). Se intentó en el pasado instalar claustros, pero su deterioro ha interrumpido el seguimiento necesario en el largo plazo. También los mecanismos de mortalidad de arbustos deberían ser mejor entendidos para poder formular modelos de senescencia. Una limitante importante para poder emitir un diagnóstico sobre la capacidad de regeneración observada es la ausencia de ecosistema de referencia que podría jugar el papel de un ecosistema natural preservado.
- La perspectiva de un aumento del CO₂ y de un recalentamiento global es favorable a un secuestro o captura del CO₂ en el suelo y en las plantas por una mayor producción vegetal. Pero plantea un nuevo desafío y es el de abastecer las especies vegetales con una cantidad creciente de minerales. Con un modelo de producción de biomasa y un modelo de dinámica del nitrógeno en el suelo, tendríamos las herramientas para diseñar posibles escenarios futuros. Es con esta misma meta que se puede programar la modelización de la elaboración del

rendimiento de los principales cultivos en función del agua y nitrógeno del suelo. Lo que se adelantó en el sistema de cultivo descanso-papa-cebada, se podría desarrollar en otros sistemas de cultivo bastante extendidos, incluyendo en la sucesión a la quinua (*Chenopodium quinoa*) o a leguminosas como la haba (*Vicia faba*) o el tarwi (*Lupinus mutabilis*).

- Se ha comprobado con el análisis de la dinámica de la materia orgánica en el suelo el interés de haber comparado dos ecosistemas de montaña tropical, que corresponden a dos puntos extremos de los Andes: el páramo húmedo en el norte y la puna seca en el sur. Por ejemplo, Ruthsatz (1983) y Dollfus (1981, 1991) recalcaron que en los Andes centrales, las especies se adaptaron a la actividad humana y a los animales domésticos desde hace 10.000 años, cuando el aprovechamiento del medio es mucho más reciente en el páramo venezolano. Se podría valorizar todavía mucho más este tipo de comparación.

Deseamos subrayar finalmente que el proyecto TROPANDES representa un hito en un proceso de acumulación de conocimientos que debiera seguir por adelante. Cuestiones resueltas abren también nuevas preguntas. Pero deseamos que luego de esta etapa estos conocimientos adquiridos sean el objeto de una difusión adecuada hacia el productor campesino y que se popularice al nivel de comunidades y de escuelas rurales. Hay una demanda explícita en este sentido del mundo campesino organizado en sindicatos, de representantes de los pueblos indígenas, así como de los niveles de decisión en Bolivia.

Referencias

Nota: Se cita solamente los artículos no mencionados en los anexos 1, 2 y 3.

- Ayma, L., D. Hervé & M. Sauvain. 1995. Efecto del extracto acuoso de la *Ch'illca* (*Parastrephia lucida*) en el control de la sarna en llamas (*Lama glama*). Pp. 185-194. En: D. Genin, J. Picht & T. Rodríguez (eds.). Waira Pampa. Un Sistema Agropastoril Camélicos-Ovinos del Altiplano Árido Boliviano. ORSTOM-Pac Oruro-IBTA, La Paz.
- Dollfus, O. 1981. El reto del espacio andino. IEP, Lima. 141 p.
- Dollfus, O. 1991. Territorios andinos, reto o memoria. IFEA/IEP, Lima. 221 p.
- López, R. 1999. Cantidad mínima de lluvia que induce la germinación en un semidesierto, la Prepuna (Potosí, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 33: 63-73.
- López, R. 2002. Umbrales de germinación de plantas anuales de la Prepuna y su respuesta a diferentes niveles de precipitación simulada. *Ecología en Bolivia* 37 (1): 15-22.
- López, R. 2003. Soil seed banks in the semi-arid Prepuna of Bolivia. *Plant Ecology* 168: 85-92.
- Martinic, N. J., C. del Castillo, J. J. Vacher & R. Bosseno. 1994. Análisis de ondas de datos de temperaturas máximas, mínimas y de la precipitación en la ciudad de La Paz y en el altiplano. pp. 17. En: Seminario Internacional Sobre Investigaciones Agrometeorológicas en América Central y América del Sur, 23-27 de mayo 1994, OMM-SENHAMI-ORSTOM, La Paz.
- Müller, J. 2006. Systematics of *Baccharis* (Compositae – Asteraceae) in Bolivia, including an overview of the genus. *Systematic Botany Monographs* 76: 1-341.
- Pestalozzi, H. 2000. Sectorial fallow system and the management of soil fertility: the rationality of indigenous knowledge in the high Andes of Bolivia. *Mountain Research and Development* 20 (1): 64-71.
- Ramírez E., J. Mendoza, E. Salas & P. Ribstein. 1995. Régimen espacial y temporal de las precipitaciones en la cuenca de La

- Paz. Bull. Inst. fr. études andines 24 (3) : 391-401.
- Sarmiento, L., M. Monasterio & M. Montilla. 1993. Ecological base, sustainability, and current trends in traditional agriculture in the Venezuelan High Andes. Mountain Research and Development 13 (2):167-176.
- Servant, M. & J.C. Fontes. 1978. Les lacs quaternaires des hauts plateaux des Andes boliviennes. Cahiers ORSTOM, Série Géologie 10 (1) : 9-23.
- Servant, M. & S. Vildary. 1978. Les diatomées des dépôts lacustres quaternaires de l'altiplano bolivien. Cahiers ORSTOM, Série Géologie 10: 25-35.

Anexo 1: Lista bibliográfica (hasta 2006 y aparte del número especial de Ecología en Bolivia) de los trabajos de investigación publicados sobre Bolivia por el proyecto TROPANDES

Nota: Con la opción de poner al alcance del lector la totalidad de las referencias disponibles, por este número especial, los editores han acordado incluir en esta lista las tesis defendidas, los artículos publicados, o en prensa (aprobados pero no editados a la fecha) o enviados (en proceso de evaluación) y separadamente los artículos en preparación. Esta lista no incluye los trabajos publicados en este número especial de la revista Ecología en Bolivia.

- Angulo, W. 1997. Relación simbiótica entre HMA – *Baccharis incarum* y su papel en la recuperación de suelos del altiplano. Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 118 p.
- Bottner, P., M. Pansu, L. Sarmiento, D. Hervé, R. Callisaya-Bautista & K. Metselaar. 2006. Factors controlling decomposition of soil organic matter in the fallow systems of the high tropical Andes: a field simulation approach using ¹⁴C and ¹⁵N labelled plant material. Soil Biology and Biochemistry 38 (8): 2162-2177.
- Camacho, M. 2001. La gestión del espacio y las prácticas de manejo del suelo en la región Altiplánica de Bolivia: el caso de la comunidad de Patarani en la provincia Aroma. Tesis de Magister Scientiae en Ecología y Conservación, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 88 p.
- Chumacero, C. 2003. Dinámica del descanso de tierras en un sistema de cultivo tradicional, en relación a la sucesión vegetal y a la fertilidad de suelos en la comunidad Titicani-Tacaca, la Paz, Bolivia. Tesis Licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 110 p.
- Coûteaux, M.M., D. Hervé & V. Mita. 2004. Dynamique de l'azote issu de la décomposition de résidus de pomme de terre et de fumier ovin dans une culture de pomme de terre en rotation sur deux ans (altiplano bolivien). VI^{ème} Journées de l'Ecologie Fonctionnelle, Rennes, 10-12 mars 2004 (poster). Resumen en el sitio internet <http://jef2004.univ-rennes1.fr/resumes.asp?extract=1>
- Coûteaux, M.M., D. Hervé & V. Mita (en prensa). Carbon and nitrogen dynamics of potato residue and sheep dung in a two-year rotation cultivation in the Bolivian Altiplano. Communications in Soil Science and Plant Analysis (C6098).
- Coûteaux, M.M., L. Sarmiento, D. Hervé & D. Acevedo. 2005. Determination of water-soluble and total extractable polyphenolics in biomass, necromass and decomposing plant material using near-infrared reflectance spectroscopy (NIRS). Soil Biology and Biochemistry 37: 795-799.

- Hervé, D. 2003. Comment la modélisation a-t-elle été développée dans le projet TROPANDES? Intégration des modèles du cycle agro-écologique à l'échelle de la parcelle et couplage avec un modèle de gestion de l'exploitation agricole. Atelier Modélisation Environnement, Session N°6, 11-12/12/03, Institut de Recherche pour le Développement, Natures Sciences Sociétés – Dialogues, Montpellier.
- Hervé D., J.C. Castella & N. Franchesquin. 2005. Couplage entre modèles biophysiques d'un système de culture à jachère longue et modèles d'exploitation agricole. Compte-rendu de la session N°6 de l'AME (Atelier Modélisation Environnement : « Apports de la modélisation à la gestion des ressources naturelles : dialogue entre disciplines »), 11-12/12/03, Institut de Recherche pour le Développement, Natures Sciences Sociétés – Dialogues, Montpellier.
- Hervé, D. & V. Mita. 2001. Comparación de rendimiento y respuesta al nitrógeno del suelo de variedades de papa amarga y dulce en el altiplano central boliviano. X Congreso Cultivos Andinos 4-7/07/01, Jujuy, Argentina, Fundandes-Cip-Condesan-FAO-IDRC-CFI (Resumen).
- Hervé, D., B. Paz, J. Migueis & J.-P. Treuil. 2003. Introduction de la modélisation dans une recherche interdisciplinaire : état et gestion de la jachère dans les Andes. *Natures, Sciences, Sociétés* 11(3): 243-254.
- Lipa, F. 2006. Micorrización en plantas colonizadoras y su relación con la sucesión vegetal de parcelas en descanso de la comunidad de Patarani (Provincia Aroma, La Paz). Tesis Licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 52 p.
- Lipa, F. & R. Sivila de Cary. 2001. Avances preliminares en el estudio de la vegetación sucesional de parcelas en descanso: relación raíz aspectos microbiológicos. Pp. 221-222. En: Resúmenes del cuarto Simposio internacional de desarrollo sustentable en los Andes. La estrategia andina para el siglo XXI. ICAE, Universidad de los Andes, Mérida.
- Martineau, Y. 2003. Le modèle de succession végétale au cours de la jachère (modèle FAPROM). Atelier Modélisation Environnement, Session N°6, 11-12/12/03, Institut de Recherche pour le Développement, Natures Sciences Sociétés – Dialogues, Montpellier.
- Martineau, Y. 2004. Modélisation des successions post-culturales. Application à la gestion durable des agro-écosystèmes des hautes Andes tropicales. Thèse Docteur en Sciences, Universidad de Paris XI, Orsay, discipline: écologie, Paris. 98 p.
- Martineau, Y. & B. Saugier. 2006. Comportement contre-intuitif d'un modèle mécaniste de succession végétale. *C. R. Acad. Sciences, Biologies* 329: 21-30.
- Metselaar, K. 2003a. Le bilan hydrique de la parcelle (modèle SAHEL). Atelier Modélisation Environnement, Session N°6, 11-12/12/03, Institut de Recherche pour le Développement, Natures Sciences Sociétés – Dialogues, Montpellier.
- Metselaar, K. 2003b. La culture de pomme de terre (modèle LINTUL/PAPANDES). Atelier Modélisation Environnement, Session N°6, 11-12/12/03, Institut de Recherche pour le Développement, Natures Sciences Sociétés – Dialogues, Montpellier.
- Mita, V. 2006. Aplicación del modelo DSSAT al sistema de cultivo: descanso largo, papa, cebada, cebada en el Altiplano Boliviano. Tesis de Magister Scientiae en Agronomía, Universidad Nacional Agraria de La Molina, Lima. 84 p.

- Pansu, M. 2003. Le devenir de la matière organique dans le sol (modèle MOMOS). Atelier Modélisation Environnement, Session N°6, 11-12/12/03, Institut de Recherche pour le Développement, Natures Sciences Sociétés – Dialogues, Montpellier.
- Pansu, M., L. Sarmiento, K. Metselaar, D. Hervé & P. Bottner. (en prensa). Modelling the transformations and sequestration of soil organic matter in two contrasting ecosystems of the Andes. *European Journal of Soil Science* (05-37).
- Sarmiento, L. 2003. Interface entre données de terrain et calibration/validation des modèles agro-écologiques. Atelier Modélisation Environnement, Session N°6, 11-12/12/03, Institut de Recherche pour le Développement, Natures Sciences Sociétés – Dialogues, Montpellier.
- Sarps, A. 2001. Caractérisation fonctionnelle des principales espèces d'une succession secondaire. Mémoire Ingénieur des Techniques Agricoles, ENITA, Clermont-Ferrand. 40 p.
- Sivila de Cary, R. & W. Angulo. 2001. Tendencias microbianas en agroecosistemas con descansos largos del altiplano boliviano. Pp. 229. En: Resúmenes del cuarto Simposio internacional de desarrollo sustentable en los Andes. La estrategia andina para el siglo XXI. ICAE, Universidad de los Andes, Mérida.
- Sivila de Cary, R. & D. Hervé. 2000. Efecto de leguminosas nativas sobre la microbiota del suelo y el cultivo de papa. Pp. 185-191. XX Reunión Latinoamericana de Rhizobiología y Defensa del Medio Ambiente 22-28 de octubre 2000, Arequipa, Idema-Fondo Perú/Canadá-Alar, Arequipa.
- Sivila de Cary, R. & D. Hervé. 2001. La biota del suelo en sistemas de cultivo con descanso largo. Memorias del Primer Congreso Boliviano de la Ciencia del Suelo, 28-31 de julio 1999. La Paz, 2001, IRD-DFID-COSUDE-CLAS-SBCS: 5-14.
- Zeballos, M., E. García & S. Beck. 2003. Contribución al conocimiento de la flora del departamento de Oruro. Herbario Nacional de Bolivia - Instituto de Ecología - Museo Nacional de Historia Natural, La Paz. 84 p.

En preparación

- Hervé, D., W. Angulo, V. Mita, S. Beck. Root systems and shoot-root ratio of Bolivian altiplano shrubs. *Plant and Soil*.
- Martineau, Y. & B. Saugier. 2006. A process-based model of old-field succession linking ecosystem and community ecology. *Ecological Modelling*.
- Metselaar, K., D. Hervé & J.J. Vacher. Water balance model for agro-ecological studies on the Bolivian Altiplano. *Agricultural Water Management*.
- Ortuño, T., D. Hervé, M. Zeballos, V. Mita, A. Sarps & S. Beck. Biomasa total y asignación de biomasa por las especies vegetales de la sucesión secundaria. *Ecología en Bolivia*.
- Zeballos, M., T. Ortuño & S. Beck. Vegetación y flora de los campos en descanso en el Altiplano boliviano. Herbario Nacional de Bolivia - Instituto de Ecología - Museo Nacional de Historia Natural, La Paz.

Anexo 2: Trabajos anteriores del Instituto de Ecología relacionados con la temática de TROPANDES

- Amurrio P. 1992. Distribución de nitrógeno, fósforo y potasio en especies vegetales típicas de la puna seca de Huaraco (Altiplano Central, Bolivia). Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 140 p.
- Beck, S.G. 1985. Flórula ecológica de Bolivia. Puna semi-árida en el altiplano boliviano. *Ecología en Bolivia* 6: 1-41.
- Beck, S.G. 1988. Las regiones ecológicas y las unidades fitogeográficas de Bolivia. Pp. 233-271. En: C. de Morales (ed.) *Manual de Ecología*. Instituto de Ecología, Artes Graficas Latina, La Paz.
- Bustamante, Z. & M.C. Ruiz 1987. Análisis del contenido de nutrientes en plantas forrajeras del Altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 10: 49-93.
- Bustamante, Z. & M.C. Ruiz 1988. Nutrientes del cauchi (*Suaeda fruticosa*), forrajera del Altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 12: 29-38.
- Chilon, E. 1992. Caracterización edafológica de los suelos de la comunidad de Huaraco – Altiplano central. Proyecto Modelo La Paz, COSV Cooperación del Gobierno de Italia, I.H.H. Universidad Mayor de San Andrés, Separata técnica del documento final de evaluación del proyecto, La Paz.
- Ellenberg, H. (ed.) 1971. *Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German Solling Project*. *Ecological Studies* 2, Springer, Heidelberg. 214 p.
- Ellenberg, H. 1979. Man's influence on tropical mountain ecosystems in South America. The second Tansley Lecture. *Journal of Ecology* 67: 401-416.
- Ellenberg, H. 1981. Desarrollar sin destruir. Respuestas de un Ecólogo a 15 preguntas de agrónomos y planificadores Bolivianos. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 55 p.
- Ellenberg, H. 1982. *Ecología – Ciencia multidisciplinaria e integrada*. *Ecología en Bolivia* 1: 1-4.
- Ellenberg, H., R. Mayer & J. Schauer mann (eds.). 1986. *Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojektes 1966-1986*. Ulmer, Stuttgart. 507 p.
- Ellenberg, H., J. D. Ovington, J. B. Cragg & P. Duvigneaud. 1964. *Produktions-Ökologie von Land-Lebensgemeinschaften im Rahmen des Internationalen Biologischen Programms*. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, 37: 56-73.
- Fisel, U. 1989. Huaraco. Una comunidad campesina en el altiplano central de Bolivia. Observaciones sobre plantas, tierra y vida de la gente. *Ecología en Bolivia* 14: 35-72.
- Fisel, U. & W. Hanagarth. 1983. Estudio Ecológico en una Comunidad del Altiplano Boliviano. Descripción de las interrelaciones físico y económico-geográficas. *Ecología en Bolivia* 4: 1-17.
- Gehler, E. 1992. Mineralstoffgehalte von Salzboeden und Halophyten des bolivianischen Altiplano. Dissertation, Georg-August-Universität, Göttingen. 114 p.
- Geyger, E., M. Liberman & J. Lorini. 1992. Ecofisiología de plantas cultivadas y silvestres en el altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 19: 1-41.
- Hanagarth, W. 1987. *Ökologie und Risikoverteilung in der bäuerlichen Landwirtschaft der Halbtrockenpuna in Bolivien*. *Frankfurter Beiträge zur Didaktik der Geographie*, Tomo X, Frankfurt.
- Hanagarth, W. 1989a. Mapa de secuencia de Aynuqas entre 1982 y 1987. Pp. 54-55. En: Lorini, J. (ed.) 1994. Huaraco,

- Comunidad de la Puna. Instituto de Ecología, Artes Gráficas Latina, La Paz.
- Hanagarth, W. 1989b. Ecology and risk-spreading in the small-holding agriculture of the semiarid puna in Bolivia. *Plant Res. and Devpt.* 30:76-103.
- Hanagarth, W. & U. Fisel. 1983. Ökologische Forschung in der Puna des bolivianischen Altiplano – ein erster Überblick. *Festschrift für Heinz Ellenberg. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 11: 185-193.
- Liberman, M. 1987. Uso de la tierra en el Altiplano norte de Bolivia como base para la evolución del impacto ambiental de un proyecto de desarrollo rural. *Rivista di Agricoltura Subtropicale e Tropicale. Istituto Agronomico Per L'oltremare, Florencia.* (1-2): 207-235.
- Liberman, M. 1989. Mapa de uso de la tierra de la comunidad Titicani Tacaca, Cantón Villa Asunción de Machaca. Pp. 82. En: Lorini, J., J. Quintanilla & M. Liberman. 1989. Diagnóstico Ecológico de Titicani - Tacaca, Bolivia, Cantón Jesús de Machaca, Departamento de La Paz. Centro de Estudios Ecológicos y de Desarrollo Integral, La Paz.
- Liberman, M. & U. Fisel. 1983. Uso de la tierra en la región de Huaraco, Antipampa y Pujravi del Altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 4: 31-42.
- Liberman M. & J. Lorini. 1979. Mediciones de presión de succión en diferentes especies vegetales. Pp. 13. En: Primer Congreso boliviano de biología de Cochabamba, Departamento de Biología, Universidad Mayor de San Simón, Ed. Portales, Cochabamba.
- Liberman, M., J. Lorini, J. Quintanilla & S. Beck. 1987. Proyecto de Riego Huarina - Batallas. Estudio de impacto ambiental. Centro de Estudios Ecológicos y Desarrollo Integral (CEEDI) - GTZ, La Paz. 79 p.
- Lorini, J. 1994. La agroecología y el desarrollo altiplánico. El modelo La Paz - Huaraco. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 159 p.
- Lorini, J. & E. Geyger, 1982. Ecofisiología vegetal. *Ecología en Bolivia* 1: 22-23.
- Lorini, J., E. Geyger, M. Liberman, 1984. Ecofisiología de algunas halófitas en un ambiente especial del altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 5: 1-28.
- Lorini, J. & M. Liberman. 1983. El clima de la provincia Aroma del departamento de La Paz. *Ecología en Bolivia* 4: 19-29.
- Lorini J., J. Quintanilla & M. Liberman. 1989. Diagnóstico ecológico de Titicani-Tacaca, Canton Jesús de Machaca, Bolivia, Departamento de La Paz. Centro de Estudios Ecológicos y de Desarrollo Integral, La Paz. 82 p.
- Morales, C. 1994. Huaraco, Comunidad de la Puna. Instituto de Ecología Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 261 p.
- Ruiz, M. C. 1982. Mineralización del nitrógeno en algunos suelos del departamento de La Paz. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 84 p.
- Ruiz, M. C. & Z. Bustamante. 1988. Decomposición de la materia orgánica bajo condiciones controladas. *Ecología en Bolivia* 11: 47-64.
- Ruthsatz, B. 1977. Pflanzengesellschaften und ihre Lebensbedingungen in den Andinen Halbwüsten Nordwest – Argentiniens. *Dissertationes Botanicae* 39: 1-168.
- Ruthsatz, B. 1982. Fitosociología como disciplina de enseñanza e investigación del Instituto de Ecología. *Ecología en Bolivia* 1: 17-21.
- Ruthsatz, B. 1983. Der Einfluss des Menschen auf die Vegetation semiarider tropischer Gebirge am Beispiel der Hochanden. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 96: 535-576.
- Ruthsatz, B. & U. Fisel. 1983. The utilization of natural resources by a small community on the highlands of Bolivia and its effects

- on vegetation cover and site conditions. Erdwiss. Forsch. Wiesbaden 18: 211-234.
- Salm, H. 1983a. Estudio preliminar de suelos del altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 4: 43-57.
- Salm, H. 1983b. La mineralización de nitrógeno en suelos del altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 4: 59-72.
- Salm, H. 1984. Algunas consideraciones sobre el uso del agua subterránea en una comunidad típica del altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 5: 29-37.
- Salm, H. & E. Gehler. 1987. La salinización del suelo en el altiplano central de Bolivia y su influencia sobre la cobertura vegetal. *Ecología en Bolivia* 10: 37-48.
- Sivila, R. 1994. Comportamiento de la microflora del suelo bajo un agroecosistema de rotación de cultivos en la región de Huaraco, Altiplano Central. *Ecología en Bolivia* 23: 33-47.
- Wiesenmüller, J. 1990. Untersuchungen zum Wasserhaushalt andiner Nutz- und Wildpflanzen (Investigaciones sobre el balance hídrico de plantas andinas cultivadas y silvestres). Tesis de diploma, Instituto de Geobotánica, Universidad de Göttingen, Göttingen. 82 p.

Anexo 3: Trabajos anteriores del Institut de Recherche pour le Développement (IRD, ex-ORSTOM) relacionados con TROPANDES

- Ayangma S. & D. Hervé. 1996. Production et utilisation de combustibles dans une communauté agro-pastorale de l'altiplano bolivien. Informe ORSTOM Bolivia N° 50, 1/02/96, IBTA-ORSTOM, La Paz. 37 p.
- Brugioni, I. 1994. Intereses y límites de la aplicación de técnicas de dry-farming para el manejo del descanso en el altiplano boliviano. Pp. 141-153. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière (eds.). *Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes*. Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria – ORSTOM Institut de Recherche pour le Développement, La Paz.
- Camacho, M. 1995. Dinámica de la composición del rebaño ovino, su relación con la disponibilidad forrajera y la mano de obra en la comunidad de Patarani. Tesis ingeniero agrónomo, Universidad Mayor de San Andrés, Facultad de Agronomía, La Paz. 99 p.
- De Bouet du Portal, D. 1993. Étude des gelées sur l'altiplano bolivien. Mémoire DAA ENSAM, Montpellier. 41 p.
- Esprella, R., D. Hervé & J. Franco. 1994. Control del nematodo quiste de la papa (*Globodera pallida*) por el descanso largo controlado comunalmente, Altiplano central boliviano. Pp. 175-183. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière (eds.). *Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes*. Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria – ORSTOM Institut de Recherche pour le Développement, La Paz.
- García, M. 1991. Análisis del comportamiento hídrico de dos variedades de quinua frente a la sequía. Tesis de grado, Facultad de Agronomía, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 126 p.
- Genin, D. & J. Fernandez. 1994. Uso pastoril de las tierras en descanso en una comunidad agropastoril del Altiplano boliviano. Pp. 199-201. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière (eds.). *Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes*. Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria – ORSTOM, La Paz.
- Genin, D., D. Hervé & G. Rivière. 1995. Relation société environnement : la reproduction

- des systèmes de culture à jachère longue pâturée dans les Andes. Les Cahiers de la Recherche Développement 41: 20-30.
- Hervé, D. 1994a. Desarrollo sostenible en los Andes Altos: los sistemas de cultivos con descanso largo pastoreado. Pp. 15-36. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière (eds.). Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes. Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria – ORSTOM, La Paz.
- Hervé, D. 1994b. Respuestas de los componentes de la fertilidad del suelo a la duración del descanso. Pp. 155-169. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière (eds.). Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes. Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria – ORSTOM, La Paz.
- Hervé, D. 1995. Evolution de la fertilité physique du sol sous jachère. Questions de méthodes. Pp : 73-82. En: IIème réunion du groupe thématique Structure et Fertilité des Sols Tropicaux, 13/09/94, ORSTOM, Montpellier.
- Hervé, D. & S. Ayangma. 2000. Dynamique de l'occupation du sol dans une communauté agro-pastorale de l'altiplano bolivien. In: Les montagnes d'Amérique Latine: Environnement et aménagement. Revue de Géographie Alpine 88(2): 69-84.
- Hervé, D. & I. Condori. 1996. Efecto de la profundidad de roturación con arado de discos en cultivos de quinua y papa. Altiplano central boliviano. Pp. 74-83. En: D. Hervé, D. Condori & V. Orsag (eds.). Las labranzas en perspectiva. Andes centrales. Informe ORSTOM Bolivia N° 52, Junio 1996, Convenio IBTA-ORSTOM, La Paz.
- Hervé, D., I. Condori, I. Brugioni & G. Fernandez. 1994. Decisiones de labranza, consecuencias sobre el suelo y los cultivos. Problemática del altiplano boliviano. Revista de Agricultura 50(24): 12-22.
- Hervé, D., D. Genin & J. Migueis. 2002. Modelling approach for analysis of agropastoral activity at the one-farm level. Agricultural Systems 71 (3): 187-206.
- Hervé, D., D. Genin & G. Rivière (ed.). 1994. Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes. Seminario Internacional 27-29/09/93, IBTA-ORSTOM, La Paz. 356 p.
- Hervé, D., B. Paz, J. Migueis & J.-P. Treuil. 2003. Introduction de la modélisation dans une recherche interdisciplinaire: état et gestion de la jachère dans les Andes. Natures, Sciences, Sociétés 11(3): 243-254.
- Hervé D. & D. Ramos. 1996. Stabilité structurale des sols de l'altiplano bolivien. Effet de la durée de la jachère. Pp. 59-67. En: IIIème réunion du groupe thématique «Structure et Fertilité des Sols Tropicaux», 13/09/95, ORSTOM Institut de Recherche pour le Développement, Montpellier.
- Hervé, D. & G. Rivière. 1998. Les jachères longues pâturées dans les Andes. Acquis interdisciplinaires. Natures, Sciences, Sociétés 6(4): 5-19.
- Hervé D. & G. Rivière. 2000. Gestion individuelle et collective des jachères (Andes). Pp. 293-309. En: Y. Gillon, C. Chaboud, J. Boutrais & C. Mullon (ed.). Du bon usage des ressources renouvelables. IRD, Collection Latitudes 23, Paris.
- Hervé, D. & R. Sivila. 1997. Efecto de la duración del descanso sobre la capacidad de producir de las tierras altas de Bolivia. Pp. 189-199. En: M. Liberman & C. Baied (eds.). Desarrollo Sostenible de Ecosistemas de Montaña: Manejo de Areas Frágiles en los Andes, II Symposium Internacional Desarrollo Sostenible de Ecosistemas de Montaña, 2-12/04/95, Huarina, Bolivia, UNU-PL-480-LIDEMA- Instituto de Ecología, La Paz.

- Le Tacon, Ph. 1989. Manifestation des risques climatiques à l'échelle de l'exploitation agricole, conséquences sur les pratiques paysannes. Cas de l'altiplano bolivien. Mémoire DAA ENSAM-ENSSAA-CNEARC-ORSTOM, Dijon. 130 p.
- Le Tacon, Ph., G. Alliol, J.J. Vacher, R. Bosseno, M. Eldin, E. Imana & R. Maldonado. 1992. Los riesgos de helada para la agricultura en el Altiplano boliviano. En: OMM, Organisation Météorologique Mondiale Symposium/workshop on practical applications of agrometeorology to plant protection 1-10 abril 1992, Asunción.
- Pacheco, L. 1994. El sistema de aynuqa en Pumani. Dinámicas y tendencias. Pp. 271-289. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière (eds.). Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes. Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria – ORSTOM, La Paz.
- Pozo, E. & D. Hervé. 1992. Evaluación productiva de dos sistemas de cultivo de papa en una aynoka de la comunidad de Pumani, Altiplano central de Bolivia. Revista de Agricultura 49(20): 25-33.
- Rivera, D. 1995. Estudio del subsistema de crianza bovino en un sistema de producción a secano. Comunidad Patarani Altiplano central. Tesis ingeniero agrónomo, Facultad de Agronomía, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 91 p.
- Rivière, G. 1994. Cultura y cultivos. El sistema de aynuqa: memoria e historia de la comunidad (comunidades aymara del altiplano boliviano). Pp. 89-105. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière (eds.). Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes. Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria – ORSTOM, La Paz.
- Rivière, G., L. Pacheco & D. Hervé. 1996. Espaces, droits et jachères dans une communauté aymara des hauts-plateaux boliviens. Journ. d'Agric. et de Bota. Appl. 37(1): 83-104.
- Sivila de Cary, R. & D. Hervé. 1994. El estado microbiológico del suelo, indicador de una restauración de la fertilidad. Pp. 185-197. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière (eds.). Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes. Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria – ORSTOM, La Paz.
- Vacher, J. J. 1998. Responses of two main Andean crops, quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) and papa amarga (*Solanum juzepczukii* Bukasov) to drought on the Bolivian Altiplano: significance of local adaptation. Agriculture, Ecosystems and Environment 68: 99-108.
- Vacher, J. J., I. Brugioni & T.T. Fellman. 1994. Evolución del balance hídrico invernal en diferentes parcelas de descanso en el altiplano boliviano. Pp. 127-139. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière (eds.). Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes. Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria – ORSTOM, La Paz.
- Vacher, J. J. & E. Imaña, 1987. Los riesgos climáticos en el altiplano boliviano. OMM-SENHAMI-ORSTOM, La Paz. 30 p.
- Vacher, J. J., E. Imaña & E. Canqui. 1994. Características radiativas y evapotranspiración potencial en el Altiplano Boliviano. Revista de Agricultura (Bolivia) 32: 4-14.

Evolución del sistema de *aynuqa* durante una década en cuatro comunidades del Altiplano boliviano

Evolution during ten years of the
aynuqa system in four communities of the Bolivian Altiplano

Claudia Chumacero-Moscoso¹ & Magda Cristina Camacho-Marquez²

¹Instituto de Ecología, Correo Central, Casilla 10077, Calle 27, Cota Cota,
Campus universitario, La Paz, Bolivia, e-mail: caya_cm@yahoo.com

²camacho_m_m@hotmail.com

Resumen

Para responder a interrogantes del futuro del sistema de cultivo con papa y largo descanso, que es manejado por la comunidad en el llamado sistema de *aynuqa*, analizamos los cambios ocurridos entre 1987 y 2000 de cuatro comunidades del Altiplano norte y central de Bolivia. Para ello, comparamos dos gestiones agrícolas, actualizando en el 2000 mapas previamente elaborados. Encontramos dos tendencias coexistentes: 1) el cambio de algunas *aynuqas* a zonas de cultivo intensivo con producción de forrajes y 2) la disminución del área cultivada en *aynuqa*. La cercanía a carreteras, ferias regionales y a la ciudad de La Paz no es el único motor de intensificación; también influyen en este proceso la cercanía a viviendas y el potencial del medio (disponibilidad de agua, productividad de suelos y posibilidad de remoción con tractor). En las cuatro comunidades, algunas parcelas han sido abandonadas en *aynuqas* cultivadas o se ha destinado al pastoreo la totalidad de sectores más alejados de las viviendas. Esta disminución del área cultivada responde a la decisión del agricultor en ubicar sus escasos medios de producción (mano de obra y capital) en sectores de mayor productividad y cercanos a viviendas. Las oportunidades del mercado (ganado en pie, lácteos y hortalizas) permiten obtener mayores ingresos en zonas de cultivo intensivo. Las comunidades combinan entonces zonas intensificadas y otras extensificadas, manteniendo las normas del sistema de *aynuqa*, a excepción de las que se encuentran más cercanas a la ciudad de La Paz.

Palabras clave: Altiplano, Descanso de tierras, Rotación de cultivos, Intensificación, Mercado.

Abstract

In order to know about the future of the long fallow – potato cropping system, managed by the community and locally known as the *aynuqa* system, we have analyzed the changes of the *aynuqa* system between 1987 and 2000 in four communities located in northern and central zones of the Bolivian high plain. We have compared two dates of land use evaluation by updating in 2000 maps previously elaborated. The evolution of the *aynuqa* system shows two related trends: 1) the partial change of the *aynuqas* to intensive cropping zones, with emphasis on forage, and 2) the reduction of the *aynuqa* farming area. The proximity to roads, regional fairs and the La Paz market is not the unique intensification pressure as also the distance to their houses and land potentials (water availability, soil productivity, tractor plowing possibility). In these communities, plots have been left in cultivated *aynuqas* or the total sectors are placed faraway from houses and then converted into rangelands. This reduction of the cultivated area derives from farmer's decisions to invest their reduced production means (work and capital) into better productive sectors near their

houses. Market opportunities (e.g., cattle, milk, cheese, and vegetables) allow better incomes from these intensive cropping areas. The community combines both intensive and extensive zones, maintaining the *aynuqa* system communal norms, except in communities that are localized near to the city of La Paz.

Key words: Altiplano, Fallow land, Cropping system, Intensification, Market.

Introducción

En el pasado la actividad agropecuaria en el Altiplano boliviano estaba basada en el sistema de *aynuqa* que implicaba el uso comunal de una gran extensión de tierras (Fisel & Hanagarth 1983, Liberman & Fisel 1983, Liberman 1987, UNU 1988, Tapia 1994, Orlove *et al.* 1996) con una organización social en *ayllu*, que posibilitó el manejo de las mismas (CCTA 1983). La gestión de la parte del territorio comunal que está en *aynuqas* regula tanto la organización de la producción agrícola a secano, como la pecuaria por la utilización de los pastos (Mayer 1983, Fernández 1989, Benavidez 1999).

Con el transcurso del tiempo, el manejo tradicional de tierras en *aynuqas* de zonas andinas de Perú y Bolivia ha sufrido ciertos cambios, como el uso intensivo con forrajeras, por la apertura de carreteras y la influencia del mercado (Claverias 1994, Gonzales de Olarte 1994, Hervé 1994a, Tapia 1994), el incremento de las necesidades monetarias y el uso de abonos químicos y de pesticidas (Gonzales de Olarte 1987), la migración del campo a la ciudad (Lorini 1994, Benavidez 1999), la privatización de tierras (Claverias 1994, Pacheco 1994) y los incentivos para la crianza bovina (Hervé 1994b, Camacho 2001).

La producción agropecuaria en el Altiplano norte y central de Bolivia a 3.800 m de altitud, está sujeta a riesgos de heladas, temperaturas medias alrededor de los 10°C, precipitaciones anuales que oscilan entre 300-670 mm (Muñoz Reyes 1977, Hanagarth 1987, Montes de Oca 1989, SENAMHI 1991). Otras limitantes socio-económicas como el escaso capital de inversión, la escasez de mano de obra y los precios bajos en el mercado impiden el desarrollo de una

agricultura competitiva y sostenible (Gonzales de Olarte 1994).

Para responder a la pregunta del futuro de estos sistemas de *aynuqa*, buscamos tendencias de fondo en base a la diversidad de cambios ocurridos en un plazo de 10-20 años (1987–2000) en cuatro comunidades del Altiplano norte y central boliviano. Se planteó la hipótesis que el sistema de *aynuqa* se encuentra en un proceso paulatino de abandono y de sustitución del uso del suelo por especies forrajeras bajo la influencia del mercado.

Métodos

Para la realización del estudio, seleccionamos comunidades con tres criterios básicos: la persistencia de la práctica del sistema de cultivo en *aynuqa*, la disposición de información de gestiones pasadas y la cobertura de un rango climático de precipitaciones y frecuencia de heladas, correspondiente al gradiente norte - centro del Altiplano boliviano. Son cuatro las comunidades donde se ha realizado un estudio detallado del uso del suelo en dos fechas separadas por una decena de años: Titicani Tacaca y Chirapaca en el Altiplano Norte y Patarani y Huaraco en el Altiplano Central de Bolivia (Figura 1 y Tabla 1).

Se obtuvo información sobre cambios en el manejo tradicional del sistema *aynuqa*, mediante la aplicación de entrevistas abiertas a informantes clave y semiestructuradas a los agricultores, durante la realización de labores agrícolas y en sus viviendas: 15 personas en Titicani Tacaca, 20 en Chirapaca, 12 en Huaraco y 30 en Patarani. El número de entrevistas fue mayor en Patarani por corresponder al área de estudio del proyecto TROPANDES.

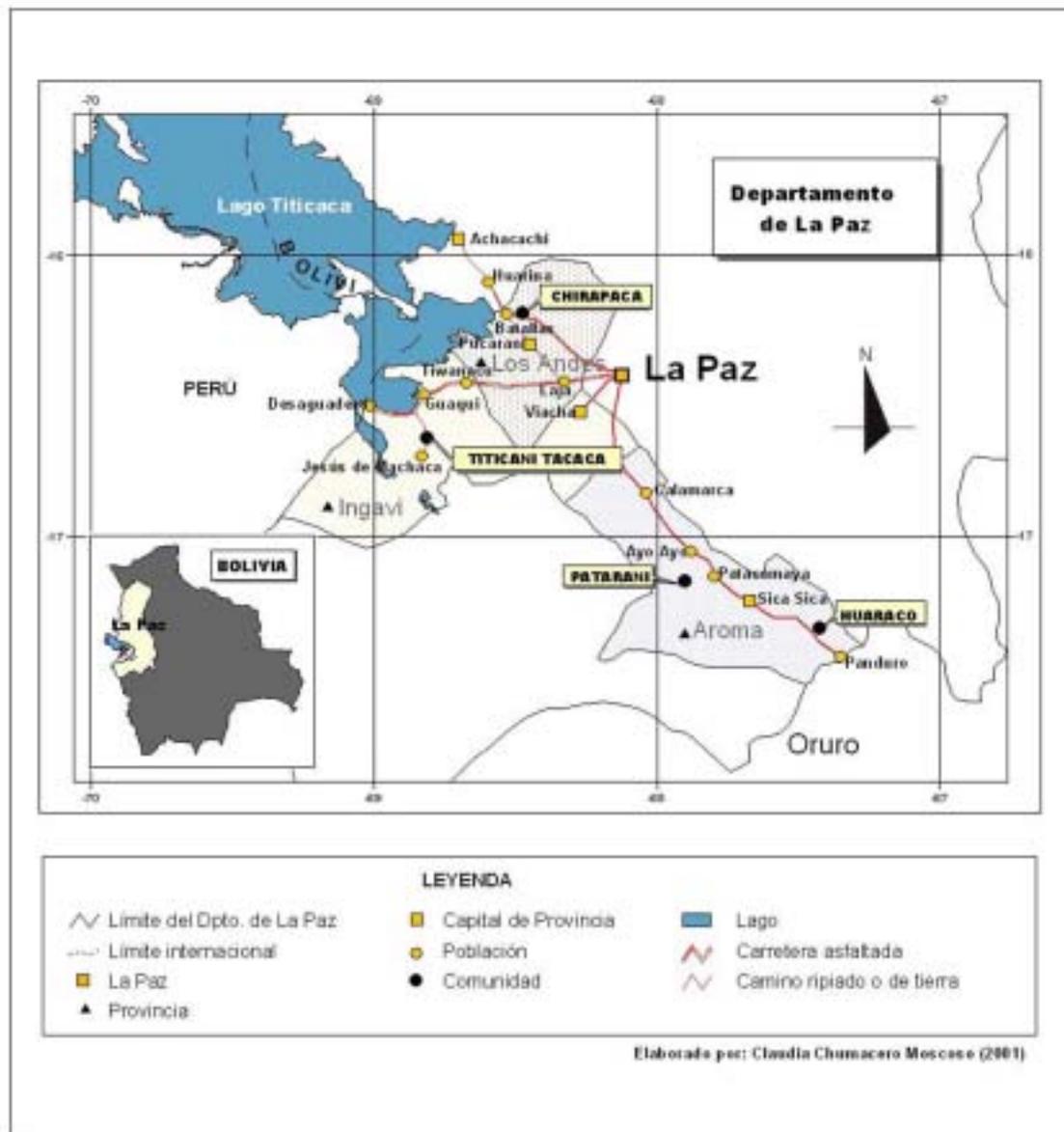


Fig. 1: Mapa de ubicación de las comunidades estudiadas.

Tabla 1: Datos de localización de las comunidades estudiadas. El número de habitantes está basado en entrevistas a pobladores y fuentes del INE* (2001).

Comunidad	Cantón	Provincia	Número de habitantes	Altitud media (m)	Año de referencia de uso de la tierra	Intervalo de tiempo (años)
Titicani-Tacaca	Villa Asunción de Machaca	Ingavi	560*	3.840	1987	12
Chirapaca	Batallas	Los Andes	794*	3.840	1987	12
Patarani	Villa Patarani	Aroma	219	3.800	1991	8
Huaraco	Pujravi	Aroma	324*	3.780	1983	16

Los mapas de uso de tierra originales fueron realizados en base a los mapas del Instituto Geográfico Militar (1966 y 1967), la interpretación de fotografías aéreas, diferenciando tipos de cultivo y cobertura vegetal de acuerdo a tonalidad, estructura y forma (Hanagarth 1989a, Liberman 1989) y otros mapas de Rivera (1994) y Camacho (1995). Para actualizar el uso de la tierra, se realizó trabajo de campo y observación directa entre febrero y mayo 2000. Editamos los mapas en los programas de sistemas de información geográfica Arc View 3.1. y Map Info 4.1.

Resultados

Características generales de las comunidades

Titicani-Tacaca constituye un *ayllu* (*Titik'ana*), formado por las comunidades de Siqupata, Taypi, Koani y Taycuyo (Chumacero 2003). Patarani antiguamente era parte del *ayllu* Arcata, conformado por las comunidades de Capunuta, Chiaraque, Chusicani y Vituyo con las cuales compartía un mismo sistema de *aynuqa* (Camacho 2001). A diferencia de las anteriores, Chirapaca y Huaraco anteriormente eran haciendas.

La economía de las comunidades se basa principalmente en actividades agropecuarias, a pesar de las condiciones climáticas y ecológicas adversas; con cultivos como papa,

cebada, alfalfa, quinua y haba destinados al autoconsumo y al forraje; con especies animales como bovinos, ovinos y camélidos. Los bovinos son destinados a la producción de leche, la venta en pie y constituyen la fuerza de trabajo indispensable para remover los campos agrícolas. Los ovinos abastecen de carne, lana y leche a la familia, siendo parcialmente destinados a la venta. La venta de productos pecuarios provee la mayoría de los recursos monetarios de la familia, tal como lo indican Hervé (1994b), Montoya *et al.* (1996) y Morlon *et al.* (1996) para la zona andina. Adicionalmente, los agricultores realizan actividades complementarias como el comercio, la venta de fuerza de trabajo y otras.

La asamblea comunal constituida por los comunarios y sus autoridades organiza en *aynuqas* los patrones de rotación, la duración del descanso, el ingreso de animales durante el descanso y su alejamiento de los cultivos en las áreas de producción. Las familias deciden por su cuenta, de acuerdo con sus propios recursos y necesidades, la fecha y la extensión de tierra a sembrar en el sector de *aynuqa* designado; tal como indican Hervé (1994a), Marandola (1994), Kervyn (1996) y Orlove *et al.* (1996) en la zona andina de Perú y Bolivia. De esta manera, las normas comunales dejan un espacio amplio a las decisiones individuales (Mayer 1983). Estas decisiones individuales se expresan enteramente en las parcelas en *sayaña*, situadas a proximidad de las viviendas y donde el acceso al terreno en descanso entre dos cultivos es privado.

Distribución espacial actual de las *aynuqas* y cambios ocurridos en una década

Titicani Tacaca

El sistema de *aynuqa* de Titicani Tacaca está constituido por 11 sectores que cubren una superficie de 120 ha. Patuyu se encuentra en la llanura aluvial del río Callejas, Taqaqapata, Tupuchi, Urquchhuqhuña, Liqiliqiya Quilliqamaña, Wilinpata y Chuqisara se extienden en colinas onduladas; Wilaputuni y Umachuquni en la serranía precordillerana y Wilinparki en la llanura aluvial del río Mandonceve. Las *sayañas*, ubicadas al suroeste de la comunidad, presentan cultivos de papa, cebada, quinua, haba y oca (Figura 2).

En 1999-2000, Taqaqapata está cultivada con papa, Patuyu con quinua y Umachukuni con cebada; las *aynuqas* restantes se encuentran en descanso y son utilizadas para el pastoreo del ganado ovino. Se observan algunas *sayañas* cultivadas dentro de las *aynuqas* en descanso (Figura 2), debido a que ciertas familias decidieron mantener su residencia en este sitio, contrariamente al comportamiento de la mayoría que ubicó sus viviendas cerca al camino principal. A pesar de ello se mantiene un periodo de descanso de ocho años.

La comparación del uso del suelo entre las campañas agrícolas 1987-1988 y 1999-2000 muestra que la práctica del sistema de cultivo en *aynuqa* persiste (Figuras 3 y 2). No se registran alteraciones en la secuencia de cultivos en el orden de rotación de *aynuqas*, ni en los límites de las mismas. Sin embargo, la superficie total cultivada en la comunidad ha disminuido en un 30% (1999-2000) con relación a la cultivada en el periodo 1987-1988 (Tabla 2). En el mismo periodo de tiempo, la población disminuyó en 10% entre 1992 y 2001, de 618 a 560 habitantes (INE 1992, 2001).

Chirapaca

El sistema de *aynuqa* de Chirapaca está constituido por ocho zonas (Figura 4). En 1999-2000, Kuenta Torani fue cultivada con papa, Niño Kkollu con cebada y Orkojipiña con algunos cultivos de oca. El tiempo de descanso es de seis años, sin embargo en estas *aynuqas* se observa gran número de parcelas no cultivadas de 15 años, probablemente porque el transporte de insumos y productos es más difícil y la remoción de tierras en estas laderas tiene que ser manual o con yunta.

En el sector de *sayaña* se cultiva principalmente haba y papa; en menor proporción quinua, cebada y avena; algunas parcelas son cultivadas con alfalfa. El ciclo de cultivo se inicia con la papa, el segundo año con haba, en el tercero con quinua y en el cuarto con cereales (cebada o avena); ocasionalmente se siembra haba dos años consecutivos. Las tierras de *sayaña* descansan por lo general cuatro años, son abonadas con estiércol de animales, en algunos casos se recurre al uso de fertilizantes e insecticidas químicos. Al este de la comunidad, dentro de la *sayaña*, se extiende un bofedal, que es utilizado para el pastoreo intensivo de bovinos y ovinos, por lo que beneficia en gran medida a la actividad ganadera.

En el año 1987 se cultivaba papa, haba, quinua y cebada en *aynuqas*, con un periodo de descanso de 4-5 años (Lieberman 1987, Lieberman *et al.* 1987). Desde hace aproximadamente 13 años, la implementación de un canal de riego principal ha permitido el desarrollo de una zona de cultivo intensivo de haba, papa y arveja concentrada debajo del canal. Se aprovecha la disponibilidad de agua para cultivar habas dos años consecutivos. Las sucesiones de cultivos son similares a las de la *sayaña*. El tiempo de descanso es de tres años y la remoción de tierras es realizada con tractor. En la ladera de exposición SO del cerro Chirapaca y en la ladera NE existe menor cantidad de parcelas cultivadas, hacia la cima los cultivos a secano son escasos (Figura 4). Entonces, por un lado se

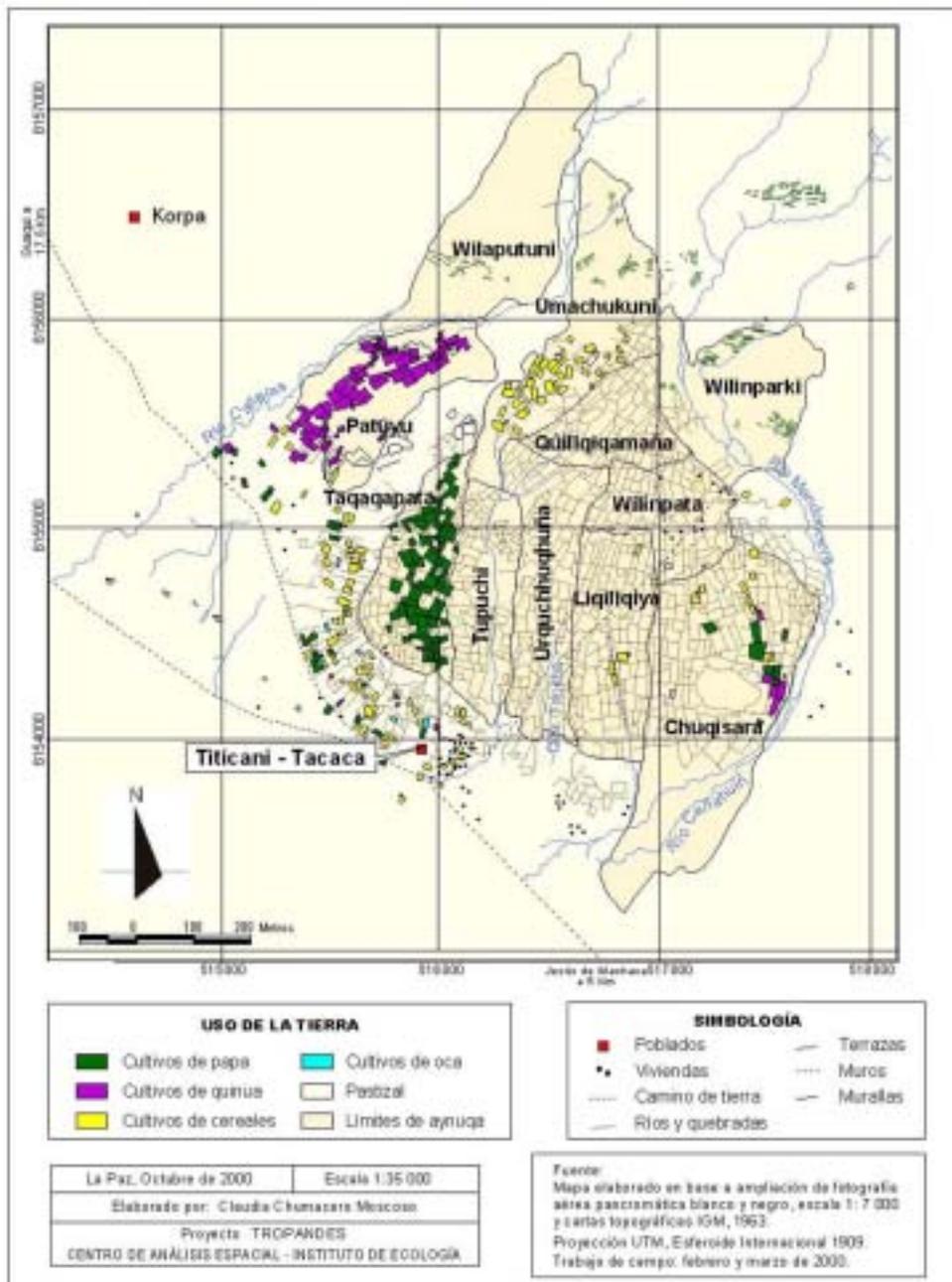


Fig. 2: Mapa de uso de la tierra de Titicani Tacaca. Gestión agrícola 1999-2000.

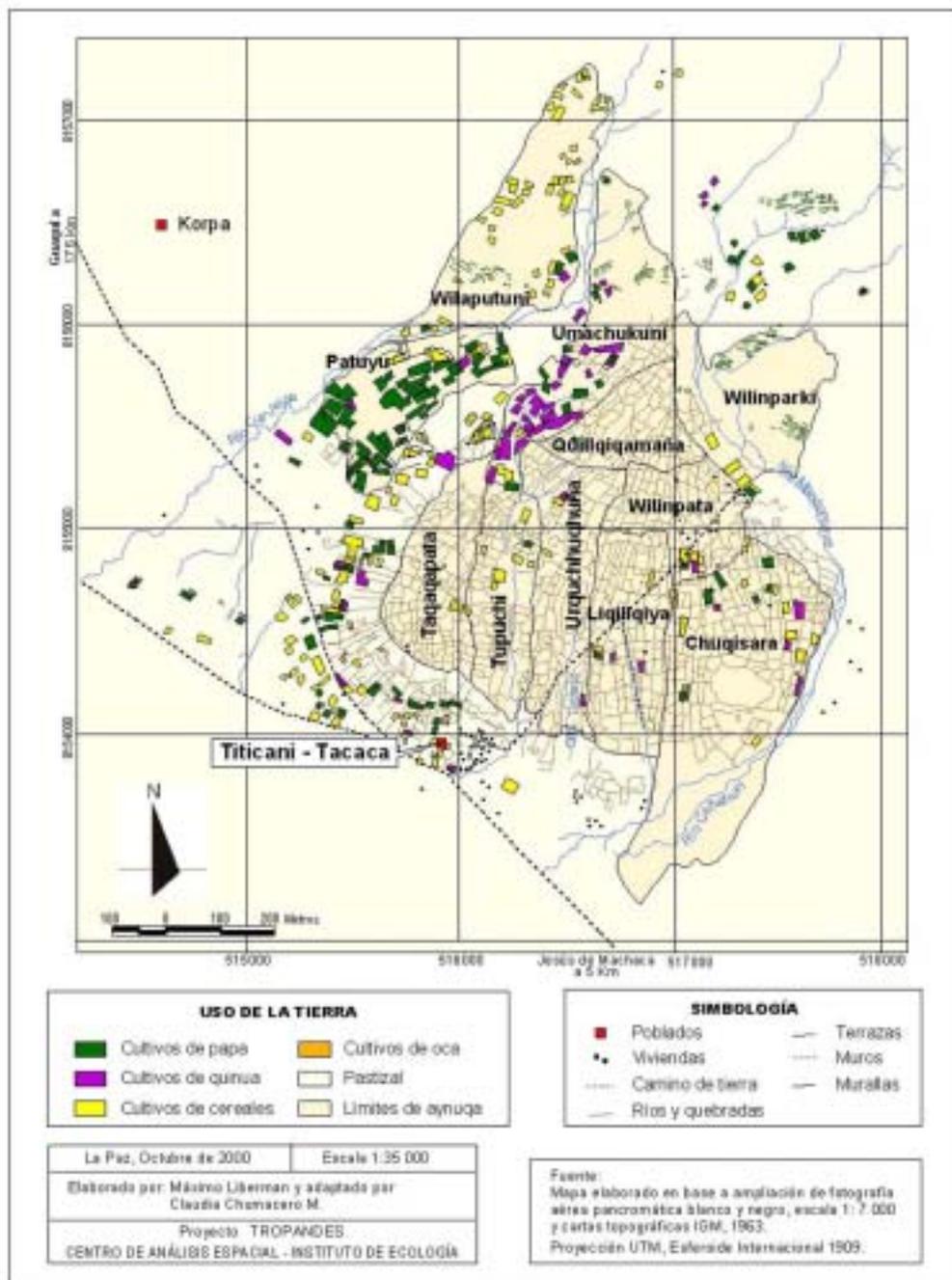


Fig. 3: Mapa de uso de la tierra de Titicani Tacaca. Gestión agrícola 1987–1988.

Tabla 2: Superficie total cultivada en la comunidad Titicani-Tacaca.

Cultivo	1987-1988 (ha)	1999-2000 (ha)
Papa	5.3	4.0
Quinua	2.5	2.6
Cereales	5.8	2.8
Oca / haba	0.1	0.1
Total	13.6	9.5

ha intensificado la actividad agrícola en el sistema *aynuqa* de pie de monte y colina ondulada, y por otro lado el sistema de cultivo en *aynuqa* de serranía está subexplotado, tal como lo demuestra el abandono de muchas parcelas observadas durante la gestión 1999-2000. La *aynuqa* en Niño Kkollu, ubicada en pie de monte y cerca a los canales de riego (Figura 4), está en un proceso de transición entre *aynuqa* y área de cultivo intensivo.

Patarani

Según la figura 5, Patarani tiene 10 *aynuqas* que cubren 196 ha y representan el 51% del área total de la comunidad. Nayraja pampa y Jiq'an toqo se extienden desde la planicie hasta la pendiente inferior y media de las colinas, con cultivos en terrazas; las demás *aynuqas* se encuentran en planicie. Durante la gestión 1999-2000, fueron cultivadas las siguientes: Jachasi - Jisqa Patarani - Wiscoria pampa con papa (primer año de cultivo); Janqo qota con papa, quinua y cebada (segundo año de cultivo) y Wilajtira con quinua, cebada y alfalfa (tercer y último año de cultivo). Jiq'an toqo fue remocionada para la siembra de papa en la gestión agrícola 2000-2001. Las demás *aynuqas* se encontraban en descanso con pastoreo. No se removieron todas las terrazas de la *aynuqa* Jiq'an toqo, porque estas reducidas superficies requieren ser removidas con yunta o

manualmente; actualmente muchas se encuentran abandonadas.

El área de *sayaña*, que cubre el 20% de la superficie total de la comunidad (196 ha cultivables), presenta cultivos de cebada y alfalfa; con menos frecuencia cultivos de papa y quinua. Según los agricultores, la actividad agrícola es más intensiva que en las *aynuqas* gracias a la adición de estiércol al suelo. Aledaño al sector de *sayaña* se encuentra un bofedal (*chillihuar*), que es reservado solamente para la alimentación de bovinos.

La zona de cultivo intensivo Killkantira Nak'at uta próxima a las casas abarca el 11% del área total de la comunidad (140 ha); tiene cultivos de quinua, cebada, papa, avena, alfalfa, pasto llorón (*Eragrostis curvula*) y algunas parcelas en descanso. Según los agricultores, hace 30 años la comunidad acordó que esta área de *aynuqa* (Killkantira - Naq'at uta) salga del sistema de rotación de cultivos con descanso y se destine a la siembra con forrajeras como alfalfa.

En la campaña agrícola 1991-1992 no se contaba con ninguna *aynuqa* remocionada para la siguiente gestión, debido a que hubo helada y la asamblea comunal decidió repetir la siembra de papa en el mismo sector que el año anterior. En el periodo 1999-2000, se observó una desagregación de sectores con lo que se reduce la superficie de las *aynuqas* habilitadas después del descanso, modificándose de esta

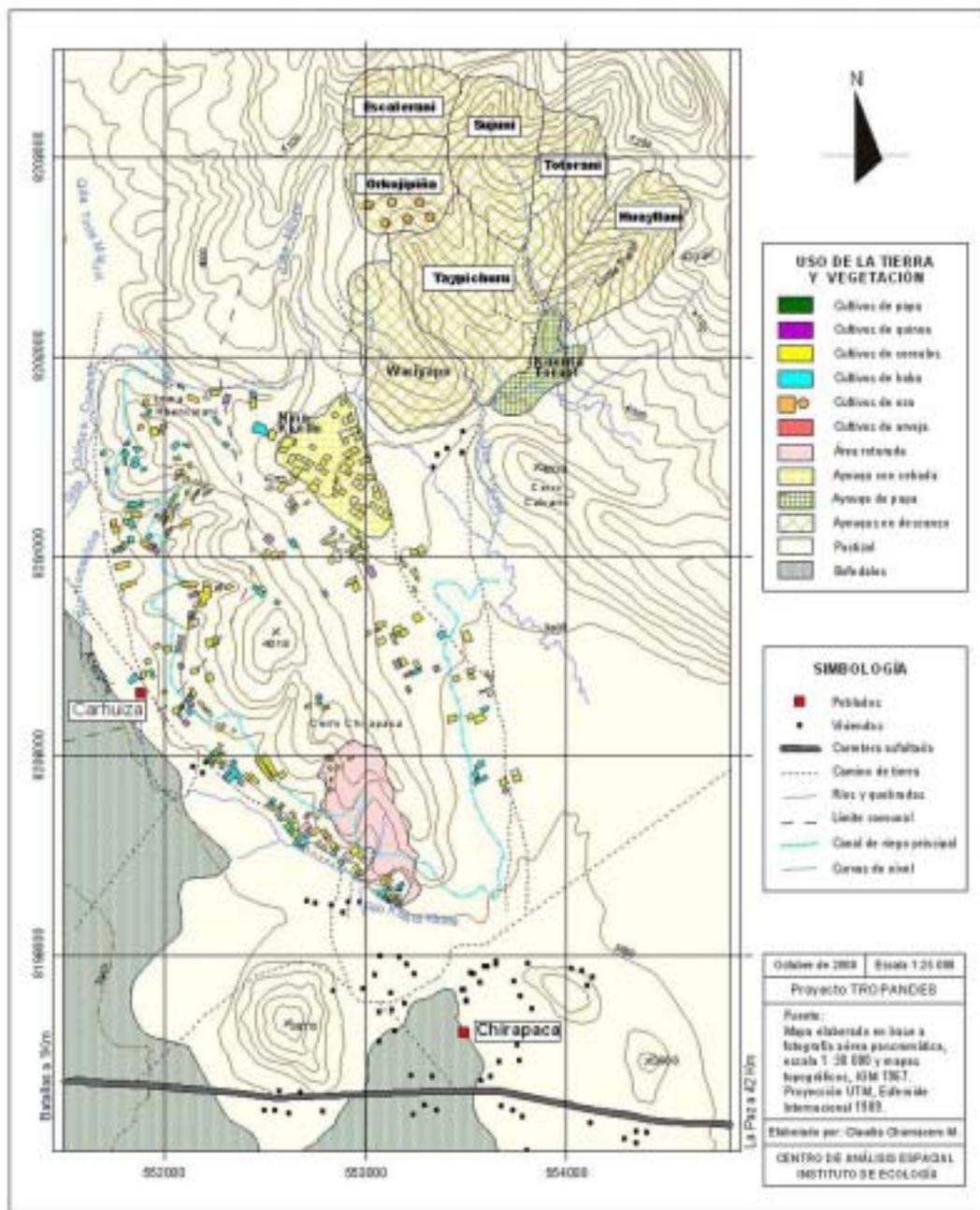


Fig. 4: Mapa de uso de la tierra de Chirapaca. Gestión agrícola 1999–2000.

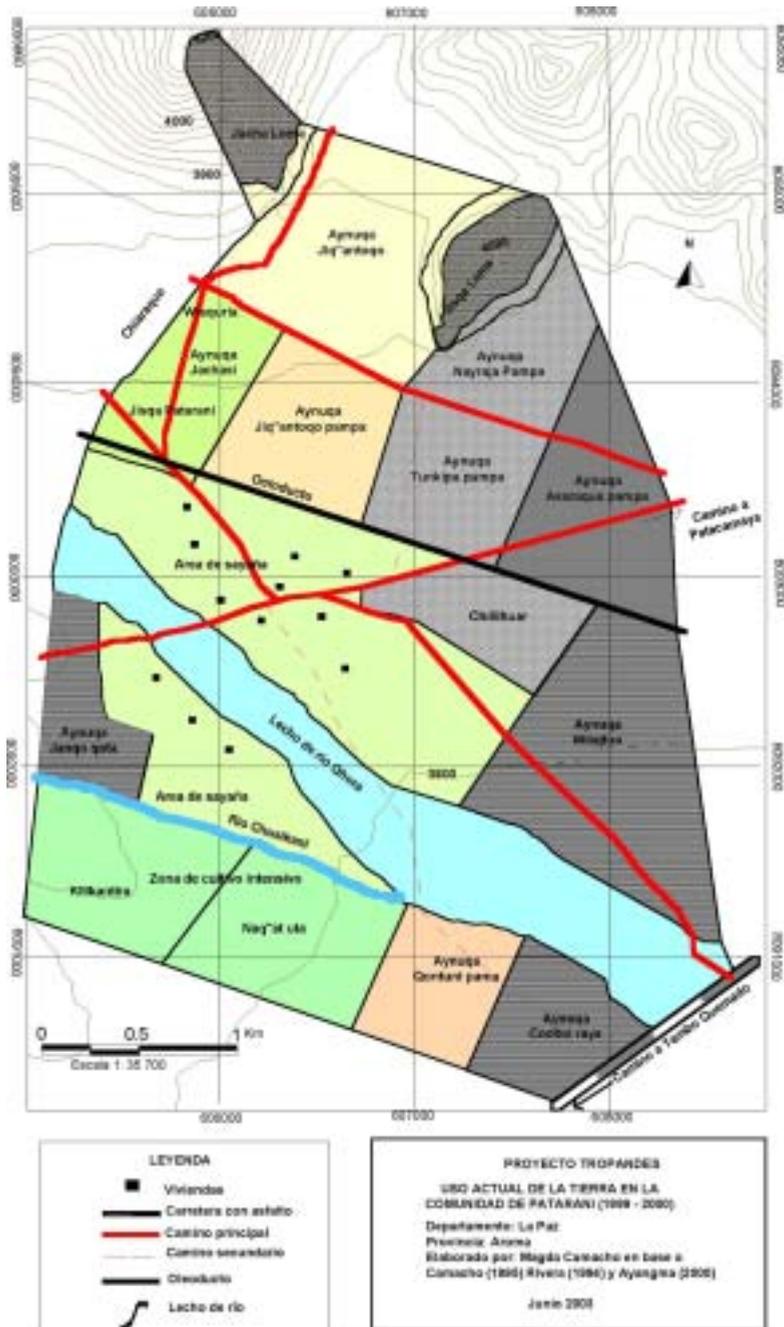


Fig. 5: Mapa de uso de la tierra de Patarani. Gestión agrícola 1999-2000.

manera los límites tradicionales. Además, existen dos *aynuqas* en descanso menos que en la gestión 1991-1992, debido a que fueron destinadas a la siembra permanente con forrajeras (alfalfa); representando el 27% de la superficie de cultivo en *aynuqas* (Figuras 5 y 6). Esto muestra una tendencia al incremento de la superficie con cultivos forrajeros y con uso continuo del suelo sin descanso, lo que incide en la reducción del tiempo del descanso en las *aynuqas*.

Por otro lado, la asamblea comunal decidió cambiar el sentido de rotación tradicional de las *aynuqas* (opuesto a las manecillas del reloj) por conflictos de límites con la comunidad vecina de Chiaraque. Los sectores situados en el límite, tienen parcelas entremezcladas porque ambas comunidades eran parte de un *ayllu* antiguamente. Para evitar este tipo de conflictos, los campesinos de Patarani han cultivado estas *aynuqas* el mismo año que los de Chiaraque.

En la gestión 1999-2000 se observaron siembras en *aynuqas* en descanso, debido a las necesidades de subsistencia de jóvenes migrantes que regresaron a la comunidad. Hace años atrás, la rotación de cultivos en *aynuqas* era más estricta, se respetaba el periodo de descanso y no se observaban como en la actualidad cultivos en sectores de descanso. Los cambios mencionados traen como consecuencia principal la disminución del área de *aynuqas* y variaciones en el tiempo del descanso de cuatro años hasta más de 10 años (Camacho 2001).

Huaraco

Los habitantes de Huaraco compartían un mismo sistema de *aynuqa* junto a las comunidades de Belén y Romer Kkota. Hasta ahora no se han definido los límites de cada comunidad, por esta razón hay muchas parcelas pertenecientes a Belén y Romer Kkota que han sido abandonadas. Se decidió identificar las *aynuqas* en Huaraco con letras, debido a que las denominaciones particulares por los campesinos varían mucho.

Las *aynuqas* H e I, se ubican en pie de monte al SE de la comunidad. En 1999-2000, se encontraban en descanso con pastoreo y según los agricultores fueron cultivados eventualmente. Las *aynuqas* F, G y J han sido totalmente abandonadas y son utilizadas únicamente para el pastoreo extensivo de ganado, con excepción de algunas parcelas sembradas con papa y cebada. Los agricultores ya no quieren sembrar en estas áreas, porque las zonas de pie de monte o llanura son las áreas más afectadas por las heladas (Figura 7).

Las *aynuqas* de serranía, ubicadas al NE de la comunidad, se extienden desde las lagunas de *Pakkota* en serranía precordillerana hasta las colinas onduladas. La *aynuqa* B tiene cultivos de papa, A presenta cultivos de cebada y algunas parcelas de quinua, C, D y E están en descanso con pastoreo (Figura 7). El tiempo de descanso varía de 6-12 años. No obstante existen parcelas de más de 20 años, que han sido temporalmente abandonadas por sus características menos favorables para los cultivos como la capa arable superficial y la presencia de piedras. Estas tierras solo se cultivan en años húmedos donde disminuyen los riesgos de helada (Hanagarth 1989a).

En *sayaña* se cultiva papa, quinua, cañahua, cebada, oca, isaño, ullucu y hortalizas en carpas solares; también se observan campos de alfalfa. La zona de cultivo intensivo está constituida por tres sectores que formaban parte de una *aynuqa* (Figura 7): Wichuraya con cultivos de quinua, Anatuñani y Chijikara con cultivos de papa y cebada, mientras que la *aynuqa* K fue cultivada con alfalfa y algunas parcelas con papa, quinua y cebada.

Morales (1994) detalla los cambios ocurridos en el sistema comunal de cultivo desde el año 1983. Los terrenos más cercanos a las viviendas han sido excluidos del uso como *aynuqa*, quedándose en propiedad de cada campesino. Algunas áreas fueron destinadas al cultivo de alfalfa para suplemento en la alimentación del ganado, tal como observó Hanagarth (1987). Hace trece años atrás, Huaraco contaba con dos

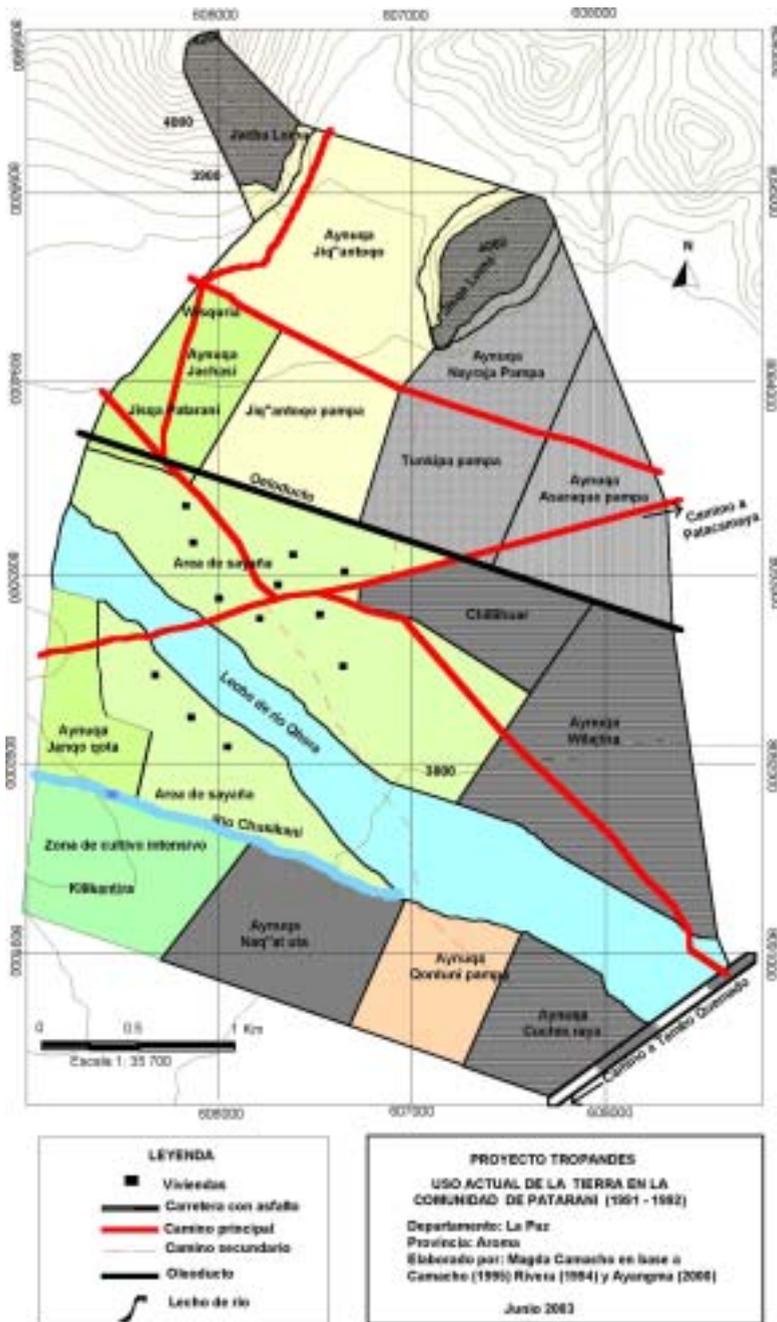


Fig. 6: Mapa de uso de la tierra de Patarani. Gestión agrícola 1991-1992.

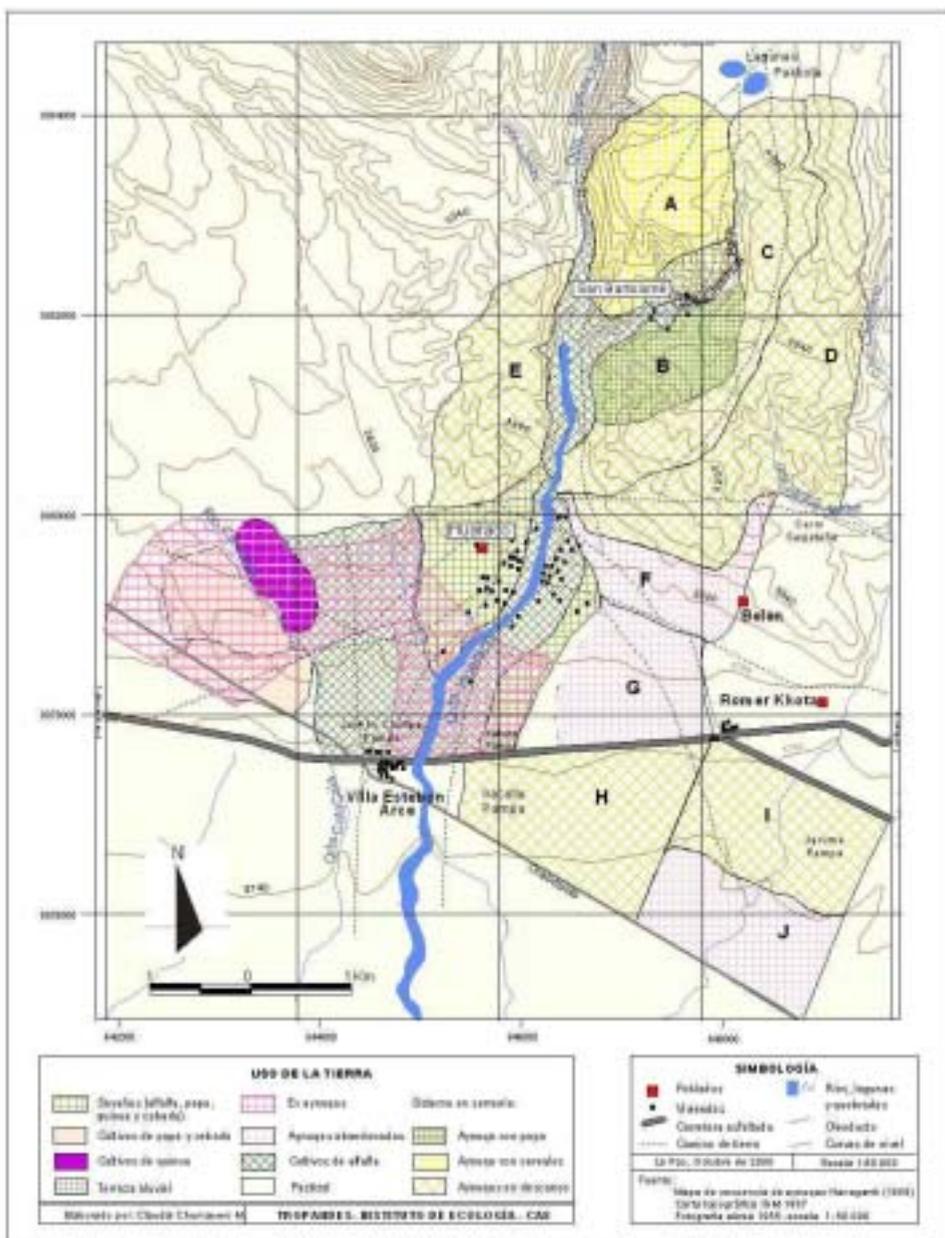


Fig. 7: Mapa de uso de tierra de Huaraco (gestión agrícola 1999-2000).

áreas de *aynuqa* adicionales, una en serranía - colina y otra al sur en pie de monte. En la gestión 1999-2000 las *aynuqas* Wichuraya, Añatuñani y Chijikara del sistema ubicado en pie de monte han sido destinadas al cultivo intensivo de papa, quinua, cebada y alfalfa, con un periodo de descanso que oscila entre 3-6 años y que depende de cada propietario (Hanagarth 1989b). Las *aynuqas* restantes no son cultivadas y se destinan para el pastoreo del ganado ovino y camélido. El uso de las *aynuqas* ubicadas en serranía precordillerana y colinas onduladas persiste, a pesar de contar con numerosas parcelas abandonadas.

Discusión

Han sido identificados dos tipos de variaciones principales en uso del sistema *aynuqa*: 1) el cambio en algunas comunidades de una parte de las *aynuqas* a zonas de cultivo intensivo y 2) la disminución del área cultivada en *aynuqa*, en todas las comunidades. Coincidimos con Wieggers *et al.* (1999), quienes observaron la combinación de una intensificación y una desintensificación del uso de la tierra en las comunidades peruanas. Pestalozzi (2000) también señala que el sistema de *aynuqa* se encuentra en un proceso continuo de cambios, que es constantemente desarrollado y ajustado, y en ello radica su permanencia en el tiempo.

El cambio de *aynuqas* a zonas de cultivo intensivo

En tres de las cuatro comunidades estudiadas, se observó el cambio de uso del suelo de *aynuqas* a zonas de cultivo intensivo, con predominio de especies forrajeras y / o papa, haba y quinua. Todas las *aynuqas* ubicadas en pie de monte, que se beneficiaron con la construcción de un canal de riego, fueron destinadas al cultivo intensivo en Chirapaca. También fueron intensificadas dos de ocho *aynuqas* en Patarani y dos de siete *aynuqas* en Huaraco. Estas zonas se encuentran en sectores de mayor

disponibilidad de agua, con suelos de mayor productividad, cerca de las viviendas y donde la remoción es mecanizada. Estas observaciones coinciden con las de Claverias (1994), Gonzales de Olarte (1994), Hervé (1994a), Pacheco (1994), Tapia (1994) y Orlove *et al.* (1996) en comunidades del Altiplano de Bolivia y Perú.

El proceso de intensificación con cultivos o forrajes se refleja en la venta de productos agropecuarios. Por ello, el destino de la producción agropecuaria se relacionó con la distancia de las comunidades a las carreteras principales, a las ferias regionales (Figura 8) y al mercado de La Paz (Figura 9). Chirapaca y Patarani venden mayormente ganado bovino, leche y queso que proporcionan mayores ingresos económicos. Chirapaca es favorecida por su cercanía a la ciudad de La Paz, la feria de Batallas y la carretera La Paz-Huarina; al igual que Patarani por situarse sobre la carretera La Paz-Tambo Quemado y cerca de la feria de Patacamaya. Huaraco queda cerca de la feria regional de Lahuachaca (1.5 km), donde se vende ganado en pie de toda la zona y cerca de la carretera La Paz-Oruro, pero la crianza de ganado bovino para engorde es eventual y la venta queda limitada por ausencia de mayor disponibilidad de pastos. Titicani Tacaca vende pocos bovinos en pie y queda lejos de la feria de Guaqui, de la carretera La Paz-Desaguadero y de la ciudad de La Paz. Esta comunidad valoriza los terrenos en descanso de sus *aynuqas* con la producción de ovinos.

Al respecto, Gonzáles de Olarte (1994), Hervé (1994), Marandola (1994) y Pacheco (1994) indican que las ciudades influyen en la intensificación del uso del suelo en los *aynuqas* de comunidades de la zona andina de Bolivia y Perú. Respondiendo a una mayor valoración en el mercado de los productos bovinos y en particular lácteos, se constatan varios incentivos de instituciones a la producción bovina, bajo las modalidades de semilla de alfalfa, establos o asistencia técnica. Puede ocurrir otra forma de intensificación paulatina, a través de la siembra de algunas parcelas en *aynuqas* en



Fig. 8: Distancia de las comunidades a la ciudad de La Paz y destino de la producción agropecuaria.

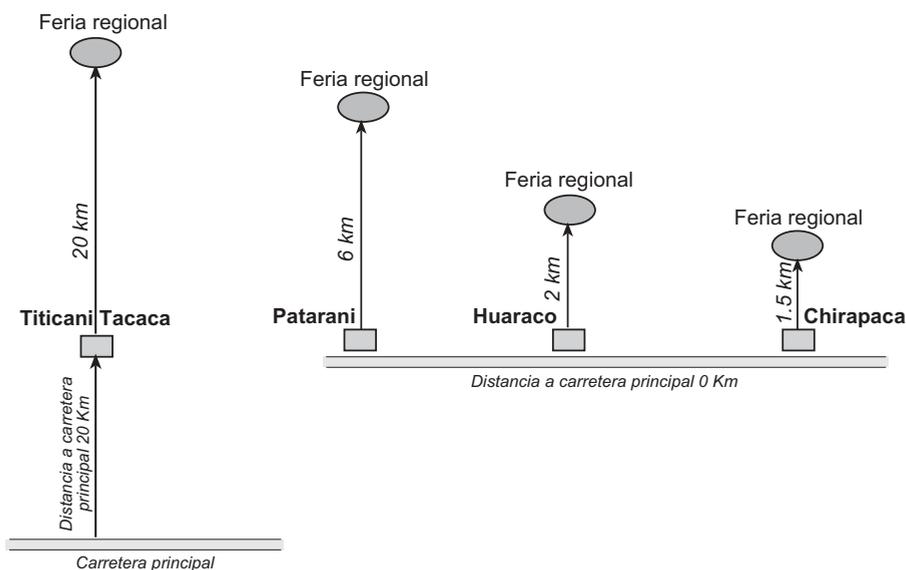


Fig. 9: Distancia de las comunidades a la carretera principal y a la feria regional.

descanso, que no implica el cambio de uso de todo un sector de *aynuqa* y que responde en parte a la necesidad de sobrevivencia de algunos jóvenes migrantes con menores extensiones de tierra que retornan a su comunidad. En los casos observados, los agricultores han resuelto el riesgo de daños por los animales, con la proximidad de una vivienda (caso de la comunidad de Pumani según Hervé & Ayangma 2000; en Titicani-Tacaca según Chumacero 2003) o cultivando en parcelas aledañas a un sector cultivado por una comunidad vecina (en Patarani según Camacho

2001). Se trataría de una etapa intermedia bajo iniciativa individual, que llegaría al *cambio* de uso de todo un sector de *aynuqa*, solamente en caso de una decisión comunal.

Disminución del área cultivada en *aynuqa*

Todas las comunidades estudiadas muestran una disminución del área de cultivo en *aynuqa*, por el abandono de ciertas parcelas dentro de las *aynuqas* cultivadas o por el uso exclusivo en pastoreo de algunas *aynuqas* poco productivas.

El uso exclusivo para el pastoreo de algunas *aynuqas* solo se observa en Huaraco, donde tres *aynuqas* dejaron de ser cultivadas y son utilizadas como áreas de pastoreo (Figura 7). En este caso, el factor explicativo no sería la lejanía sino la sensibilidad de estas zonas a las heladas. En todas las comunidades, el abandono de parcelas en *aynuqas* cultivadas ocurre en diferente grado de intensidad, siendo mayor en las *aynuqas* de serranía más alejadas. Este abandono se da por la escasa precipitación pluvial que dificulta la remoción y la escasez de mano de obra y capital de inversión.

En caso de un crecimiento demográfico, no habría razones para estos abandonos. Las tasas de migración nos explican por qué la mano de obra familiar puede escasear. Según las entrevistas realizadas en 1991, en Patarani el 51% de la población migra a las ciudades de La Paz, Cochabamba, Santa Cruz y a otros sitios, en forma temporal o definitiva. Siendo los emigrantes mayormente jóvenes, las labores agrícolas no se pueden completar en toda la superficie cultivable, por falta de mano de obra masculina. De esta manera, no se tiene remocionada toda la superficie disponible, al momento de la siembra.

Los censos de población y vivienda de 1992 y 2001 realizados por el INE, muestran que la población disminuyó en un 28% en Chirapaca, 10% en Titicani Tacaca y 10% en Huaraco (parte de la gente se fue a vivir sobre la carretera La Paz-Oruro en Villa Esteban Arce, el resto a Luribay, Guanay y otras poblaciones de los Yungas). Un análisis demográfico más fino requiere en todo caso datos a la vez de población y de migración.

Aproximación a un modelo conceptual : intensificación en las *aynuqas* y distancia al mercado

El análisis de los cuatro estudios de caso nos permite entonces plantear un modelo conceptual de los cambios del sistema de *aynuqa* (Figura 10). El cambio de las *aynuqas* combina

una intensificación en algunas *aynuqas* y un cambio de uso solo para pastoreo en otras. A menor distancia de las viviendas ($d1 < d2$), se delimitan sectores de *aynuqa* donde puede empezar un proceso de intensificación. En las comunidades donde se observa una intensificación, no es la totalidad de las *aynuqas* que están involucradas, sino la parte delimitada por el umbral $d1$. En estos sectores, los cultivos forrajeros, en una rotación combinada con papa, haba y quinua, tienen cerca de las viviendas mejores condiciones para la producción agrícola, como suelos más productivos y una disponibilidad de agua proveniente del riego o de una napa freática superficial. Entre las distancias $d1$ y $d2$ de las viviendas, encontramos *aynuqas* que siguen siendo utilizadas bajo reglas de manejo comunal, respetando la rotación de cultivos con descanso largo, entre 4 y 10 años según el número de *aynuqas*. Las *aynuqas* distantes y menos productivas (con pedregosidad y mayor pendiente) ubicadas a una distancia $d3$ de las viviendas ($d3 > d2$), tienen la tendencia a ser utilizadas solamente para el pastoreo de los animales.

Se observa entonces una concentración de los medios de producción escasos (capital de inversión mínimo, falta de mano de obra ocasionada por la migración de miembros jóvenes de las familias) en terrenos de mayor productividad (con menos riesgos climáticos, terrenos de menor pendiente que se puede remover con tractor) y cercanos a las viviendas. Al respecto, Wiegiers *et al.* (1999) observaron en zonas cultivadas con descanso alejadas de las viviendas, un aumento del descanso y una menor producción agrícola. El agricultor del Altiplano boliviano, quien tiene escasos factores de producción (capital, mano de obra, tierra), no puede intensificar en cualquier sitio. Lógicamente, va a colocar sus reducidos factores de producción en áreas donde la expectativa de producción sea mayor, en relación a la cantidad de factores invertidos. Dicha combinación de intensificación y extensificación se relaciona con la distancia de

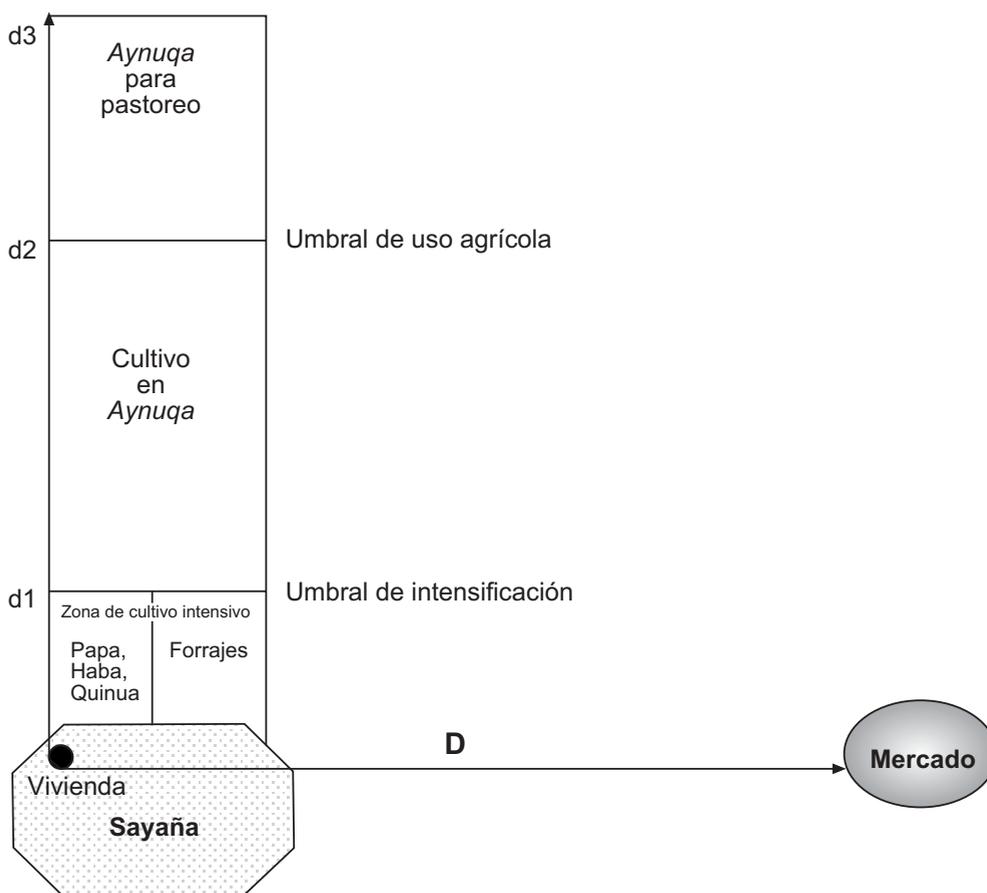


Fig. 10: Modelo conceptual de intensificación en el sistema de *aynuqa*.

las comunidades a las carreteras, ferias regionales y al mercado de La Paz, a través del destino de la producción agropecuaria. La distancia d de las viviendas a los lugares de venta (ferias, mercados urbanos) define las oportunidades de valorización económica de ciertos productos que tienen demanda en el mercado. Entonces esta distancia al mercado facilita o frena las posibilidades de intensificación: a mayor distancia, menos oportunidad de valorizar económicamente una posible intensificación. Los cambios ocurridos en las *aynuqas* se pueden explicar finalmente por la resultante de dos vectores, de la intensificación y del mercado.

Conclusiones

Las comunidades estudiadas aún practican sistemas de cultivo en *aynuqas* con diferente forma e intensidad de uso. Titicani - Tacaca y Patarani utilizan toda la superficie de *aynuqas* para la actividad agrícola y pecuaria; Huaraco ha destinado algunas *aynuqas* poco productivas para la agricultura solo para el pastoreo de animales, mientras se intensifica la actividad agrícola en *aynuqas* cercanas a las viviendas.

En general, el respeto y cumplimiento de normas comunales persiste en todas las comunidades. Solo en Chirapaca es deficiente, debido a que esta comunidad es la que recibe

mayor influencia del mercado por su cercanía a la ciudad de La Paz y su ubicación en la carretera La Paz – Huarina.

El uso de las *aynuqas* como el de las *sayañas* responde al objetivo de lograr mejores ingresos, principalmente a través de la ganadería bovina. Sin embargo, la cercanía al mercado citadino o regional no es el único motor de cambio de este proceso, ya que son diversos los factores que inciden e interactúan en la sustitución del uso de algunas *aynuqas* con especies forrajeras, como la disponibilidad de agua, la cercanía a las viviendas, la existencia de suelos de mayor productividad y la posibilidad de usar tractores en áreas planas.

La intensificación de la actividad agrícola en algunas *aynuqas* cercanas a las viviendas también ocasiona la reducción del área cultivada en *aynuqas* lejanas, porque la escasez de capital de inversión y de mano de obra a causa de la migración de jóvenes, obliga a colocar los escasos medios de producción en lugares con mayor expectativa de producción.

Estas conclusiones tendrían que ser validadas en un mayor número de comunidades del Altiplano boliviano situadas fuera del alcance del principal eje de comunicación, desde el Lago Titicaca hasta la ciudad de Oruro. Estos materiales deberían ser puestos al alcance de los propios agricultores para llegar a alternativas de soluciones compartidas.

Agradecimientos

Extendemos nuestros mayores agradecimientos a las comunidades de Titicani Tacaca, Patarani, Huaraco y Chirapaca, en especial a los agricultores (as) entrevistados, por compartir sus conocimientos con nosotras; al Proyecto TROPANDES por el financiamiento otorgado; a los doctores Dominique Hervé y Stephan Beck por su paciencia y revisión detallada del manuscrito y al Lic. Máximo Liberman por sus comentarios.

Referencias

- Benavidez, G. 1999. Gestión local de recursos naturales y agroecología. Un proceso de innovación tecnológica y social de recuperación de la base productiva de recursos naturales en el Municipio de Comanche (Provincia Pacajes). *RURALTER* 18: 183-189.
- Camacho, M. 1995. Dinámica de la composición del rebaño ovino, su relación con la disponibilidad forrajera y la mano de obra en la comunidad de Patarani. Tesis en Ingeniera Agronómica, Facultad de Agronomía, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 99 p.
- Camacho, M. 2001. La gestión del espacio y las prácticas de manejo del suelo en la región altiplánica de Bolivia: El caso de la comunidad de Patarani en la Provincia Aroma. Tesis de M.Sc. en Ecología y Conservación, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 88 p.
- Chumacero, C. 2003. Dinámica del descanso de tierras en un sistema de cultivo tradicional en relación a la sucesión vegetal y a la fertilidad de los suelos en la comunidad Titicani Tacaca. Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 109 p.
- Claverias, R. 1994. Causas de la reducción del período de descanso de las tierras en comunidades campesinas en Puno: Alternativas para la sostenibilidad. *CAME*, Perú. Pp. 249-258. En: Hervé, D., G. Didier & R. Giles (eds.). *Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes*. ORSTOM-IBTA, La Paz.
- CCTA (Comisión de Coordinación de Tecnología Andina). 1983. Primer censo taller de agricultura andina del Perú y Bolivia. Universidad Nacional de Cajamarca, Talleres Gráficos, Centro Bartolome de Las Casas, Cuzco. 185 p.
- Fernández, M. 1989. Consideraciones para la investigación participativa en

- comunidades campesinas alto-andinas. Serie Comunidades, Reporte Técnico (98): 1-60.
- Fisel, U. & W. Hanagarth. 1983. Estudio ecológico en una comunidad del Altiplano boliviano. Descripción de las interrelaciones físico y económico-geográficas. *Ecología en Bolivia* 4: 1-17.
- Gonzales de Olarte, E. 1994. En las fronteras del mercado: Economía política del campesinado en el Perú. Instituto de Estudios Peruanos, Lima. 339 p.
- Gonzales de Olarte, E., Hopkins R., Kervyn B., Alvarado J. & Barantes R. 1987. La lenta modernización de la economía campesina. Instituto de Estudios Peruanos, Lima. 233 p.
- Hanagarth, W. 1987. Ökologie und Risikoverteilung in der bauerlichen Landwirtschaft der Halbtrockenpuna in Bolivien. *Frankfurter Beiträge zur Didaktik der Geographie*, Tomo X: 117-140.
- Hanagarth, W. 1989a. Mapa de secuencia de *aynuqas* entre 1982 y 1987. pp. 54-55. En: Morales, C. (ed.) 1994. Huaraco, Comunidad de la Puna. Instituto de Ecología, Artes Gráficas Latina, La Paz.
- Hanagarth, W. 1989b. Ecology and risk-spreading in the small- holding agriculture of the semiarid puna in Bolivia. *Plant Res. and Devpt.* 30: 76-103.
- Hervé, D. 1994a. Desarrollo sostenible en los Andes altos. Los sistemas de cultivo con descanso largo pastoreado. pp. 15-36. En: Herve, D., Genin D. & Riviere, G. (eds.). *Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes*, IBTA - ORSTOM, La Paz.
- Hervé, D. 1994b. Vías de intensificación sin especialización de los sistemas de crianza bovina en el Altiplano boliviano. pp: 171-185. En: Hervé D. & A. Rojas (eds.). *Vías de Intensificación de la Ganadería Bovina en el Altiplano Boliviano*, Seminario taller 21-22/05/93, ORSTOM-Dunchurchaid, La Paz.
- Hervé, D. & S. Ayangma. 2000. Dynamique de l'occupation du sol dans une communauté agro-pastorale de l'Altiplano bolivien. Les montagnes d'Amérique Latine: Environnement et aménagement. *Revue de Géographie Alpine* 88(2): 69-84.
- IGM (Instituto Geográfico Militar). 1966-1967. Cartas topográficas. La Paz.
- INE (Instituto Nacional de Estadística). 1992. Censo nacional de población y vivienda. La Paz.
- INE (Instituto Nacional de Estadística). 2001. Censo nacional de población y vivienda. Página web: <http://www.ine.org.gov>
- Kervyn, B. 1996. La organización comunal del espacio. Pp. 424-450. En: P. Morlon (comp.) *Comprender la Agricultura Campesina en los Andes Centrales*. Institut Français d'Etudes Andines, Centro de Estudios Regionales Andinos Bartolomé de las Casas, Lima.
- Liberman, M. 1987. Uso de la tierra en el Altiplano norte de Bolivia como base para la evaluación del impacto ambiental de un proyecto de desarrollo rural. *Rivista di Agricoltura Subtropicale e Tropicale* (1-2): 207-235.
- Liberman, M. 1989. Mapa de uso de la tierra de la comunidad Titicani Tacaca, Cantón Villa Asunción de Machaca. En: Lorini, J., J. Quintanilla & M. Liberman. 1989. *Diagnóstico Ecológico de Titicani - Tacaca, Bolivia, Cantón Jesús de Machaca, Departamento de La Paz*. Centro de Estudios Ecológicos y de Desarrollo Integral. La Paz, Bolivia. 82 p.
- Liberman, M. & U. Fisel. 1983. Uso de la tierra en la región de Huaraco, Antipampa y Pujrivi del Altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 4: 31-42.
- Liberman, M., J. Lorini, J. Quintanilla & S. Beck. 1987. Proyecto de riego Huarina - Batallas. Estudio de impacto ambiental. Centro de Estudios Ecológicos y Desarrollo Integral (CEEDI) - GTZ, La Paz. 79 p.

- Lorini, J. 1994. La agroecología y el desarrollo altiplánico. El modelo La Paz - Huaraco. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 159 p.
- Lorini, J. & M. Liberman. 1983. El clima de la provincia Aroma del departamento de La Paz. *Ecología en Bolivia* 4: 19-29.
- Marandola, L. 1994. Dinámicas de la gestión del espacio productivo comunal en relación al mercado regional. pp. 291-304. En: Hervé D., D. Genin & G. Riviere (eds.). *Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes*, IBTA-ORSTOM, La Paz.
- Mayer, E. 1983. La organización social de la producción en la agricultura tradicional andina. Pp 94 -139. Primer Curso Taller de Agricultura Andina, Comisión de Coordinación de Tecnología Andina, Universidad Nacional de Cajamarca, Huancayo.
- Mayer, E. & M. Glave. 1999. Algo para ganar (a little something to earn): profits and losses in peasant economies. *American Anthropological Association* 6(2): 344-369.
- Montes de Oca, I. 1989. Geografía y recursos naturales de Bolivia. Academia Nacional de Ciencias de Bolivia, La Paz. 574 p.
- Montoya, B., Morlon P. & Channer S. 1996. Diez años en la vida de campesinos de las riberas del Titicaca. Pp. 323-356. En: P. Morlon (comp.) *Comprender la Agricultura Campesina en los Andes Centrales*. Institut Français d'Etudes Andines, Centro de Estudios Regionales Andinos Bartolomé de las Casas, Lima.
- Morales, C. 1994. Huaraco, comunidad de la puna. Universidad Mayor de San Andrés, Artes Gráficas Latina, La Paz. 261 p.
- Montoya B., Morlon, P., Channer, S., Lescano L. & Huapaya F. 1996. Vender para vivir. Pp. 357-373. En: P. Morlon (comp.) *Comprender la Agricultura Campesina en los Andes Centrales*. Institut Français d'Etudes Andines, Centro de Estudios Regionales Andinos Bartolomé de las Casas, Lima.
- Muñoz Reyes, J. 1977. Geografía de Bolivia. 2da. Ed. Academia Nacional de Ciencias de Bolivia, Artes Gráficas Don Bosco, Editorial Educacional del Ministerio de Educación y Cultura, La Paz. 515 p.
- Orlove B., Godoy R. & Morlon P. 1996. Sistemas de barbecho sectorial. Pp. 86-113. En: P. Morlon (comp.) *Comprender la Agricultura Campesina en los Andes Centrales*. Institut Français d'Etudes Andines, Centro de Estudios Regionales Andinos Bartolomé de las Casas, Lima.
- Pacheco, L. 1994. El sistema de aynuqa en Pom2ani. Dinámicas y tendencias. Pp. 271-289. En: Hervé D., Genin D. & y G. Rivière (eds.). 1994. *Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes*, IBTA-ORSTOM, La Paz.
- Pestalozzi, H. 2000. Sectoral fallow systems and the management of soil fertility: the rationality of indigenous knowledge in the high Andes of Bolivia. *Mountain Research and Development* 20(1): 64-71.
- Rivera, D. 1994. Estudio del subsistema de crianza bovino en un sistema de producción a secano. Comunidad Patarani Altiplano central. Tesis de grado en ingeniería agronómica Facultad de Agronomía, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 91 p.
- SENAHMI (Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología). 1991. Datos climáticos: temperatura y precipitación pluvial. Estación meteorológica de Patacamaya, La Paz.
- Tapia, M. 1994. Rotación de cultivos y su manejo en los Andes del Perú. Proyecto ASPADERUC, Perú. pp. 37-54. En: Hervé D., Genin D. & G. Riviera (eds.). *Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes*, IBTA-ORSTOM, La Paz.

- UNU (Universidad de Naciones Unidas). 1988. Energía y métodos de producción agropecuaria en Bolivia (Altiplano y valles). Junta del Acuerdo de Cartagena, Dirección de Ciencia y Tecnología, Ministerio de Planeamiento y Coordinación, Bolivia, Instituto de Economía Energética asociado a la Fundación Bariloche, La Paz. 156 p.
- Wieggers, E., Hijmans R., Hervé D. & L. Fresco. 1999. Land use intensification and disintensification in the upper Cañete Valley, Perú. *Human Ecology*: 27(2): 319-339.

Dinámica sucesional de la vegetación en un sistema agrícola con descanso largo en el Altiplano central boliviano

Plant successional dynamics of long term fallow in the central Altiplano of Bolivia

Teresa Ortuño¹, Stephan Beck² & Lina Sarmiento³

¹Museo Nacional de Historia Natural, Herbario Nacional de Bolivia, Casilla 10077 - Correo Central, La Paz, Bolivia, email: casstol@yahoo.com

²Instituto de Ecología, Herbario Nacional de Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077 - Correo Central, La Paz, Bolivia, e-mail: lpb.dir@accelerate.com

³Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de los Andes, Mérida 5101, Venezuela, email: lsarmien@ciens.ula.ve

Resumen

Se estudió la dinámica sucesional de la vegetación en parcelas en descanso agrícola en el Altiplano central boliviano, donde se practica una agricultura con descansos largos en sectores manejados comunalmente. El objetivo fue analizar cambios sucesionales de la diversidad de especies, de la estructura vertical de la vegetación, de la abundancia de las diferentes formas de vida que intervienen en la sucesión. Los resultados indican pocos cambios en la riqueza florística y diversidad, contrariamente a lo que se ha reportado comúnmente en sucesiones secundarias. Esto se relaciona a que la vegetación dominante se ha adaptado a adversidades climáticas, limitantes edáficas y la influencia antrópica. Contribuye también la influencia de la abundancia de las plantas anuales, que colonizan rápidamente las parcelas en descanso, alcanzando un alto número de especies desde el inicio de la sucesión, e intervienen oportunamente en descansos antiguos. Además, muchas especies anuales y perennes presentan rangos de tolerancia amplios, permanecen mucho tiempo durante la sucesión. La estructura vertical muestra una predominancia de la vegetación de 0-5 cm en todas las parcelas. Fue posible identificar tendencias sucesionales como la presencia de especies anuales y oportunistas en los primeros años de descanso como *Erodium cicutarium*, *Bromus catharticus*, *Tagetes multiflora* y *Tarasa tenella*. El aumento de especies de hábito perenne con crecimiento lento y gradual como es la gramínea *Stipa ichu*, diversas especies de *Nassella* y arbustos *Baccharis incarum* y *Parastrephia lepidophylla* se observan en los descansos hasta los 6 años, después incrementan con una tendencia no lineal hasta los 10 y 20 años, dependiendo de la característica edáfica, humedad, ubicación e historia de la parcela. Según los análisis multivariados, los suelos alcanzan mayor cantidad de nutrientes (C, N, K, Mg y Ca) en 9-22 años de descanso comparado con las parcelas jóvenes.

Palabras claves: Altiplano, Descanso de suelo, Sucesión, Plantas indicadoras.

Abstract

Plant successional dynamics in fallow plots in the Bolivian Altiplano has been studied, where peasants practice a long, sectorial fallow. The objective was to analyse the successional changes in species diversity, vertical structure of vegetation, abundance of different life forms. The results indicate that there have been little changes in richness and diversity, contrary to what has been reported for secondary successions, possibly due to the adaptation of selected species to the harsh

conditions of climate, restricted soil conditions and the anthropogenic influence. This trend can also be related to the great abundance of annual plants, which have the capacity of colonizing rapidly the fallow plots, enabling the existence of a high number of species from the start of succession; these annuals occasionally and opportunistically also settle the older plots. Furthermore, many of the species present a very broad tolerance range, which indicates that after they have colonised a plot, they can stay there for a long time. The vertical structure of vegetation showed a dominance of a herbal layer of 0-5 cm in all plots. It was possible to identify serial trends with annuals like *Erodium cicutarium*, *Tagetes multiflora*, *Tarasa tenella* and *Bromus catharticus* in the first years of fallow. Till 6 years of fallow we recorded a constant increase of perennial grasses like *Stipa ichu* and *Nassella* spp. and some evergreen resinous shrubs; later on we noticed a non linear increase till 10 to 20 years, depending on soil conditions, humidity, location and history of the plots. With increasing years of fallow the soil fertility (C, N, K, Mg, and Ca) recovered as shown by an analysis multivariable of 9 to 22 year/old plots in comparison to young fallows.

Keywords: Altiplano, Fallow, Succession, Indicator plants

Introducción

Por la gran extensión que ocupan los sistemas agrícolas con descanso largo son practicados por un gran número de comunidades tanto en el Altiplano boliviano como en otras zonas de los Andes, existiendo extensas superficies bajo este tipo de manejo (Hervé 1994a, Lara & Zapata 2001). El principal objetivo del descanso es la recuperación de la fertilidad de los suelos (Ellenberg 1981, Hervé 1994b, Pestalozzi 2000). Sin embargo, no hay que ignorar los intensos y frecuentes disturbios representados por el pastoreo y la extracción de leña, un recurso escaso y muy valioso en el Altiplano con una profunda influencia sobre el desarrollo de la vegetación sucesional (Davidson 1993). Durante el periodo de descanso, la sucesión secundaria genera cambios en la estructura y composición de la vegetación, a medida que distintas especies colonizan los terrenos abandonados y van cambiando su abundancia y/o reemplazándose unas a otras (Queiroz *et al.* 1994).

Resulta prioritario conocer la dinámica de regeneración de la vegetación y de las principales especies involucradas. Este conocimiento no solo es importante para estimar la oferta y calidad del forraje y del recurso leña, sino también para evaluar el

impacto del manejo sobre la diversidad de la vegetación. Por otra parte, desde un punto de vista de investigación básica, la sucesión vegetal ha sido escasamente estudiada en ambientes de alta montaña de los Andes, conociéndose relativamente poco sobre los mecanismos implicados y la velocidad de la regeneración con la que ocurre este proceso (Braun 1964, Hervé 1994b, Queiroz *et al.* 1994, Fontaine 2000, Sarps 2002). Por la gran extensión que ocupan estos sistemas en el Altiplano boliviano. La dinámica del proceso sucesional que genera patrones divergentes o múltiples rutas sucesionales es influenciada por la historia de uso previo de las parcelas, las características del suelo, la disponibilidad de propágulos de las plantas colonizadoras (Queiroz *et al.* 1994, Sarmiento *et al.* 2003) y la distribución de las precipitaciones a través del tiempo.

El estudio de la sucesión vegetal ha sido un tema clásico en ecología de comunidades y ha generado un debate sustancial, resultando difícil extraer una teoría general a partir de las tendencias encontradas en ambientes particulares (Odum 1963, Margalef 1968, Pickett & White 1985). Por ejemplo, se ha postulado que la diversidad de la comunidad debe aumentar progresivamente durante las primeras etapas de la sucesión, debido a la llegada progresiva de las especies y disminuir posteriormente en las

etapas tardías, debido a la exclusión competitiva (Begon *et al.* 1995). Sin embargo, hay muchos casos en que la diversidad no sigue este patrón, como por ejemplo el caso del páramo venezolano (Sarmiento *et al.* 2003). También se ha postulado que uno de los principales mecanismos de la sucesión es el reemplazo de unas especies por otras, pero en ambientes con fuerte estrés, como los ecosistemas árticos y alpinos, se produce una autosucesión, en que son las mismas especies de la comunidad clímax las que progresivamente van colonizando (Svoboda & Henry 1987). Debido a la falta de una teoría unificada y a la poca información disponible sobre el proceso sucesional en ambientes de alta montaña andina, es necesario caracterizar y explicar los patrones sucesionales en estos ambientes.

El objetivo de este trabajo fue evaluar la sucesión secundaria que tiene lugar en el Altiplano central boliviano, en términos de riqueza de especies, abundancia de las formas de vida, estructura vertical de la vegetación y tendencias de las principales especies que intervienen en la sucesión.

Área de estudio

El trabajo fue realizado en la comunidad de Patarani (departamento La Paz, provincia Aroma) del Altiplano central boliviano, a 3.800 m de altitud, ubicada aproximadamente a 110 km hacia el sur de la ciudad de La Paz, cerca de Patacamaya (17°6'S y 68°W). Según datos meteorológicos de la estación de Patacamaya obtenidos por SENAMHI (1981-1991) y procesados por Camacho (2001), la precipitación media anual es de 409 mm, con una estación seca entre abril y noviembre y una estación lluviosa de diciembre a marzo; la temperatura media anual es de 10°C. Los suelos son ligeramente ácidos, neutros o ligeramente alcalinos con un contenido muy bajo de materia orgánica y nitrógeno.

El sistema predominante de manejo utilizado es el descanso en sectores, en el cual las tierras de la comunidad están divididas en

sectores o *aynuqas* en que cada familia tiene su parcela. Las *aynuqas* son cultivadas y luego dejadas en descanso por decisión comunitaria. Cada sector es cultivado generalmente por tres años, iniciándose la rotación con tubérculos (generalmente papa, a veces oca) y continuando con cultivos de granos (quinoa y cebada para grano) y forrajeras (avena y cebada) o viceversa. Las *aynuqas* en descanso son de uso comunal para el pastoreo de bovinos y sobre todo ovinos. El 77% de las unidades productivas tiene alrededor de 40 ovinos, el 70% cerca de 4 bovinos y el 80% de 1 - 2 equinos (mulas y burros). La ganadería está estimulada por la creciente demanda de carne y leche de vaca, destinadas a ciudades cercanas (Camacho 2001). Además, las *aynuqas* de varios años de descanso se constituyen en proveedoras de leña de arbustos resinosos de tholas (*Parastrephia lepidophylla* y *Baccharis incarum*) que son recolectados por los pobladores.

Métodos

Selección de áreas de muestreo

Las áreas de cultivo y de descanso de la comunidad Patarani se encuentran en la llanura, en el pie de la ladera y en laderas de antiguos andenes. Los comunarios nos facilitaron campos de descanso en las cercanías de los ríos y terrenos de 50-500 m de distancia del pie de las serranías. Allí los comunarios nos destinaron áreas de descanso de 1-50 años, donde seleccionamos parcelas relativamente homogéneas fisionómicamente, desde el punto de vista de la cobertura vegetal y presencia de piedras. Estas parcelas no fueron alambradas y siguieron el ritmo de descanso con pastoreo y casual extracción de leña.

Toma de datos

A partir del año 1999 por cuatro años consecutivos durante la época húmeda se realizaron censos de vegetación en 15 parcelas

con las siguientes edades iniciales de descanso: 1 parcela con un año de descanso, 1 de dos años, 2 de tres años, 1 de cuatro años, 1 de cinco años, 1 de seis años, 2 de siete años, 1 de 10 años, 1 de 15 años, 3 de 20 años y 1 de 50 años, obteniendo al final del estudio un total de 60 censos. Las parcelas campesinas tienen tamaños muy variables. Para poder comparar los datos de la vegetación de una parcela a otra definimos el mismo número de puntos de observación que serán repartidos según el mismo protocolo.

Para el muestreo de la vegetación, se utilizó el método del cuadrado puntual (Greig-Smith 1983). En cada parcela se definieron cuatro líneas de 30 m u ocho líneas de 15 m, según el tamaño de la parcela. Se ubicó la mitad de las líneas en un sentido y la otra mitad perpendicularmente, para cubrir lo mejor posible toda el área de la parcela y captar su variabilidad interna. En cada metro de estas líneas se registraron los contactos de las diferentes especies con una varilla graduada de 0.5 cm de diámetro, que era colocada verticalmente. En total se muestrearon 120 puntos por parcela, registrándose la ausencia o presencia de contacto de cada especie en los siguientes intervalos de altura, de acuerdo a las graduaciones de la varilla: 0-5 cm, 5-10 cm y posteriormente en intervalos cada 10 cm. Los muestreos se realizaron durante la estación de lluvias cuando la vegetación estuvo más desarrollada y la mayor parte de las especies se encontraron en floración.

Riqueza y diversidad

La riqueza de especies en cada parcela se calculó como el número total de especies que fueron registradas en los 120 puntos muestreados. La frecuencia de cada especie, que es una medida de su abundancia, se calculó como la suma de todos los contactos de esa especie dividida entre el número total de puntos muestreados. El valor obtenido fue multiplicado por 100

para comodidad en el procesamiento de los datos, obteniéndose la frecuencia absoluta (Matteucci & Colma 1982, Greig-Smith, 1983). La diversidad de cada parcela se calculó utilizando los datos de frecuencia absoluta en el índice de Shannon - Wiener (Magurran 1987) y se los multiplicó por - 1 para obtener valores absolutos:

- H' = Índice de diversidad de la parcela
- i = Cada una de las especies
- n = Número de especies
- pi = Frecuencia absoluta total de la parcela representada por la especie i
- yi = Frecuencia absoluta de la especie i

Análisis de medidas repetidas

Para verificar si existían diferencias según la edad o año de observación, se llevó a cabo un análisis estadístico de medidas repetidas, agrupando los datos de las parcelas que tenían inicialmente las edades: de 1-4, 5-7, 10-15 y 20-22 años. Según Zar (1999), el análisis de medidas repetidas es adecuado cuando se realizan observaciones sobre un mismo sujeto como son en nuestro caso las parcelas, ya que el mismo conjunto de las mismas fue inventariado cada año. Los años correspondieron a lo que en este tipo de prueba se denomina factor intra-sujeto (*within-subject factor*). La edad de las parcelas representó el factor entre sujetos (*between-subjects factor*).

Formas de vida

Se realizó también un análisis de la variación y distribución porcentual de la frecuencia absoluta total de tres formas de vida: gramíneas, hierbas y arbustos. Además, para cada una de ellas, se calculó el porcentaje del número de especies de hábito anual o perenne en la sucesión.

Estratificación de la vegetación

Con el método cuadrado puntual se analizó también la estructura vertical de la vegetación, determinando la distribución de los contactos registrados entre los diferentes intervalos de altura.

Distribución de las especies en parcelas de diferentes edades de descanso

Para visualizar la secuencia de las especies abundantes a lo largo de la sucesión y establecer la amplitud de su distribución durante los años de descanso, se calculó el promedio ponderado de cada especie y su tolerancia con respecto al tiempo (Jongman *et al.* 1996).

- PP = Promedio ponderado
- T = Tolerancia de cada especie
- i = Cada una de las parcelas
- n = Número de especies
- xi = Tiempo de descanso de la parcela i
- yi = Frecuencia absoluta de la especie en la parcela i

Con los datos obtenidos se construirá una figura donde el promedio ponderado muestre la secuencia sucesional. Por otra parte, el rango de tolerancia nos indica la amplitud temporal de cada especie, estando las especies de gran tolerancia presentes en parcelas con un rango amplio de edades y las de menor tolerancia, restringidas a periodos determinados de la sucesión, pudiendo estas últimas ser utilizadas como especies indicadoras de edad.

Análisis de suelos

Los análisis fisicoquímicos se realizaron en el Laboratorio de Calidad Ambiental del Instituto de Ecología (Universidad Mayor de San Andrés, en La Paz), según los procedimientos expuestos en Sivila & Angulo (en este número): nitrógeno (N), carbono (C), calcio (Ca), magnesio (Mg),

sodio (Na), potasio (K) en el suelo, relación carbono nitrógeno (C/N), conductividad eléctrica (CE), pH y textura. Además, se estimó el porcentaje de pedregosidad en la superficie donde se realizaron los censos de vegetación.

Análisis multivariado de la vegetación y del suelo

Para el análisis multivariado se utilizaron solo los datos de aquellos censos donde también se tomaron datos fisicoquímicos del suelo, quedando en total 19 censos realizados entre 1999 y 2001: Cuatro parcelas de 1-4 años de descanso, cinco de 6-8 años de descanso, seis de 10-17 años de descanso, tres de 20-22 años de descanso y una de 50 años de descanso.

Se relacionaron los censos de vegetación con las características fisicoquímicas del suelo y la edad de descanso mediante el programa estadístico ADE-4 (Fossati *et al.* 2002). Se usó el análisis factorial de correspondencia (AFC) y el análisis de componentes principales normalizado (ACPn) para seleccionar las variables más explicativas de los censos de vegetación (Jongman *et al.* 1996, Kent & Coker 2000). De esta forma, se puede interpretar si existe influencia de algunas de estas variables sobre la estructura de la comunidad vegetal.

Con el fin de optimizar la lectura simultánea de los análisis de suelos y de la vegetación, se utilizaron métodos de acoplamiento y co-inercia (Fossati *et al.* 2002), siendo esto aconsejable cuando se tienen muchas variables y reducido número de muestras (Chessel & Mercier 1993).

El mapa factorial resultante muestra la relación existente entre la estructura de la vegetación y el suelo (Haase 1990, Fossati *et al.* 2002).

Resultados

Riqueza y diversidad de especies

En total fueron registradas 60 especies con el método de cuadrado puntual en los cuatro

años de estudio, pertenecientes a 16 familias (Tabla 1). Las familias dominantes fueron las Poaceae con 19 especies, las Asteraceae con 11 y las Fabaceae (Leguminosae) con 6.

Los valores de riqueza y diversidad se muestran en las Figuras 1 y 2. Los valores más elevados se presentan en las parcelas de 6 años de descanso (C6) con 22 especies ($H' = 4.0$), de 10 años (H10) con 22 ($H' = 3.8$) y de 18 (K18) con 21 ($H' = 3.7$). El aumento de las especies en estas parcelas es gradual durante los cuatro años de estudio. Estos resultados indican pocas diferencias entre las parcelas de diferentes años de descanso. Sin embargo se observa que de las 15 parcelas estudiadas, 10 tienen tendencia a aumentar su riqueza y diversidad con relación al primer año de estudio (Figuras 1 y 2). De las cinco de las parcelas restantes, tres (con edad inicial de 2, 20 y 50 años de descanso) aumentaron su riqueza y diversidad hasta el año 2001. Dos de las parcelas con edad inicial de 3 y 5 años de descanso disminuyeron en el segundo año de estudio, después se mantuvieron casi constantes en los demás años.

Análisis de medidas repetidas

El análisis de medidas repetidas resume los resultados presentados, ya que no se detectaron diferencias en el número de especies de parcelas de distinta edad ($F = 0.081$, $gl = 3$, $P = 0.969$). Por el contrario, existieron diferencias significativas comparando el número registrado de especies en el primer año de muestreo con los demás años de observación ($F = 5.710$, $gl = 3$, $P = 0.003$). Los años de mayor precipitación promedio anual 2001 (539 mm) y 2002 (422 mm) presentaron mayor número de especies (15-16 contra 13 en 1999 y 2000). Datos tomados con el método fitosociológico de Braun Blanquet (Ellenberg 1956) en áreas más extensas (19 parcelas) apoyan esta diferencia pequeña con un registro en el año 2001 de un promedio de 25 especies. Esto sugiere que hay germinación de un mayor número de especies en años más

lluviosos, como ocurre en otros ecosistemas secos (López 1999).

Formas de vida

Se presentan los cambios relativos en la abundancia de las diferentes formas de vida y hábitos a lo largo de cuatro años, expresada con valores de frecuencia absoluta (Figura 3 y Tabla 2). A continuación se detallan las tendencias encontradas para cada forma de vida encontrada en la zona de estudio:

Arbustos: En 11 de las 15 parcelas estudiadas, el porcentaje de arbustos aumentó con relación al primer año de estudio. Los valores máximos en todas las parcelas se registraron en los años 1999 en una parcela de 10 años de descanso (J10 con 78%), en otra de 20 años (M20 con 64%) y en el año 2000 en la parcela de 6 años (F6 con 78%). En los siguientes años de descanso, no se alcanzaron valores por encima de 60%. Si observamos los datos sincrónicos de desarrollo arbustivo, se nota que solamente existe en las parcelas A1 hasta E4 un aumento gradual en los cuatro años de estudio, de acuerdo al potencial base de plántulas. Al inicio de nuestro estudio, por ejemplo D3-D6 aumentó de 5-41%. En las parcelas de mayor edad por encima de 5-6 años no hay una tendencia homogénea, algunas suben por un año y en el otro bajan. Las parcelas M20-M23, J10-J13 y F5-F7 muestran porcentajes por encima de 40%, en cambio otras parcelas como H7-H10 y G6-G9 están por debajo de 20%. Probablemente hayan algunos factores edáficos, hídricos y posiblemente antropogénicos - no medidos en este estudio - que expliquen estos resultados.

Hierbas anuales: En 10 de las 15 parcelas estudiadas, las hierbas anuales disminuyen su porcentaje con relación al primer año de la toma de datos. Las hierbas anuales presentan su máximo al inicio de la sucesión, en la parcela A1 con un porcentaje de 64% y disminuyen en general en las parcelas mayores de cuatro años de descanso, alcanzando en algunas parcelas

Tabla 1: Lista de especies encontradas en los 60 censos de vegetación con el método del cuadrado puntual.

Arbustos	
Asteraceae	<i>Baccharis incarum</i> (Wedd.) Cuatrec.
Asteraceae	<i>Parastrephia lepidophylla</i> (Wedd.) Cabrera
Rosaceae	<i>Tetraglochin cristatum</i> (Britton) Rothm.
Hierbas	
Asteraceae	<i>Bidens andicola</i> Kunth.
Asteraceae	<i>Laennecia artemisiifolia</i> (Meyen & Walp.) G.L.Nesom
Asteraceae	<i>Erigeron lanceolatus</i> Wedd.
Asteraceae	<i>Facelis lasiocarpa</i> (Griseb.) Cabrera
Asteraceae	<i>Tagetes multiflora</i> Humb. & Bonpl. ex Kunth
Asteraceae	<i>Gamochaeta erythraetis</i> (Wedd.) Cabrera
Asteraceae	<i>Gnaphalium versatile</i> Rusby
Asteraceae	<i>Heterosperma nanum</i> (Nutt.) Sherff
Asteraceae	<i>Hypochaeris elata</i> Griseb.
Asteraceae	<i>Schkuhria multiflora</i> Hook. & Arn.
Brassicaceae	<i>Brassica rapa</i> L.
Brassicaceae	<i>Lepidium bipinnatifidum</i> Desv.
Brassicaceae	<i>Rorippa nana</i> (Schltdl.) J.F. Macbr.
Caryophyllaceae	<i>Spergularia andina</i> Rohrb.
Caryophyllaceae	<i>Cardionema burkartii</i> Subils
Caryophyllaceae	<i>Cardionema ramosissima</i> Thell.
Caryophyllaceae	<i>Paronychia muschleri</i> Chaudhri
Chenopodiaceae	<i>Chenopodium pallidicaule</i> Aellen
Crassulaceae	<i>Crassula connata</i> A. Berger
Fabaceae	<i>Astragalus arequipensis</i> Vogel
Fabaceae	<i>Astragalus garbancillo</i> Cav.
Fabaceae	<i>Astragalus micranthellus</i> Wedd
Fabaceae	<i>Lupinus otto-buchtienii</i> C.P. Sm.
Geraniaceae	<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Her. ex Aiton
Leguminosae	<i>Trifolium amabile</i> Kunth
Malvaceae	<i>Tarasa tenella</i> (Cav.) Krapov.
Onagraceae	<i>Oenothera punae</i> Kuntze
Ophioglossaceae	<i>Ophioglossum crotalophoroides</i> Walter
Oxalidaceae	<i>Oxalis bisfracta</i> Turcz.
Plantaginaceae	<i>Plantago orbignyana</i> Decne.
Plantaginaceae	<i>Plantago myosurus</i> Lam.
Plantaginaceae	<i>Plantago sericea</i> Ruiz & Pav.
Polemoniaceae	Indeterminada
Polemoniaceae	<i>Gilia laciniata</i> Ruiz & Pav.
Portulacaceae	<i>Portulaca perennis</i> R.E. Fries
Verbenaceae	<i>Junellia minima</i> (Meyen) Moldenke
Graminoides	
Cyperaceae	<i>Cyperus andinus</i> Palla
Cyperaceae	<i>Eleocharis albibracteata</i> Nees & E.Mey.
Poaceae	<i>Aristida asplundii</i> Henrard
Poaceae	<i>Chondrosium simplex</i> (Lag.) Kunth
Poaceae	<i>Bromus catharticus</i> Vahl
Poaceae	<i>Deyeuxia heterophylla</i> Wedd.

Poaceae	<i>Distichlis humilis</i> Phil.
Poaceae	<i>Eragrostis curvula</i> Nees
Poaceae	<i>Festuca orthophylla</i> Pilg.
Poaceae	<i>Hordeum muticum</i> J. Presl & C.Presl
Poaceae	<i>Muhlenbergia fastigiata</i> (J.Presl) Henrard
Poaceae	<i>Muhlenbergia peruviana</i> (P. Beauv.) Steud.
Poaceae	<i>Nassella asplundii</i> Hitchc.
Poaceae	<i>Nassella curviseta</i> (A. Hitchc.) M.E.Barkworth
Poaceae	<i>Nassella holwayi</i> (A. Hitchc.) M.E.Barkworth
Poaceae	<i>Nassella inconspicua</i> (J.Presl) M.E.Barkworth
Poaceae	<i>Nassella meyeniana</i> (Trin. & Rupr.) Parodi
Poaceae	<i>Nassella pubiflora</i> (Trin. et. Rupr.) Desv.
Poaceae	<i>Nassella rupestris</i> (Phil.) Torres
Poaceae	<i>Poa annua</i> L.
Poaceae	<i>Stipa ichu</i> Kunth

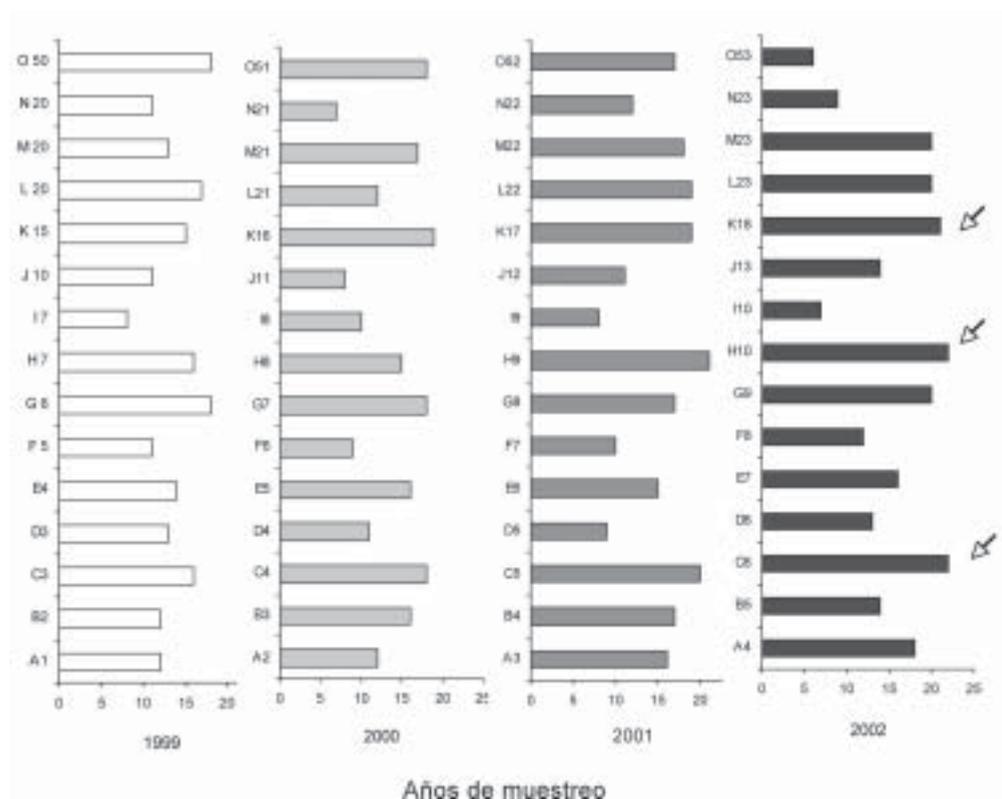


Fig. 1: Riqueza de las especies en 15 parcelas (A – O) en descanso en la zona de Patarani (Altiplano central boliviano): La letra en mayúscula en la ordenada define la parcela (en un total de 15), la cifra adjunta es la duración de descanso; las cifras en las abscisas corresponden al número de especies. Las flechas indican las parcelas con mayor riqueza de especies durante los cuatro años.

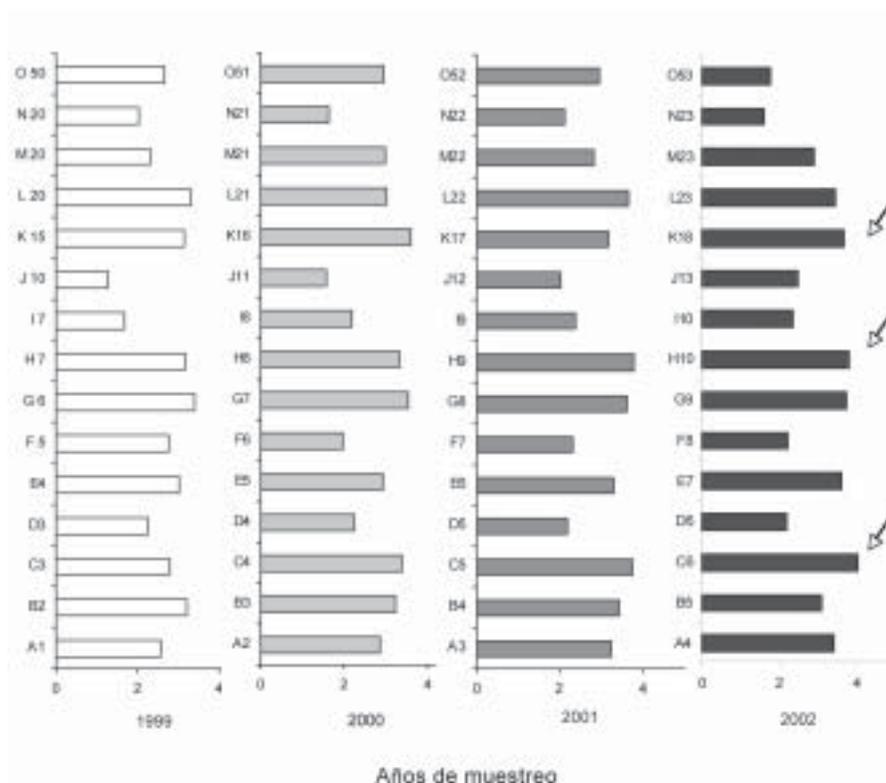


Fig. 2: Diversidad de las especies en 15 parcelas (A – O) en descanso en la zona de Patarani (Altiplano central boliviano). La letra en mayúscula en la ordenada define la parcela (en un total de 15), la cifra adjunta es la duración de descanso; las cifras en las abscisas corresponden al valor de diversidad de Shannon – Wiener. Las flechas indican las parcelas con mayor diversidad de especies durante los cuatro años.

de N20 y O53 valores con 1.4% a 0%, respectivamente. Las especies anuales como *Erodium cicutarium*, *Tagetes multiflora* y *Tarasa tenella* no muestran un ritmo anual, sino se portan como efeméritos, ya que aparecen después de unas lluvias y desaparecen frente a condiciones secas; otras especies a veces actúan como bianuales.

Hierbas perennes: Las hierbas perennes no muestran una tendencia clara, alcanzan sus valores máximos en las parcelas de 5 años (E5 con 56%) y 8 años (F8 con 49%), disminuyendo, aumentando o manteniéndose a lo largo de la sucesión con valores alrededor

del 20%. Solamente la parcela de 53 años de descanso carece de registros.

Gramíneas anuales: Las gramíneas anuales predominan por lo general en parcelas con pocos años de descanso. Además en 11 de las 15 parcelas estudiadas, el porcentaje de gramíneas anuales disminuye con los años de descanso. Es notorio el valor excepcionalmente alto del antiguo barbecho de 52 años (O52) con 31%; esto posiblemente se explique por la elevada precipitación en el año 2001. En el próximo año, no encontramos ninguna planta anual, ni gramínea ni hierba en esta parcela.

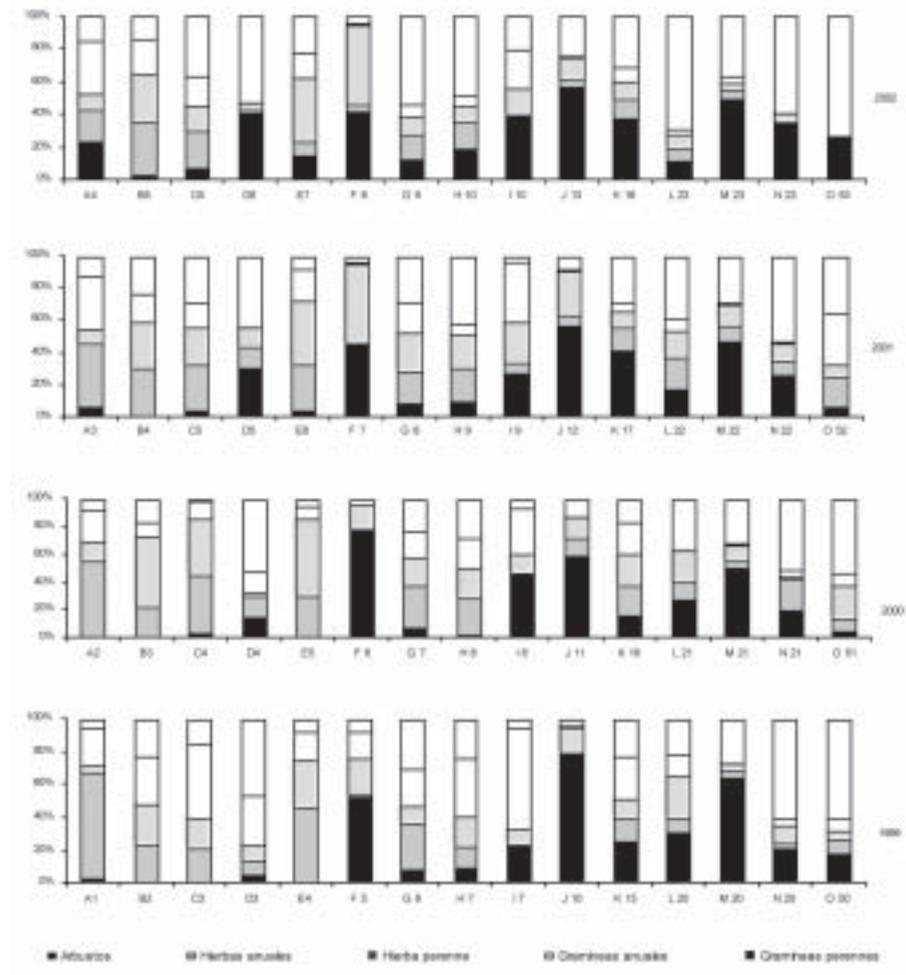


Fig. 3: Porcentaje de frecuencia absoluta de las diferentes formas de vida en cuatro etapas (1999–2002) de la sucesión secundaria en la zona de Patarani (Altiplano central boliviano). En la ordenada se tiene los valores de frecuencia absoluta, la letra en mayúscula en la abscisa define la parcelas, la cifra adjunta es la duración de descanso; el título a la derecha corresponde al año de muestreo.

Gramíneas perennes: Las gramíneas perennes tienden a aumentar con los años de descanso, por ejemplo en las parcela de 20 años aumenta de 22% hasta 69% (L20-L23). En 13 de las 15 parcelas estudiadas su porcentaje aumenta alcanzando en la parcela de 53 años el valor de 73% por la dominancia de *Aristida asplundii*, especie poco consumida

por el ganado. En el año 2002 se nota un aumento de las gramíneas perennes en todas las parcelas (menos B5) respecto al anterior año, posiblemente por la acumulación de humedad en el suelo derivada de las precipitaciones excepcionalmente altas en el año 2001.

Tabla 2: Cambios relativos en la abundancia de las diferentes formas de vida desde 1999 hasta 2002, expresada en valores de frecuencia absoluta. Las letras indican el código de cada parcela y la cifra al lado corresponde al número de años de descanso.

Año	A1	B2	C3	D3	E4	F 5	G 6	H 7	I 7	J 10	K 15	L 20	M 20	N 20	O 50
1999															
Arbustos	3.42	0.00	0.93	5.47	1.01	52.58	8.28	9.84	23.53	77.71	25.17	31.36	63.87	21.13	18.06
Hierbas anuales	64.10	23.28	20.37	7.81	44.44	2.06	27.59	12.57	0.00	1.81	13.91	8.47	5.04	3.52	8.33
Hierbas perennes	4.27	25.00	18.52	10.16	29.29	21.65	11.03	18.58	9.41	14.46	11.92	25.42	4.20	10.56	5.56
Gramíneas anuales	22.22	29.31	45.37	30.47	17.17	15.46	22.76	35.52	61.18	3.01	26.49	12.71	0.00	4.23	7.64
Gramíneas perennes	5.98	22.41	14.81	46.09	8.08	8.25	30.34	23.50	5.88	3.01	22.52	22.03	26.89	60.56	60.42
2000	A2	B3	C4	D4	E5	F 6	G 7	H 8	I 8	J 11	K 16	L 21	M 21	N 21	O 51
Arbustos	1.49	0.00	3.13	14.73	0.82	77.78	7.02	2.38	45.45	58.82	16.67	27.36	50.91	19.66	4.13
Hierbas anuales	54.48	22.66	41.67	14.73	29.51	0.74	30.99	26.19	0.91	13.49	20.51	13.21	4.24	23.08	9.09
Hierbas perennes	13.43	50.78	41.15	3.10	55.74	17.04	19.88	22.22	13.64	14.53	23.08	22.64	12.12	1.71	24.79
Gramíneas anuales	22.39	10.16	12.50	14.73	9.02	3.70	19.30	20.63	32.73	0.00	23.08	0.00	0.61	5.13	8.26
Gramíneas perennes	8.21	16.41	1.56	52.71	4.92	0.74	22.81	28.57	7.27	13.15	16.67	36.79	32.12	50.43	53.72
2001	A3	B4	C5	D5	E6	F 7	G 8	H 9	I 9	J 12	K 17	L 22	M 22	N 22	O 52
Arbustos	6.02	0.00	3.72	30.43	3.90	43.97	8.33	9.38	26.98	56.29	41.53	17.02	46.89	26.21	5.56
Hierbas anuales	39.85	30.43	28.84	13.04	27.92	1.72	19.87	20.83	6.35	6.59	13.66	19.86	9.57	7.77	19.44
Hierbas perennes	9.02	28.26	23.26	12.17	40.26	49.14	24.36	21.35	25.40	28.14	9.84	16.31	12.92	11.65	7.64
Gramíneas anuales	33.08	17.39	15.35	0.00	20.13	1.72	18.59	5.73	38.10	0.60	6.01	7.80	1.44	0.97	31.25
Gramíneas perennes	12.03	23.91	28.84	44.35	7.79	3.45	28.85	42.71	3.17	8.38	28.96	39.01	29.19	53.40	36.11
2002	A4	B5	C6	D6	E7	F 8	G 9	H 10	I 10	J 13	K 18	L 23	M 23	N 23	O 53
Arbustos	23.26	3.41	6.80	40.65	14.55	42.00	12.55	18.75	40.00	57.25	37.95	11.65	49.79	34.27	27.12
Hierbas anuales	19.19	32.39	22.82	1.94	9.09	4.00	15.79	16.96	0.00	3.82	12.05	8.03	4.64	1.40	0.00
Hierbas perennes	10.47	28.41	15.53	4.52	39.09	49.00	10.12	9.38	16.00	13.74	10.24	7.63	5.06	4.90	0.00
Gramíneas anuales	32.56	21.59	18.45	0.65	14.55	1.00	7.29	6.25	24.00	1.53	9.04	3.61	3.80	0.70	0.00
Gramíneas perennes	14.53	14.20	36.41	52.26	22.73	4.00	54.25	48.66	20.00	23.66	30.72	69.08	36.71	58.74	72.88

Estructura vertical de la vegetación

La Figura 4 muestra los cambios sucesionales en la estructura vertical de la vegetación en los cuatro años de estudio. Independientemente de la etapa sucesional, la mayor parte de la vegetación se encuentra en un rango de 0 a 5 cm de altura y solo una parte muy reducida se encuentra por encima de los 10 cm. Es notorio un aumento del tamaño de la vegetación a medida que transcurre el tiempo de descanso, para llegar a un porcentaje mayor de vegetación por encima de los 20 cm en barbechos de 9-23 años de descanso. La parcela de 50 años de descanso muestra una vegetación predominante con especies de 0-5 cm con pocos ejemplares arriba de 20 cm. Por lo general, las especies que alcanzan mayor altura son gramíneas y arbustos.

Tendencias sucesionales de las especies

La Figura 5 indica el promedio ponderado y la tolerancia para las 44 especies más abundantes. Las especies que se encuentran en parcelas con menor edad de descanso son *Erodium cicutarium* (3.3 ± 3 años) y la gramínea bianual *Bromus catharticus* (5 ± 3.5 años). Estas especies presentan además un rango de tolerancia menor, que nos indica que son especies casi exclusivas de parcelas con edades de descanso recientes. Entre 5 y 10 años de descanso aparecen la leguminosa perenne *Astragalus garbancillo* (6.6 ± 8 años), *Laennecia artemisiifolia* (6.9 ± 5.1 años), *Tagetes multiflora* (7 ± 3.6 años), *Oxalis bisfracta* (8.1 ± 6.8 años), *Chondrosium simplex*, sinónimo de *Bouteloua simplex* (8.1 ± 7.2 años) y *Erigeron lanceolatus* (8.4 ± 5.8 años). De estas especies las que presentan un rango de tolerancia menor son *Tagetes multiflora* y *Astragalus garbancillo*. Algunas especies que tienen su máxima abundancia en etapas posteriores son *Nassella inconspicua* (10.8 ± 7.3 años), *Trifolium amabile* (10.8 ± 8.3 años), *Distichlis humilis* (11.2 ± 7.4 años), *Deyeuxia heterophylla* (12.4 ± 4.4 años) y *Parastrephia*

lepidophylla (13.8 ± 6 años). De todo este grupo, las especies que presentan una tolerancia menor son *Deyeuxia heterophylla* y *Parastrephia lepidophylla*. De 15 a 20 años encontramos a *Stipa ichu* (15.2 ± 8.6 años), *Festuca orthophylla* (16.9 ± 8.5 años) y la ciperácea *Eleocharis albibracteata* (18.5 ± 4.7), que es la especie con menor rango de tolerancia en este grupo. Finalmente, las especies que aparecen en los últimos años de descanso son *Nassella meyeniana* (19.1 ± 4.8 años), *Plantago myosurus* (20.4 ± 8.5 años), *P. sericea* (21.4 ± 11.9 años), *Muhlenbergia fastigiata* (23.7 ± 7.1 años), *Portulaca perennis* (44.7 ± 12.4 años) y *Crassula connata* (46.3 ± 11.2 años). Las especies con menor tolerancia de este grupo son *Nassella meyeniana* y *Muhlenbergia fastigiata*. El análisis de Figura 5 nos muestra la sucesión como un continuo, donde las especies tienen rangos de tolerancia amplios, lo que indica que están presentes durante gran parte de la sucesión y dificulta la definición de etapas seriales claras.

Análisis multivariado del suelo y de la vegetación

Parámetros fisicoquímicos del suelo

En los parámetros del suelo (Tabla 3), las variables que mejor se correlacionan con el nitrógeno son el carbono ($r = 0.949$), el pH ($r = 0.804$) y la conductibilidad eléctrica ($r = 0.894$). Por lo tanto, en suelos con alto contenido de nitrógeno existe elevado contenido de carbono, un pH adecuado y una fuerte conductibilidad eléctrica. Las variables que mejor se correlacionan con la pedregosidad son la conductibilidad eléctrica ($r = 0.885$), el sodio ($r = 0.805$) y el nitrógeno ($r = 0.782$). La variable limo-arcilla tiene correlación positiva con el nitrógeno ($r = 0.763$) y carbono ($r = 0.732$). La arena tiene correlación negativa con nitrógeno ($r = -0.763$) y carbono ($r = -0.732$), por que los suelos donde la tasa de limo y arcilla es mejor son más ricos en nitrógeno y carbono que los suelos arenosos.

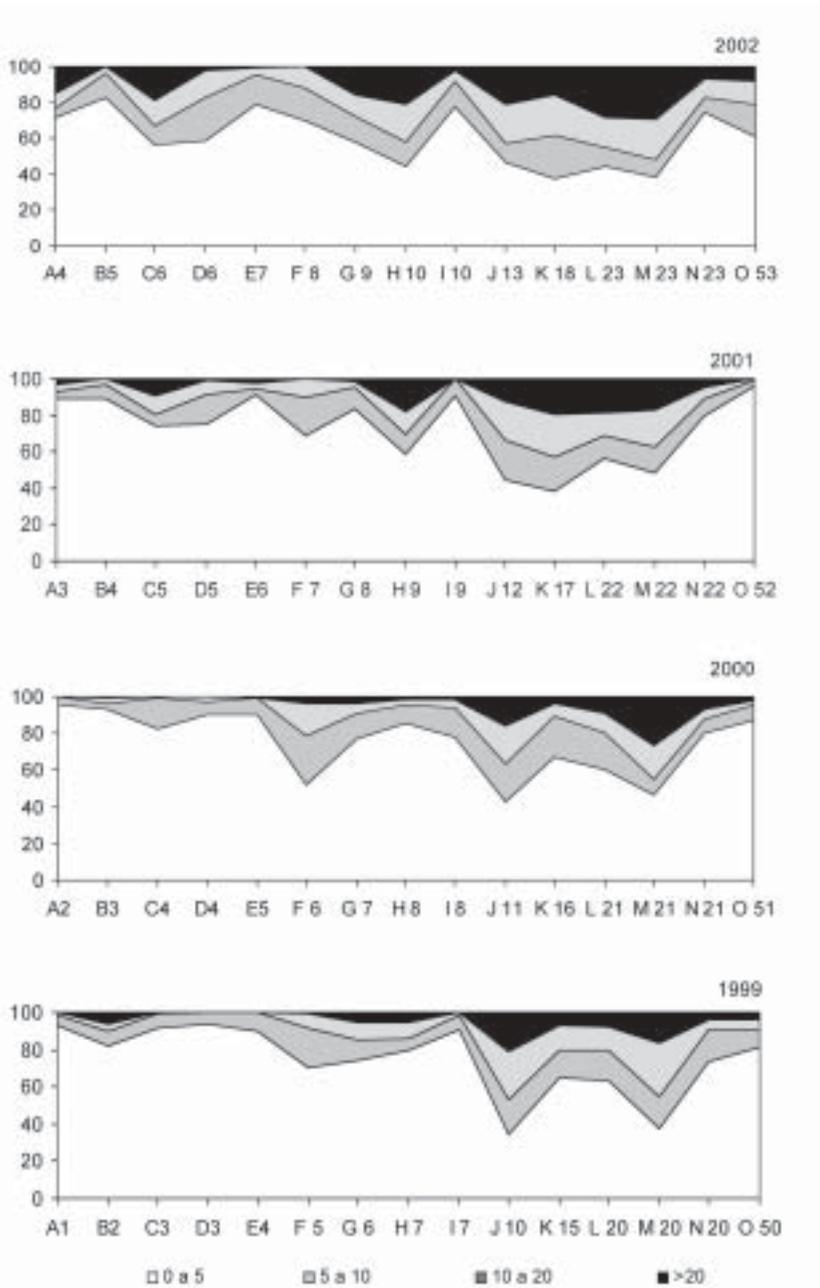


Fig. 4: Estructura vertical de la vegetación en cuatro etapas de la sucesión secundaria en la zona de Patarani (Altiplano central boliviano). Las diferentes áreas indican la frecuencia absoluta que se encuentra en diferentes intervalos de altura sobre el nivel del suelo.

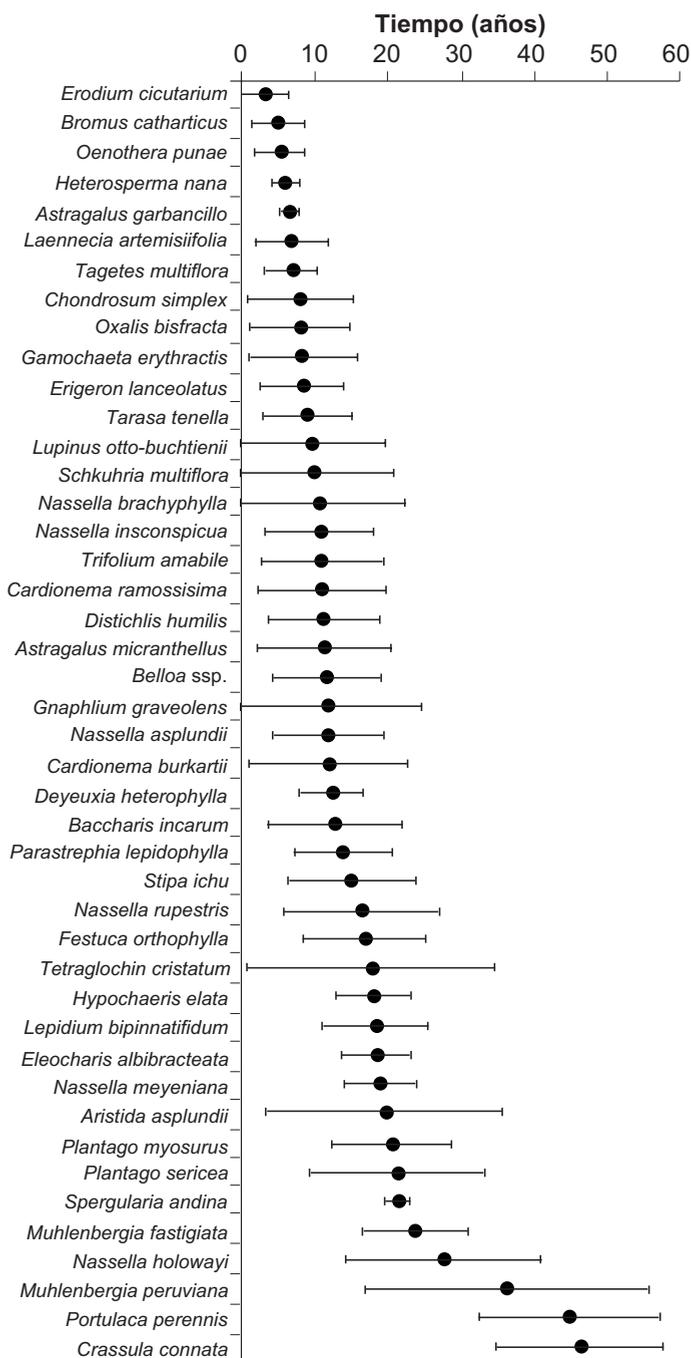


Fig. 5: Promedio ponderado (puntos) y rango de tolerancia (barras) de las principales especies de la sucesión en la zona de Patarani (Altiplano central boliviano).

Tabla 3: Matriz de correlaciones de parámetros físico-químicos. Abreviaciones: Li + Ar = Limo y arcilla, CE = Conductividad eléctrica, Ped = Pedregosidad.

Parámetros físico-químicos	N	C	pH	C/N	Arena	Li+Ar	CE	Ca	Mg	Na	K	Ped
N	1.000											
C	949	1.000										
pH	804	834	1.000									
C/N	101	401	273	1.000								
Arena	-763	-732	-477	-140	1.000							
Li+Ar	763	732	477	140	-1000	1.000						
CE	894	865	847	148	-635	635	1.000					
Ca	593	568	524	101	-488	488	636	1.000				
Mg	751	771	735	234	-664	664	599	508	1.000			
Na	859	804	838	70	-662	662	933	675	698	1.000		
K	750	743	852	132	-404	404	764	457	766	856	1.000	
Ped	782	699	770	-59	-435	435	885	433	521	805	743	1.000

El primer eje del ACPn es nítidamente el más importante (Fig. 6a). Las variables que contribuyen a este eje son el nitrógeno, carbono, calcio y magnesio (contribuciones absolutas entre 0.1134 y 0.1087). Opuestamente a estas variables, el porcentaje de arena no tiene una contribución significativa (Fig. 6b). No existe una relación notable entre los años de muestreo y los parámetros de suelo durante los tres años de estudio (Fig. 6c).

Los análisis físico-químicos de suelo se diferencian claramente en cuatro grupos, según los años de descanso: (1): 1-4, (2): 5-8, (3): 9-17, (4): 20-22 (Fig. 6c y 6d). Las parcelas con mayores valores de contribución son las que se encuentran en el tercer grupo de edad, seguidas por el cuarto grupo. El primer y segundo grupo y por otro lado las parcelas con código «N» se separan por presentar textura gruesa al igual que la parcela aislada de cincuenta años.

Existe entonces un cambio en los suelos de las parcelas con más de nueve años de descanso, presentando mayor cantidad de nutrientes y sales en relación a las más jóvenes.

Vegetación y flora

La distribución de los censos de la vegetación en el AFC deja ver una tipología de la vegetación según el tiempo de descanso (Fig. 7 a). Las parcelas de los cuatro grupos de edad (1-22 años) se encuentran distribuidas en el eje 1, separándose de la parcela de 50 años que ésta más asociada al eje 2. Además el grupo de parcelas de 1-4 años de edad de descanso se distancia de los grupos de 5-8 y 9-17 (las mismas que entre ellas no presentan diferencia) y a su vez estas últimas se alejan de las del grupo de edad de 20 a 22 (Fig. 7c).

Si relacionamos los grupos de edades de descanso con las especies (Fig. 7b y 7c), basándonos en las contribuciones absolutas más fuertes, vemos que las especies predominantes en el primer grupo de edad, que en su mayoría contribuyen al eje 1 son: *Erodium cicutarium*, *Bromus catharticus*, *Schkuhria multiflora*, *Oxalis bisfracta*, *Nassella inconspicua* y *Lupinus otto-buchtienii*. En el segundo y tercer grupo de edad tenemos a *Parastrephia lepidophylla*, *Trifolium amabile* y *Baccharis*

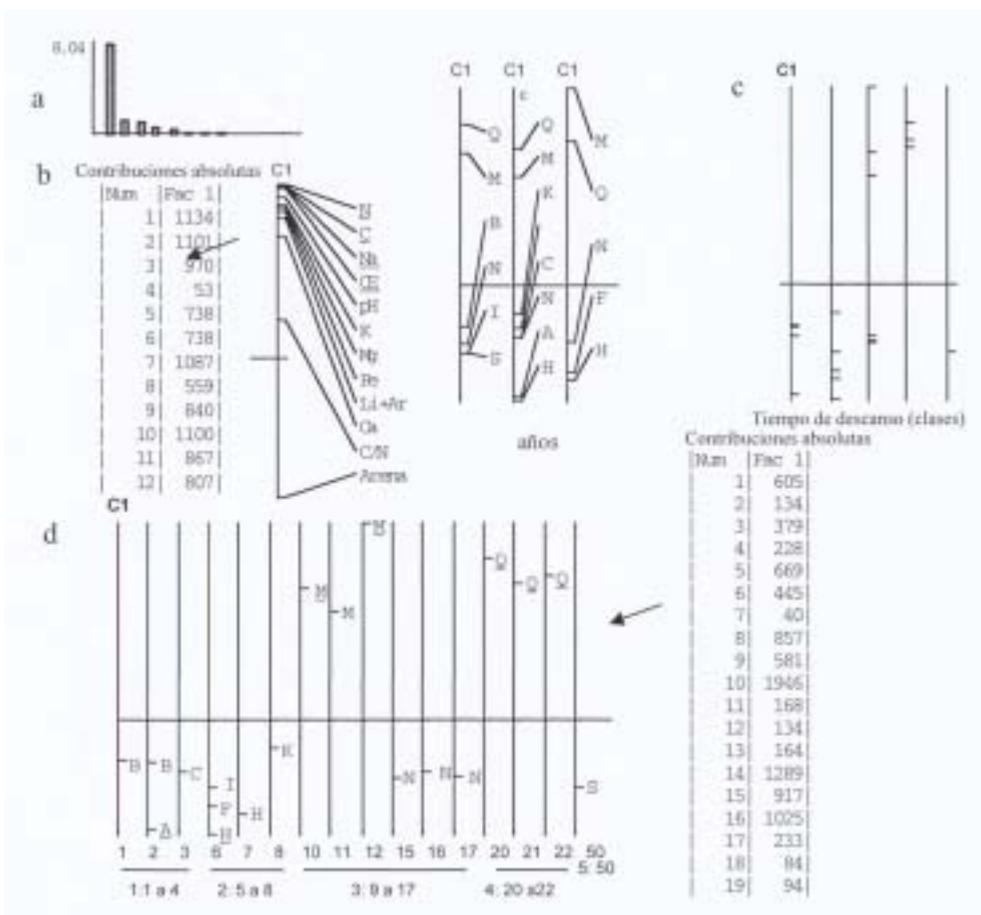


Fig. 6: Análisis de componentes principales (ACP) de parámetros físico químicos del suelo: a) distribución en el primer eje, con sus contribuciones absolutas, b) con relación a los años de muestreo, c) con relación a parcelas de diferentes años de descanso, d) con relación a los grupos de parcelas de diferentes años de descanso con sus contribuciones absolutas.

incarum. En el cuarto grupo tenemos a *Eleocharis albibracteata*, *Hypochaeris elata* y *Plantago myosurus*. Finalmente en la parcela de 50 años, que contribuye mayormente al eje 2, tenemos a *Aristida asplundii*, *Tetraglochin cristatum*, *Portulaca perennis* y *Crassula connata*. En la Figura 7d notamos cómo la vegetación se agrupa con relación a los diferentes años de estudio, por un lado más cerca del eje 1 los años 2000 y 2001 y el año 1999 que contribuye más al eje 2.

Análisis de co-inercia

En las Figuras 8a y 8b los cuatro ejes de los ACPn (suelos) y el AFC (vegetación) muestran una relación entre los ejes 1 y 2 de co-inercia. La co-inercia de los diferentes grupos de edades tanto en vegetación (representada por la flecha) como en suelos (representados por un círculo con el año de grupo) se nota en la Figura 8c. La longitud de la flecha indica el nivel de relación

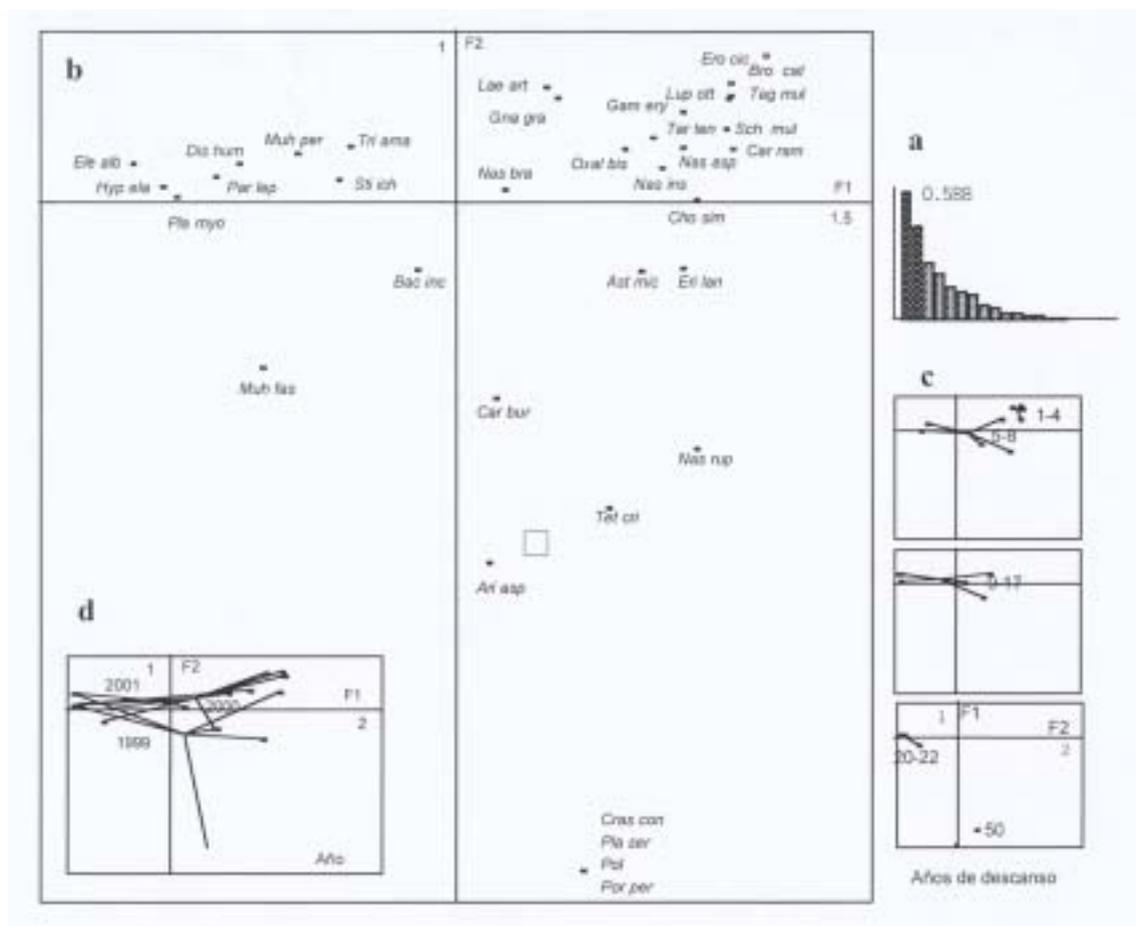


Fig. 7: Análisis factorial de correspondencia (AFC) de la vegetación: a) contribución al análisis, b) con relación a la distribución de la especies en el eje 1 y 2 c) con relación a parcelas con grupos de edad de descanso, d) con relación a diferentes años de muestreo. Abreviaciones: *Aristida asplundii* (Ari asp), *Astragalus micranthellus* (Ast mic), *Baccharis incarum* (Bac inc), *Bromus catharticus* (Bro cat), *Cardionema burkartii* (Car bur), *Cardionema ramossisima* (Car ram), *Chondrosium simplex* (Cho sim), *Crassula connata* (Cra con), *Distichlis humilis* (Dis hum), *Eleocharis albibracteata* (Ele alb), *Erigeron lanceolatus* (Eri lan), *Erodium cicutarium* (Ero cic), *Gamochaeta erythraetis* (Gam ery), *Gnaphalium graveoloens* (Gna gra), *Hypochaeris elata* (Hyp ela), *Laennecia artemisioides* (Lae art), *Lupinus otto-buchtienii* (Lup ott), *Muhlenbergia fastigiata* (Muh fas), *Muhlenbergia peruviana* (Muh per), *Nassella asplundii* (Nas asp), *Nassella brachyphylla* (Nas bra), *Nassella inconspicua* (Nas ins), *Nassella rupestris* (Nas rus), *Oxalis bisfracta* (Oxa bis), *Parastrephia lepidophylla* (Par lep), *Plantago myosurus* (Pla myo), *Plantago sericeae* (Pla ser), *Polemoneacea* (Pol), *Portulaca perennis* (Por per), *Schkuhria multiflora* (Sch mul), *Tagetes multiflora* (Tag mul), *Tarasa tenella* (Tar ten), *Tetraglochin cristatum* (Tet cri), *Trifolium amabile* (Tri ama).

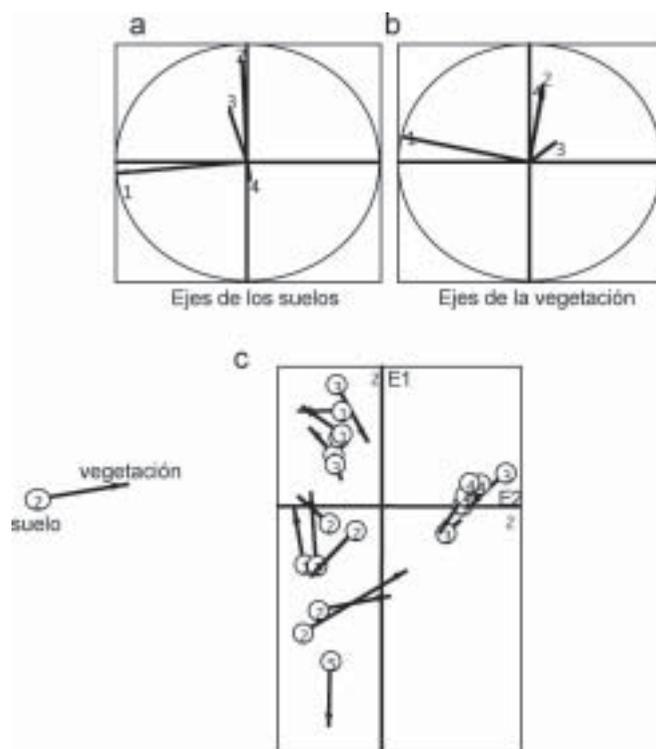


Fig. 8: Análisis de co-inercia : a) factorial de correspondencia de la vegetación (AFC), b) distribución de los ejes en el análisis de componentes principales de suelos (ACP), c) distribución de los ejes del AFC de vegetación y ACP de suelos.

entre los parámetros físico-químicos del suelo y la vegetación: mientras más larga sea, menor relación se da. Los grupos 3 y 4 presentan una buena relación entre la vegetación y los factores físico-químicos del suelo y el grupo 2 tiene una menor relación.

Las variables de textura se encuentran distribuidas a lo largo del eje 2 (Fig. 9a). Las texturas finas (limo-arcilla) se sitúan en la parte positiva del eje y las texturas más gruesas (arena y pedregosa) en la parte negativa del eje. Comparando esta relación con la Figura 9c, vemos que las parcelas con edad de descanso de 1-8 años (primer y segundo grupos) son de textura arenosa, mientras que las parcelas de 9-22 años son de textura fina limo arcillosa y la

parcela de 50 años de descanso es pedregosa.

Con relación a las variables químicas del suelo (Figura 9a) se distribuyen en la parte positiva del eje 1. Sobreponiendo esta gráfica con la Figura 9c, podemos interpretar que las parcelas de 1-8 años de descanso no están siendo influidas por la disponibilidad de nutrientes, mientras que la vegetación predominante en las parcelas de 9-22 años de descanso tiene una relación opuesta. En la parte de inferior de la gráfica se encuentra la parcela de 50 años de edad de descanso, pero al estar aislada no resulta muy claro interpretar su relación con las características químicas.

Al relacionar los parámetros físico-químicos del suelo con las especies identificadas en los

diferentes grupos de edad (sobreponiendo las Fig. 9a y 10a), podemos observar que las especies que se desarrollan en suelos con textura gruesa (arenosa) y con menor disponibilidad de nutrientes son: *Chondrosum simplex*, *Erodium cicutarium*, *Tarasa tenella*, *Tagetes multiflora*, *Erigeron lanceolatus*, *Bromus catharticus*, *Oxalis bisfracta*, *Nassella asplundii*, *Schckuhria multiflora*, *Baccharis incarum*, y *Astragalus micranthellus*. Por último, el grupo de parcelas de mayor edad de descanso, en que influye además la pedregosidad, presenta a: *Aristida asplundii*, *Tetraglochin cristatum*, *Portulaca perennis* y *Crassula connata*.

Por el contrario, aquellas especies que crecen en suelos con textura fina asociada con una mayor concentración de nutrientes y una

elevada concentración de sales alcalinas son: *Parastrephia lepidophylla*, *Distichlis humilis*, *Trifolium amabile*, *Stipa ichu*, *Muhlenbergia fastigiata*, *Hypochaeris elata*, *Eleocharis albibracteata* y *Plantago myosurus*.

La Figura 11 respalda la relación entre la afinidad de las especies vegetales en la co-inercia, con los diferentes grupos de edad y las características del suelo (sobreponiendo cada uno de los diagramas de la figura 11 con las figuras 9a y 9c).

Discusión

La dinámica de la vegetación del ecosistema semi-árido de altura va depender en primer lugar de factores limitantes climáticos con

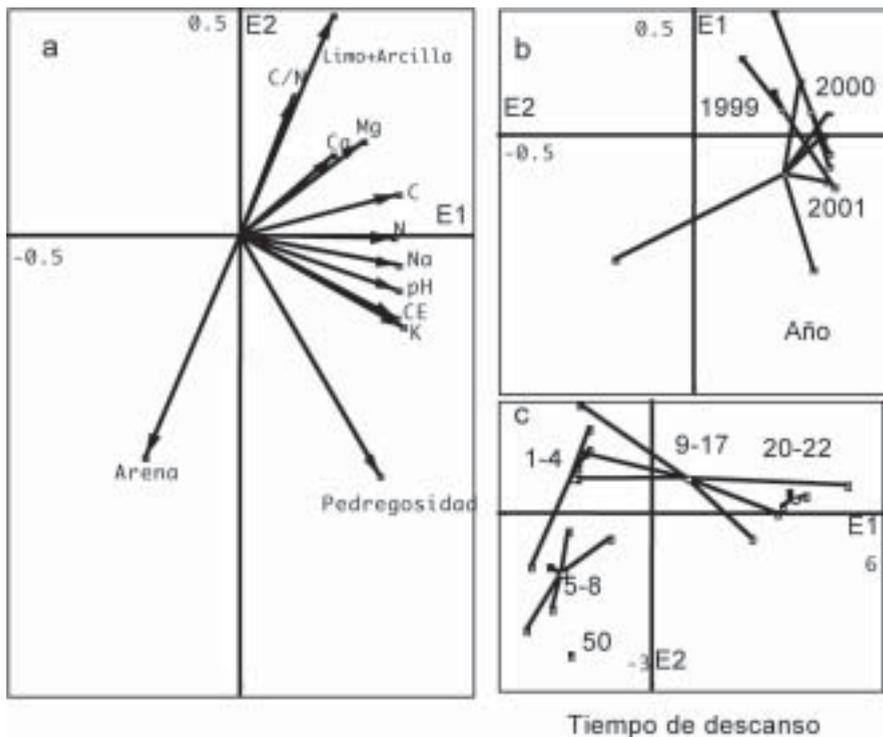


Fig. 9: Análisis de componentes principales (ACP) de parámetros físico químicos del suelo con relación a la: a) distribución de los parámetros físico-químicos en los ejes 1 y 2, b) años de muestreo, c) grupos de parcelas de diferentes años de descanso.

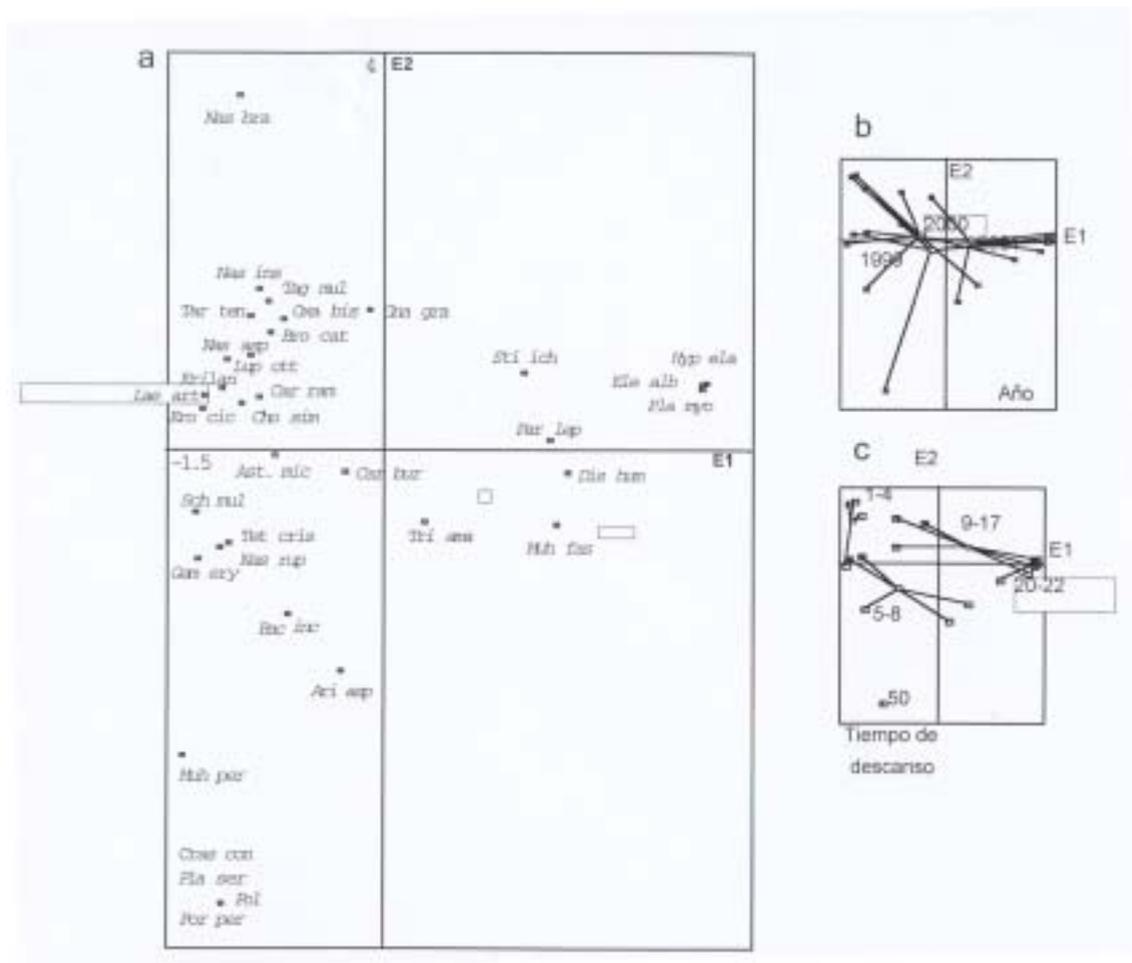


Fig. 10: Análisis factorial de correspondencia (AFC) de la vegetación con relación a : a) la distribución de la especies en el eje 1 y 2, b) los años de descanso, c) las parcelas de diferentes grupos de años descanso. Abreviaciones: *Aristida asplundii* (Ari asp), *Astragalus micranthellus* (Ast mic), *Baccharis incarum* (Bac inc), *Bromus catharticus* (Bro cat), *Cardionema burkartii* (Car bur), *Cardionema ramossisima* (Car ram), *Chondrosium simplex* (Cho sim), *Crassula connata* (Cra con), *Distichlis humilis* (Dis hum), *Eleocharis albibracteata* (Ele alb), *Erigeron lanceolatus* (Eri lan), *Erodium cicutarium* (Ero cic), *Gamochaeta erythraetis* (Gam ery), *Gnaphalium graveoloens* (Gna gra), *Hypochaeris elata* (Hyp ela), *Laennecia artemisioides* (Lae art), *Lupinus otto-buchtienii* (Lup ott), *Muhlenbergia fastigiata* (Muh fas), *Muhlenbergia peruviana* (Muh per), *Nassella asplundii* (Nas asp), *Nassella brachyphylla* (Nas bra), *Nassella inconspicua* (Nas ins), *Nassella rupestris* (Nas rus), *Oxalis bisfracta* (Oxa bis), *Parastrephia lepidophylla* (Par lep), *Plantago myosurus* (Pla myo), *Plantago sericeae* (Pla ser), *Polemoneacea* (Pol), *Portulaca perennis* (Porper), *Schkuhria multiflora* (Sch mul), *Tagetes multiflora* (Tag mul), *Tarasa tenella* (Tar ten), *Tetraglochin cristatum* (Tet cri), *Trifolium amabile* (Tri ama).

régimen de precipitación unimodal con baja precipitación estacional, temperaturas diurnas muy variables con alta radiación durante el día, heladas nocturnas, fuertes vientos; en segundo lugar de factores limitantes edafológicos, y en tercer lugar de la historia de la influencia antrópica (Ruthsatz 1983). En el caso del Altiplano boliviano, esta influencia se remonta a 4000 ó 3000 a.c. según datos palinológicos (Markgraf 1985, Baied *et al.* 1993) y según Kessler & Driesch (1993) desde hace 10.000 años, intensificándose durante la Colonia de España, utilizando plantas para combustible,

además de la introducción de vacas, ovejas, entre otros y aplicando prácticas agrícolas que causaron la degradación de vastas regiones de los Andes (Posnansky 1983, Ruthsatz 1983, Beck 1985).

Por las características de los factores que están influenciando en la dinámica de vegetación en este ecosistema de altura según los resultados obtenidos en el estudio realizado, corresponderían al modelo denominado por Grime (2001) como proclimax. El proclimax es el resultado de sucesivas interrupciones del proceso sucesional normal, donde las especies

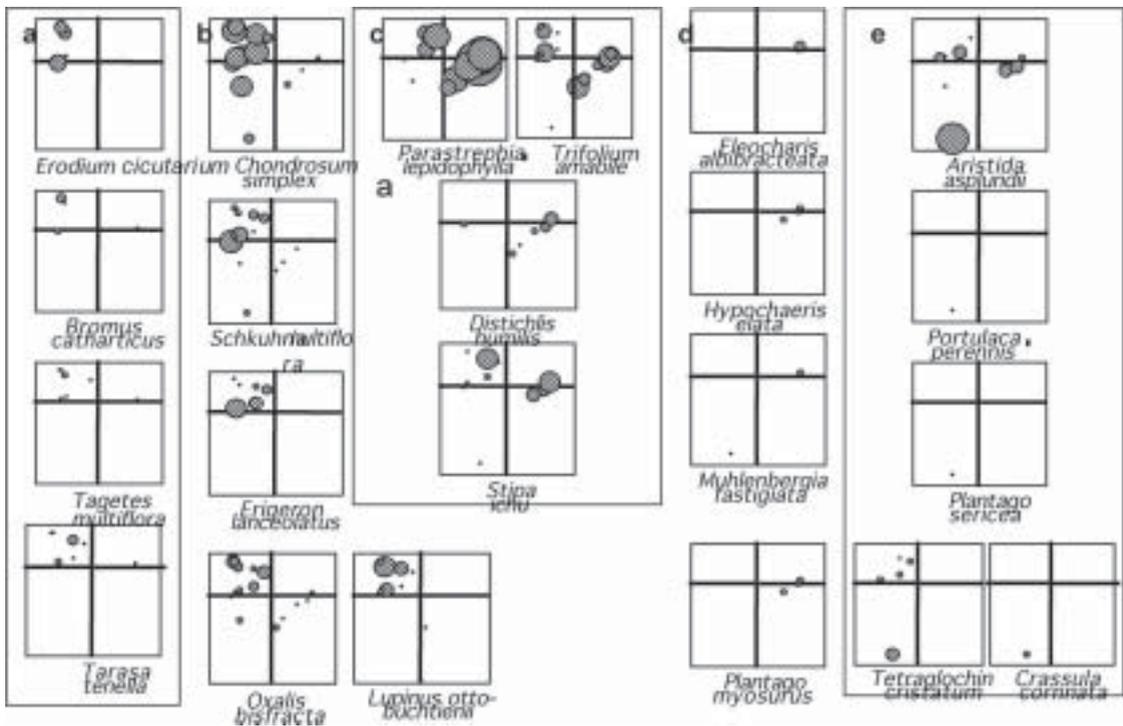


Fig. 11: Valores de las especies vegetales en la co-inercia, donde el tamaño del círculo se relaciona con la afinidad de las especies a las características del suelo y diferentes grupos de edad de descanso a) 1 a 4 años, b) grupo de 1 a 8 años, c) grupo de edad de 9 a 17 años, d) 20 y 22 años, e) 50 años. Para interpretar sobreponerla cada uno de los diagramas con la Fig. 9a y 9c.

que dominan compiten bajo constantes presiones de disturbio como el pastoreo y extracción de leña y bajo factores climáticos adversos, donde la representación de algunas especies que juegan un determinado rol puede variar del caso de una sucesión normal (Grime 2001) y donde solo dominan las especies con mayor adaptabilidad (Lorini 1994, García 1997).

Otro aspecto que dificulta el análisis de la sucesión en los ecosistemas de altura es el no disponer de un paisaje natural prístino o poco alterado con que se puedan comparar los resultados de las parcelas en descanso. Esta vegetación natural constituiría un punto de referencia o patrón que nos permitiría discutir si todas las especies logran colonizar las parcelas en descanso, diferenciar las especies que solo están presentes en la sucesión de aquellas que son exclusivas de la vegetación natural y evaluar el tiempo requerido para una regeneración total del ecosistema. Estudios anteriores en las comunidades altiplánicas de Huaraco y Ulla Ulla no lograron este fin por la destrucción del alambrado antes de llegar a un estado de vegetación semi-natural.

Riqueza y diversidad

La presión a la que se ve sometida la vegetación en el área de influencia altoandina se refleja en el reducido número de especies (60), registrado por el método del cuadrado puntual en los 60 censos de vegetación. Esta reducida diversidad se explica por varias razones, mencionadas arriba, además de las características geomorfológicas. Las parcelas se encuentran ubicadas en lugares planos, alejados de las laderas donde existe mayor diversidad de especies, donde son lugares más resguardados de los vientos fríos, además al ser suelos más rocosos existe menor influencia de pastoreo y de cultivos. Si las parcelas de estudio estuviesen en las laderas, probablemente la flora circundante tendría mayor incidencia en la composición florística de parcelas en descanso, ya que las plantas que

crecen en las laderas podrían actuar como un sumidero de semillas lo cual podría influir para que aumente la diversidad (Shmida & Wilson 1985, citado por Clark 2002). La diferencia en la riqueza de especies atribuida a la ubicación geomorfológica también se manifiesta en dos trabajos en la comunidad de Titicani-Tacaca realizados en parcelas de laderas en descanso con un total de 81 especies (Chumacero 2003); y el otro en las colinas onduladas y parte de la serranía de vegetación semi-natural con 196 especies (Villavicencio 1990). Si comparamos nuestros resultados con los obtenidos en los anteriores estudios mencionados, vemos que el número de especies en la comunidad de Patarani es más reducido. Esta diferencia también se debe a la diferencia de humedad que existe entre ambas comunidades, así en el Altiplano central (Patarani) el promedio de precipitación es de 409 mm (1981-1991), mientras que en el Altiplano norte (Titicani - Tacaca) es 719 mm (1957-1988).

Al realizar un análisis independiente de cada una de las parcelas en el transcurso de cuatro años de estudio, la mayoría de las parcelas presentan un aumento en su riqueza y diversidad con relación al primer año de estudio. Sin embargo, no son evidentes las diferencias entre edades de descanso, es decir, que una parcela con más años de descanso, no tiene mayor número de especies que parcelas con menos años de descanso. A diferencia de un estudio similar sobre los cambios en la vegetación en parcelas de descanso y realizado en el Páramo de Gavidia en Venezuela (3.200-3.800 m, 1.200 mm de precipitaciones), donde se aplicó el mismo método del cuadrado puntual en 18 parcelas en descanso (de 10 meses a 20 años de descanso) sus resultados muestran un crecimiento lineal de la riqueza y la diversidad de especies con relación a los años de descanso (Pérez & Arriaga 2000). Estos resultados están dentro de lo que se esperaría en el curso de una sucesión donde la diversidad aumenta en el tiempo, a medida que más especies colonizan o

bien aumenta hasta un máximo en etapas intermedias y luego disminuye (Huston 1994). La diferencia entre ambos resultados puede darse por un lado a las características del ecosistema de altura sometido a uso continuo, también dentro de la época de descanso sigue el pastoreo y la extracción parcial de leña. La poca variabilidad en el número de especies y diversidad en el análisis de las parcelas en diferentes años de descanso, pudiera estar relacionada con la presencia de muchas especies con buenas características de colonizadoras, con una producción abundante de semillas y dispersión eficiente. Esto ayudaría a que el número de especies sea alto desde los primeros años de descanso.

Cabe resaltar que una gran parte de las especies presentes en esta sucesión son anuales, lo que obedece a una estrategia de adaptación a la escasa y muy estacional precipitación. Al ser anuales de zonas semi-áridas, estas especies invierten gran parte de su energía en estructuras reproductivas y bancos de semillas que les permiten recolonizar el espacio año tras año y esto explicaría, al menos en parte, por qué la riqueza de especies permanece constante en la sucesión. Aparte de la estrategia del banco persistente de semillas, las plantas anuales suelen tener dos estrategias de respuesta al agua: 1) La producción de una fracción de germinación constante aunque pequeña de año a año; 2) una respuesta más bien de tipo predictivo, que les permite regular la proporción de su banco de semillas que germinaría en un año, en función a las condiciones más o menos buenas que la planta adulta podría encontrar (Cohen 1966, 1967; Venable & Lawler 1980). Sin embargo, la respuesta a un nivel más fino suele ser más específica por cada especie.

Formas de vida y estructura de la vegetación

El análisis de datos de las formas de vida y estructura de la vegetación llama la atención en

el comportamiento de los arbustos, que aumentan en los primeros cuatro años de la sucesión, llegando a su máximo en parcelas de seis años de descanso y en otras en 10 ó 20 años. Teóricamente, la parcela de 50 años debería tener más arbustos, que no es el caso. Esta reducción de los arbustos se observa también en algunas parcelas a partir de seis años de descanso (Fig. 3). Explicaciones generales y reales siempre indican el saqueo de leña, pero aparte existe además un fuerte factor climático y edáfico. Claramente los arbustos y gramíneas perennes han podido aprovechar de las precipitaciones elevadas en el año 2001, que se reflejan en un aumento general de su frecuencia absoluta y además en un aumento general de la estructura vertical en 2002 (Figuras 3 y 4). Los suelos limo-arcillosos mantienen mejor la humedad y presentan mayor fertilidad, que se manifiesta en el mejor desarrollo de las gramíneas perennes y arbustos.

Estas tendencias de aumento de los arbustos también se encontraron en la comunidad de San José de Llanga –Altiplano central - donde Ramos (1995) citado en Queiroz *et al.* (2001) encontró que los cambios que ocurren en plantas perennes en campos en descanso tienden a estabilizarse después de cinco años en descanso, pero que la cobertura de arbustos de *Parastrephia lepidophylla* continúa aumentando hasta llegar a su pico entre los 10-20 años de descanso. Además en otro estudio de Queiroz *et al.* (1994) exclusivo sobre *P. lepidophylla* se conoció que su cobertura y densidad aumenta hasta los 8-12 años, decreciendo en periodos más largos de descanso. Las causas de esta disminución no se estudiaron a fondo, en que seguramente influyen la mortalidad debida a la avanzada edad de los arbustos y la extracción de leña de *Parastrephia lepidophylla* por la gente (Barrera 1994, citado en Queiroz *et al.* 2001, Camacho 2001).

Con respecto a la abundancia de especies de hábito anual y perenne, los resultados muestran (aunque no de manera lineal en todas las parcelas) que existe una tendencia a que exista

mayor número de hierbas y gramíneas anuales en los primeros años, que luego van disminuyendo a lo largo del tiempo. Lo contrario ocurre con respecto a hierbas y gramíneas perennes que aumentan conforme se incrementa la edad del barbecho, no dándose esta tendencia en forma lineal (Fig. 4), lo cual se explica por las diferencias específicas que existen entre las parcelas. Similar tendencia presenta Ramos (1995 citado en Queiroz *et al.* 2001) que indica que en parcelas de descanso de San José de Llanga con seis o más años existen mayores pastos perennes como *Festuca orthophylla*, mientras que declina la cobertura de especies anuales de hierbas y gramíneas.

Vale tomar en cuenta que el uso de las palabras anual y perenne proviene de lugares templados del hemisferio norte, con un ritmo marcadamente estacional, con relativa humedad durante todo el año. Bajo las condiciones semiáridas de las montañas tropicales no existe un ritmo fijo, ni para plantas herbáceas ni para leñosas. Su desarrollo sigue los principios del oportunismo: también en plena época de invierno aparecen hierbas anuales como *Erodium cicutarium* y florecen los arbustos siempreverdes de *Baccharis* y *Parastrephia*.

Según Grime (2001) en hábitats improductivos, las hierbas perennes y arbustos están sometidos a un importante estrés de competitividad con especies anuales y ruderales en etapas tempranas de la sucesión. El lento crecimiento de plantas perennes parece estar relacionado con la limitación de nutrientes. En regiones semiáridas con deficiencia de nutrientes en el suelo, el clímax de la vegetación a menudo está compuesto de arbustos escleromorfos y pequeños árboles con crecimiento lento; esto no es inusual y proporciona una cobertura en que especies leñosas discontinuas permiten la presencia de hierbas bajas tolerantes al estrés (Siccama *et al.* 1970, Arno *et al.* 1972, Inouye *et al.* 1987 citados en Grime 2001).

En el análisis de la forma de vida y estructura de la vegetación observamos que la sucesión

secundaria es relativamente lenta y tiende a moverse directamente desde la competencia de cobertura por especies anuales hasta incluir el lento crecimiento de arbustos leñosos como *Parastrephia lepidophylla*, *Baccharis incarum*, *Tetraglochin cristatum* y/o matas de gramíneas de *Nassella brachyphylla*, *N. inconspicua* y *Stipa ichu*, cuyos individuos están distribuidos en forma dispersa y bajo su protección se encuentran hierbas anuales y/o perennes, dependiendo de la edad de descanso, por ejemplo *Tagetes multiflora* y *Oxalis bisfracta*.

Nuestros resultados concuerdan con la dominancia de hierbas y gramíneas con un rango de altura de 0-5 cm, dominando el tipo de crecimiento en roseta y en cojines que es una adaptación al clima frío y al estrés hídrico (Grime 2001, Sarmiento *et al.* 2003). Unos ejemplos son *Oxalis bisfracta* cuyas raíces son muy ramificadas y alcanzan profundidades en el suelo mayor a 80 cm y las gruesas y tuberosas raíces de *Trifolium amabile*. Estas adaptaciones de la vegetación también responden al estrés causado por el pastoreo, ya que se puede observar que esta acción ejerce una presión selectiva de las especies, permaneciendo las oportunistas y aquellas resistentes al ramoneo y pisoteo del ganado (Connell 1978, García 1997, Chumacero 2003).

Estos resultados también pueden ser analizados desde el punto de vista de la oferta y calidad del forraje. Un primer análisis nos revela una disminución progresiva de gramíneas y herbáceas a medida que aumentan los arbustos (hasta una edad media), lo que incidiría en una oferta menor de forraje a medida que avanza la sucesión (Genin & Fernández 1994). Esto indica que en las parcelas de descanso jóvenes hay abundante oferta de forraje (*Bromus catharticus*, *Nassella* spp., *Trifolium amabile*, *Lupinus otto-buchtienii*), especialmente en la época húmeda, que es cuando se observa ganado ovino. Si bien en las parcelas de descanso mayor existen muchas gramíneas, no predominan las especies palatables sino las especies poco palatables

como *Aristida asplundii*, *Muhlenbergia peruviana* y *Stipa ichu*.

Tendencias sucesionales de las especies

En el análisis de promedio ponderado y la tolerancia de las especies (Fig. 5), los rangos de tolerancia de la mayoría de las especies son amplios, lo que indica que se mantienen durante mucho tiempo una vez que colonizan, pudiendo aumentar o disminuir en abundancia pero sin desaparecer completamente. Esta es otra característica de esta sucesión, donde el reemplazo de las especies a lo largo del tiempo parece ser menos importante que sus cambios en abundancia. Un patrón similar fue observado en sucesiones secundarias en el páramo venezolano e interpretado como una consecuencia de una exclusión competitiva incompleta en un ambiente donde la adaptación al estrés es más importante que la competencia entre especies (Sarmiento *et al.* 2003).

Sin embargo, haciendo un análisis más fino por especie, se ha podido identificar tendencias sucesionales definidas lo cual proporciona información valiosa sobre la amplitud ecológica de cada una de ellas durante el tiempo de descanso. Las especies *Erodium cicutarium* y *Bromus catharticus* son casi exclusivas de edades recientes de descanso (3-5 años). Después aparecen especies que se mantienen entre 5 y 10 años de descanso con un rango más amplio de tolerancia en barbechos como *Tagetes multiflora*, *Oxalis bisfracta* y *Chondrosium simplex*. Estos resultados coinciden con los encontrados por Chumacero (2003), quien realizó análisis similar en parcelas con un rango de edad de 1-8 años de descanso, además también con los trabajos realizados por Genin *et al.* (1994). Entre los 12-13 años predominan *Deyeuxia heterophylla* y *Parastrephia lepidophylla*, esta última especie coincide con resultados encontrados por Queiroz *et al.* (1994) y Ramos (1995). En tanto el promedio ponderado con menor tolerancia en las edades de descanso entre 15 y 20 años se encuentran *Stipa ichu*, *Festuca orthophylla* y

Eleocharis albibracteata. Finalmente, las especies que se encuentran con menor rango de tolerancia en la parcela de 50 años son *Portulaca perennis*, *Crassula connata*, *Muhlenbergia peruviana* y *M. fastigiata*.

Sin embargo, en estos resultados nos llama la atención que *Muhlenbergia fastigiata* se encuentre dentro del último grupo de edad, ya que en el estudio realizado por Chumacero (2003), esta especie se encuentra en años de descanso de 3-5 y 7-5 años. Esta diferencia puede deberse a que en la comunidad Titicani-Tacaca los suelos presentan mayor humedad que en Patarani, ya que según datos de Pestalozzi (1998) y Navarro (2002) generalmente se encuentra creciendo en lugares húmedos y levemente salinos. Igualmente, *Eleocharis albibracteata* que en nuestros resultados aparece en parcelas de 15 a 20 años de descanso, fue encontrada por Pestalozzi (1998) creciendo en laderas húmedas y levemente salinas.

También debemos tomar en cuenta que la agrupación de estas especies está basada en el seguimiento de una sola parcela, que en el primer año de estudio contaba con 50 años de descanso. Esta parcela tiene la particularidad de tener un suelo altamente pedregoso, que quizás sea la razón por la cual no ha vuelto a ser cultivada en tan largo periodo de descanso. Esta característica del suelo puede ser relacionada con la presencia de pequeñas especies suculentas como *Crassula connata* y *Portulaca perennis*, que buscan suelos cálidos y una protección a lado de piedras, igualmente como la gramínea anual *Muhlenbergia peruviana*.

Análisis multivariado de la vegetación y de suelo

El análisis multivariado nos ayudó a comprender mejor los patrones de la distribución vegetacional en la sucesión, confirmando en la mayoría de los casos los resultados obtenidos en análisis parciales y esclareciendo los resultados obtenidos al añadir

la variable suelo para la interpretación de la vegetación (Grime 2001, Clark 2002). Con este aporte se explica mejor que algunas de las tendencias encontradas no solamente obedecen a la edad de descanso, sino a las características del suelo, como es el caso de *Aristida asplundii* que domina y se adapta mejor en suelos pedregosos (Fig. 10).

Los resultados muestran (Fig. 9a y 9c) que las parcelas con menor edad de descanso se agrupan en suelos arenosos, por lo tanto, con menos disponibilidad. Obviamente no todas las parcelas jóvenes en descanso presentan suelos arenosos, ya que puede ser solo una coincidencia de la distribución de las parcelas analizadas, pero si es evidente que parcelas jóvenes generalmente muestren suelos con pocos nutrientes. Esta es la razón por la cual van a predominar especies oportunistas como *Erodium cicutarium*, *Bromus catharticus*, *Tarasa tenella*, *Tagetes multiflora* y *Chondrosium simplex* (Fig. 9 y 10) que por lo general tienen hábito anual, cuya estrategia de competencia requiere poca cantidad de nutrientes (Grime 2001, Clark 2002).

Es también deducible que en estas parcelas con menor disponibilidad de nutrientes, el proceso de colonización de arbustos y especies perennes sea más lento, como lo registrado en las planicies arenosas en Cedar Creek, Minnesota (Inouye *et al.* 1987, citado en Grime 2001). Esta lenta colonización de especies perennes también se observa en llanuras aluviales arenosas del Altiplano boliviano, en resultados obtenidos en el estudio del matorral de *Parastrephia lepidophylla* en San José de Llanga (Queiros 1994). A pesar de su lento desarrollo, esta especie llega a dominar suelos fluvio-lacustres, ya sea en largos periodos de descanso o en vegetación semi-natural (Ruthsatz 1977, Seibert 1983, Navarro 2002).

En el caso de parcelas de descanso de 9 a 22 años de descanso nuestros resultados del análisis multivariado (Fig. 9 y 10) muestran una tendencia de aumento de los elementos como el C, N, K, Mg y Ca con relación a las

parcelas más jóvenes, observaciones que coinciden con Hervé & Sivila (1997), Pestalozzi (1998), Queiroz *et al.* (2001) y Chumacero (2003).

Se observa un aumento de carbono en parcelas de 9 a 12 años de descanso. Su acumulación requiere de largos periodos de descanso, debido a la escasa acumulación de materia orgánica a causa del pastoreo extensivo y la baja cubierta vegetal de la puna seca (Hervé & Sivila 1997). También Chumacero (2003) registra un aumento de carbono de 0.55-1.10 % en sus parcelas en descanso a lo largo de siete años de descanso. Hervé (1994b) señala que este elemento aumenta hacia los 5-8 años para luego estabilizarse en largos periodos de descanso en la comunidad de Pumani (Altiplano central). El nitrógeno y el potasio también indican un aumento en nuestras parcelas; Chumacero (2003) registra un incremento del 13% de nitrógeno después de siete años de descanso.

Uno de los resultados que llama la atención (Fig. 9a, 9c) es el incremento en la concentración de minerales de Ca, Mg y Na en las parcelas agrupadas de 9-22 años de descanso en suelos arcillo-limosos alcalinos algo salinos, lo cual se refleja en un incremento de pH y de la conductibilidad eléctrica. Suelos con zonación química similar son descritos por Navarro (1993) sobre relieves del abanico fluvial de piedemonte o en llanuras fluvio-lacustres semi-endorreicas del Altiplano. Probablemente el aumento de sales alcalinas en suelos puede explicarse por la cercanía del río Qhora que cruza Patarani, saliendo de su cauce y ocasionalmente aportando sedimentos. En el invierno se seca completamente, mostrando en su lecho afloramientos de sales. Beck (1985) y Navarro (1993) describen a las especies que crecen en este tipo de suelos alcalinos *Muhlenbergia fastigiata*, *Parastrephia lepidophylla* y/o *Festuca orthophylla*; con excepción a la última, estas especies también están representadas en nuestro análisis multivariado (Fig 10a), donde encontramos además a

Distichlis humilis. Esta gramínea indicadora de las praderas salobres con suelos alcalinos, cálcico-salinos, del tipo solonchak ocupa grandes extensiones en playas fluvio-lacustres altiplánicas estacionalmente anegadas de forma somera (Navarro 2002), aspecto encontrado también por Ruthsatz (1977), Seibert (1983) y García (1997).

Zeballos *et al.* (2003) describen la amplia distribución de *Parastrephia lepidophylla* en su contribución a la flora de Oruro, donde este arbusto siempreverde se desarrolla en planicies y laderas secas, típicas de suelos con capa freática poco profunda. Esto se corrobora en el estudio de Loza (1998), que además explica que los suelos con capa freática poco profunda presentan por lo general textura arcillosa, debido a que se compactan fuertemente, reteniendo la percolación del agua. También nuestras parcelas de 9-22 años presentan una textura arcillo-limosa, desarrollándose especies que requieren mayor humedad como *Eleocharis albibracteata* y *Muhlenbergia fastigiata*.

Conclusiones

El tipo de dinámica sucesional en parcelas de descanso en la comunidad de Patarani - Altiplano central correspondería al modelo de ecosistema de proclimax (Grime 2001), donde las especies que dominan se han adaptado a las constantes presiones de disturbio histórico del pastoreo y extracción de leña, además de las adversidades del clima. Esto se observa en el reducido número de especies presentes y en la heterogeneidad entre parcelas de un mismo grupo de edad, que nos estaría indicando la ocurrencia de rutas divergentes en la sucesión, en que las especies que colonizan y dominan son comunidades que están condicionadas por las características edáficas (Navarro 1993) y ambientales de cada sitio. Algunos otros factores, que determinan rutas divergentes, son la distancia a las fuentes de semillas (parcelas vecinas) y la presencia y

características de un banco de semillas permanente. Mediante el análisis de los resultados - corroborado por datos bibliográficos - podemos identificar algunos patrones del cambio de la vegetación durante la sucesión y las especies que aparecen en las diferentes etapas de la sucesión y en diferentes condiciones edáficas.

En barbechos recientes se nota una mayor presencia de especies anuales y/o oportunistas como: *Erodium cicutarium*, *Bromus catharticus*, *Tagetes multiflora* y *Tarasa tenella*, que se mantienen durante varios años de la sucesión, lo que representa la poca diferencia de riqueza y diversidad durante los años de descanso. El aumento de especies de hábito perenne con crecimiento lento y gradual como es la gramínea *Stipa ichu* y las diversas especies de *Nassella* y los arbustos *Baccharis incarum* y *Parastrephia lepidophylla* se observan en descansos hasta de seis años, después suben con una tendencia no lineal hasta los 10 y 20 años, dependiendo de la característica edáfica, humedad, ubicación e historia de la parcela. Hay que esperar a esta edad para contar con abundantes arbustos de suficiente desarrollo vertical para ser usados como recurso leña. La reducción de los años de descanso no sería favorable para el mantenimiento de la diversidad y la riqueza florística. Aparte de los arbustos y gramíneas nombrados arriba, existen especies que solo entran después de varios años de descanso como *Spergularia andina*, *Plantago sericea*, *Crassula connata* y *Portulaca perennis*.

Con base al análisis multivariado, podemos concluir que el tipo de vegetación en este tipo de ecosistemas está relacionado con las características físico-químicas del suelo. Además, se observa que las condiciones del suelo permiten alcanzar mayor acumulación de nutrientes con los largos años de descanso (Fig. 9), corroborando las conclusiones de Hervé & Sivila (1997), Pestalozzi (1998) y Queiroz *et al.* (2001), aunque nuestros datos de suelos no están estadísticamente sustentados.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte del proyecto Fertility Management in the Tropical Andean Mountain: Agroecological Bases for a Sustainable Fallow Agriculture (TROPANDES), financiado por la Comunidad Europea (INCO-DC) y realizado en Bolivia por el Instituto de Ecología en cooperación con el Institut de Recherche pour le Développement (IRD) y otras instituciones nacionales y extranjeras. Agradecemos a la Comunidad Europea por brindarnos el financiamiento, a nuestra coordinadora Prof. Tarsy Carballas de la Universidad Santiago de Compostela (España), a la red andina MOSANDES por brindar la beca a Teresa Ortuño para realizar el análisis de datos con Lina Sarmiento en la Universidad de los Andes (ULA) de Mérida (Venezuela). A la comunidad de Patarani, les agradecemos por permitirnos realizar el trabajo en sus parcelas y en especial al Sr. Ignacio Patzi y familia por acogernos en su hogar y brindarnos toda su colaboración. A Mónica Zeballos, Nelson Loza, Heidi Muñoz y Freddy Lipa, quienes sin su ayuda no hubiese sido posible realizar el trabajo de campo. A Odile Fossati por su valiosa colaboración en el análisis de multivariados. A Peter Feinsinger, Ramiro López, Dominique Hervé, Geovana Gallardo, Nelson Loza y Claudia Chumacero por sus comentarios constructivos sobre los análisis en versiones anteriores de este trabajo.

Referencias

- Arno, S., E. & J. R. Habeck. 1972. Ecology of Alpine larch (*Larix lyalli* Parl.) in the Pacific Northwest. Ecol. Monogr. 2: 417-450.
- Baied, C. & J. Wheeler. 1993. Evolution of high Andean puna ecosystems, environmental, climate, and cultura change over the last 12.000 years in the central Andes. Mountain Res. Developm. 3 (2): 145-156.
- Barrera, C. 1994. Uso de la tierra y caracterización de poblaciones de thola (*Parastrephia lepidophylla*), en el cantón San José de Llanga. BS Tesis de Ingeniería Agronómica, Universidad Mayor Real y Pontificia de San Francisco Xavier, Sucre. 88 p.
- Beck, S. G. 1985. Flórula ecológica de Bolivia. Puna semi-árida en el Altiplano boliviano. Ecología en Bolivia 6: 1-41.
- Begon, M., J. Harper & C. Townsend. 1995. Ecología, individuos, poblaciones y comunidades. Ediciones Omega, Barcelona. 889 p.
- Braun, O. 1964. Forrajes del Altiplano. Ministerio de Agricultura, Servicio Agrícola Interamericano. Boletín Experimental (La Paz) (30): 1-13.
- Camacho, M. 2001. La gestión del espacio y las prácticas de manejo del suelo en la región altiplánica de Bolivia: el caso de la comunidad de Patarani en la provincia Aroma. Tesis de Magister Scientiae en Ecología y Conservación, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 82 p.
- Chessel, D. & P. Mercier. 1993. Couplage de triples statistiques et liaison d'espèces environnement. Pp. 5-44. En: D. D. Lebreton & B. Asselain (eds.). Biométrie et Environnement. Masson, Paris.
- Chumacero, C. 2003. Dinámica del descanso de tierra en un sistema de cultivo tradicional, en relación a la sucesión vegetal y a la fertilidad de suelos en la comunidad Titicani- Tacaca, La Paz-Bolivia. Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 110 p.
- Clark, D. B. 2002. Los factores edáficos y la distribución de las plantas. Pp.193-221. En: M. Guriguata & Kattan (eds.). Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. Libro Universitario Regional, Cartago.

- Cohen, D. 1966. Optimizing reproduction in randomly varying environment. *J. Theor. Biol.* 12: 119-129.
- Cohen, D. 1967. Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *J. Theor. Biol.* 16: 1-14.
- Connell, J. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Davidson, D.W. 1993. The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos* 68: 23-35.
- Ellenberg, H. 1956. *Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde*. Ulmer, Stuttgart. 136 p.
- Ellenberg, H. 1981. Desarrollar sin destruir. Respuestas de un ecólogo a 15 preguntas de agrónomos y planificadores bolivianos. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 55 p.
- Fontaine, M. 2000. Caractéristiques écophysiológicas de quelques espèces d'une succession végétale dans les Andes vénézuéliennes. DEA d'Ecologie. Laboratoire d'Ecophysologie végétale. Université de Paris XI. Orsay- France. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de los Andes, Mérida. 39 p.
- Fossati, O., M. Simier, L. Blanc & R. Marín. 2002. Tratamientos multivariables de datos ecológicos. I: Presentación y análisis simples. Informe Institut de Recherche pour le Développement - Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 73 p.
- García, E. 1997. Composición florística y ecología de las comunidades ruderales de las calles de la ciudad de la Paz. *Ecología en Bolivia* 29: 1-18.
- Genin, D. & J. Fernández. 1994. Uso pastoril de las tierras en descanso en una comunidad agropastoril del Altiplano boliviano. Pp.199-201. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière (eds.). *Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes*. Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria (IBTA) - Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM), La Paz.
- Grime, J., P. 2001. *Plant strategies vegetation processes, and ecosystem properties*. Ed. John Willey & Sons, Chichester. 416 p.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. University of California Press, Berkeley. 359 p.
- Haase, R. 1990. Community composition and soil properties in north Bolivian savanna vegetation. *Journal of Vegetation Science* 1: 345-362.
- Hammer, R. D. 1988. Space and time in the soil landscape: ill defined universe. Pp.105 - 140. En: D. L. Pederson & V. T. Paker (eds.). *Ecological Scale. Theory and Applications*. Columbia University Press, Nueva York.
- Hervé, D. 1994 a. Desarrollo sostenible en los Andes Altos: los sistemas de cultivo con descanso largo pastoreado. Pp. 15-36. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière (eds.). *Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes*. IBTA-ORSTOM, La Paz.
- Hervé, D. 1994 b. Respuesta de los componentes de la fertilidad del suelo a la duración del descanso Pp. 155 - 170. En: D. Herve, D. Genin & G. Rivière (eds). *Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes*. IBTA-ORSTOM, La Paz.
- Hervé, D. & R. Sivila. 1997. Efecto de la duración del descanso sobre la capacidad de producir en las tierras altas de Bolivia. Pp. 189-199. En: Liberman, M. & C. Baied (eds.) *Desarrollo Sostenible de Ecosistemas de Montaña: Manejo de Áreas Frágiles en los Andes*. The United Nations University, Liga de Defensa del Medio Ambiente, Instituto de Ecología, Secretaria ejecutiva PL 480. Artes Gráficas Latina, La Paz. 383 p.

- Huston, M.A. 1994. *Biological diversity*. Cambridge University Press, Cambridge. 686 p.
- Inouye, D., W. 1987. Old field succession on Minnesota sand plain. *Ecology* 68: 12-26.
- Jongman, R., C. Ter Braak & O. Van Tongeren. 1996. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 299 p.
- Kessler, M. & P. Driesch. 1993. Causas e historia de la destrucción de bosques altoandinos en Bolivia. *Ecología en Bolivia* 21: 1-18.
- Kent, M. & P. Coker. 2000. *Vegetation description and analysis, a practical approach*. John Wiley & Sons, Nueva York. 363 p.
- Lara, R. & C. Zapata. 2001. Mapa de biomasa vegetal potencial de Bolivia (preliminar). Proyecto de coordinación e implementación del plan de acción Forestal para Bolivia. FAO-PAFBOL, La Paz. 16 p.
- López, R. 1999. Cantidad mínima de lluvia que induce la germinación en un semi-desierto andino, la Prepuna (Potosí, Bolivia). *Ecología en Bolivia* 33: 63-73.
- Lorini, J. 1994. La agroecología y el desarrollo altiplánico. El Modelo La Paz - Bolivia. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 82 p.
- Loza, F. 1998. Flora y vegetación arvense en dos comunidades campesinas del Altiplano norte (Prov. Omasuyos, La Paz) Tesis de licenciatura en Biología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 100 p.
- Magurran, A. 1987. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, Londres. 179 p.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in ecological theory*. Chicago Press, Chicago. 110 p.
- Markgraf, V. 1985. Paleoambiental history of last 10.000 years in norwest Argentina. *Zentralbl. Geol. Paläontol., Teil 2, Hist. Geol. Paläontol.* 11 (12): 1739-1749.
- Matteucci, S & A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaria General de la Organización de Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, DC. 166 p.
- Navarro, G. 1993. *Vegetación de Bolivia: Altiplano meridional*. Rivasgodaya 7: 69-98.
- Navarro, G. 2002. Vegetación y unidades biogeográficas. Pp. 1-500. En: G. Navarro & M. Maldonado (eds). *Geografía Ecológica de Bolivia. Vegetación y Ambientes Acuáticos*. Centro Ecología Simón I. Patiño - Departamento de Difusión, Cochabamba.
- Odum, E. P. 1963. *Ecology*. Holt, Rinehart and Winston, Nueva York. 201 p.
- Pérez, R. & M. Arriaga. 2000. Interpretación ecológica de la ganadería extensiva y sus interrelaciones con la agricultura en el piso agrícola del páramo de Gaviria, Andes venezolanos. Trabajo para Magíster Scientiae en Ecología Tropical, Universidad de los Andes, Mérida. 161 p.
- Pestalozzi, H. 2000. Sectoral fallow systems and the management of soil fertility: the rationality of indigenous knowledge in the high Andes of Bolivia. *Mountain Research and Development* 20(1): 64-71.
- Pickett, S., T., A. & P.S. White (eds.). 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamic*. Academic Press, Nueva York. 470 p.
- Posnansky, M. 1983. Los efectos sobre la ecología del Altiplano de la introducción de animales y cultivos por los españoles. Pp. 13-22. En: E. Geyger & C. Arce (eds.) *Ecología y Recursos Naturales en Bolivia*. Centro Portales, Cochabamba.
- Queiroz, J., C. Barrera & J. Valdivia. 1994. La estructura y composición botánica de la vegetación de los campos agrícolas de la comunidad de San José Llanga, Altiplano central, en función de los suelos y periodo de descanso. Pp. 215-224. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière (eds). *Dinámicas*

- del Descanso de la Tierra en los Andes. IBTA-ORSTOM, La Paz.
- Queiroz, J. C. 2001. Ecology and natural resources of San José de Llanga. Pp. 59-112. En: Coppock, L. & C. Valdivia. 2001. Agropastoralismo Sostenible en el Altiplano Boliviano: El caso de San José Llanga. USAID, La Paz.
- Ramos, A. 1995. Relaciones de presión de pastoreo, productividad animal y disponibilidad de forraje en áreas de pastoreo del Cantón San José de Llanga, Provincia Aroma, Departamento de La Paz. Tesis de licenciatura en Ingeniería Agronómica, Universidad Mayor Autónoma Tomás Frías, Potosí. 67 p.
- Ruthsatz, B. 1977. Pflanzengesellschaften und ihre Lebensbedingungen in den Andinen Halbwüsten Nordwest – Argentiniens. *Dissertationes Botanicae* 39: 1-168.
- Ruthsatz, B. 1983. Der Einfluss des Menschen auf die Vegetation semiarider tropischer Gebirge am Beispiel der Hochanden. *Ber. Dt. Bot. Ges.* 96: 535-576.
- Sarmiento, L., L. D. Llambí, A. Escalona & J. Marquez. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology* 166 (1): 145-156.
- Sarps. A. 2001. Caractérisation fonctionnelle des principales espèces d'une succession secondaire. Diplôme d'Ingénieur de techniques agricoles, ENITA de Clermont-Ferrand, Université Paris XI. 43 p.
- Seibert, P. 1983. Human impact on landscape and vegetation in the central High Andes. Pp. 261-276. En: W. Holzner, M. J. A. Werger & I. Kusima (eds.). *Man's Impact on Vegetation*. Dr. W. Junk Publishers, La Haya.
- Shmida, A. & M. V. Wilson. 1985. Biological determinant of species diversity. *J. Biogeogr.* 12: 1-20.
- Siccama, T.G., F.H. Bormann & G.E. Likens. 1970. The Hubbard Brook ecosystem study: productivity, nutrients and phytosociology of the herbaceous layer. *Ecol. Monogr.* 40: 389-402.
- Svoboda, J. & G. Henry. 1987. Succession in marginal arctic environments. *Arctic and Alpine Research* 19: 373-384.
- Venable, D. L. & L. Lawler. 1980. Delayed germination and dispersal annual in desert: escape in space and time. *Oecologia* 46: 272-282.
- Villavicencio, X. 1990. Floristisch-vegetationskundliche Untersuchungen im nördlichen bolivianischen Altiplano, Gemeinde Titicani-Tacaca. Tesis de diploma Universidad Berlin. 84 p.
- Zar J. H. 1999. *Bioestadistical analysis*. 4^{ta} Ed. Prentice may, Upper Saddle River, Nueva Jersey. 663 p.
- Zeballos M., E. García & S. G. Beck. 2003. Contribución al conocimiento de la flora departamental de Oruro. Liga de Defensa del Medio Ambiente, Herbario Nacional de Bolivia, Museo Nacional de Historia Natural. Artes Gráficas Latinas, La Paz. 84 p.

El ciclo global del carbono y sus consecuencias en la fotosíntesis en el Altiplano boliviano

Carbon global cycle and its consequences on photosynthesis in the Bolivian Altiplano

B. Saugier¹ & J.Y. Pontailier²

¹Ecologie, Systématique et Evolution, bât. 362, Université Paris-Sud, 91405 Orsay, Cedex, Francia

e-mail: bernard.saugier@ese.u-psud.fr

²jean-yves.pontailier@ese.u-psud.fr

Resumen

El ciclo global del carbono se describe tomando en cuenta los intercambios entre la atmósfera y la biosfera continental, así como las modificaciones causadas por las actividades humanas: deposiciones nitrogenadas, aumento del CO₂ atmosférico y el calentamiento climático inducido. Estos cambios globales tienen como consecuencia un aumento de producción vegetal y un almacenamiento de carbono en la biomasa de los árboles y en la materia orgánica del suelo. Como todos los ecosistemas terrestres, el Altiplano boliviano con sistemas agrícolas que respetan un descanso largo está sometido a estos cambios globales. La respuesta fotosintética a la luz y al CO₂ ha sido medida en hojas de algunas especies en la sucesión vegetal post-cultivo en el Altiplano boliviano. La fotosíntesis máxima es alta para las plantas pioneras y es baja para plantas del final de la sucesión, como se podía esperar. Las especies espontáneas (*Chondrosium simplex*, *Erodium cicutarium*, *Lupinus otto-buchtienii*, *Baccharis incarum*, *Parastrephia lepidophylla*, *Stipa ichu*, *Aristida asplundii*) tienen una fotosíntesis superior a la medida en una especie cultivada, la quinua (*Chenopodium quinoa*), lo que es sorprendente. En todos los casos, la fotosíntesis de la hoja aumenta fuertemente con el CO₂. Al duplicar artificialmente la tasa de CO₂ incide en una duplicación de la fotosíntesis de la hoja. Un aumento del CO₂ atmosférico podría contribuir al aumento de la producción vegetal durante el descanso y entonces en la reducción de la duración del descanso en el Altiplano boliviano.

Palabras clave: Balance de carbono, Cambio climático, Biomasa, Fotosíntesis, Altiplano boliviano.

Abstract

The global carbon cycle is described considering the carbon fluxes between the atmosphere and the terrestrial biosphere, and the perturbations due to human activity: nitrogen deposition, increased atmospheric CO₂ and induced climatic warming. These global changes increase plant production and then carbon storage in tree biomass and soil organic matter. The Bolivian Altiplano with long fallow agrosystems is affected by these global changes as all other terrestrial ecosystems. The leaf photosynthetic response to light and CO₂ was measured for a few plant species of fallow in the Bolivian Altiplano. As expected, maximum photosynthesis is high for pioneer plants and low for plants of late succession. Wild species (*Chondrosium simplex*, *Erodium cicutarium*, *Lupinus otto-buchtienii*, *Baccharis incarum*, *Parastrephia lepidophylla*, *Stipa ichu*, *Aristida asplundii*) exhibit higher photosynthetic rates than quinoa (*Chenopodium quinoa*) crop, which is surprising. In each species leaf photosynthesis strongly increases with CO₂, almost doubling when CO₂ is artificially doubled. A rise in atmospheric CO₂ may increase plant productivity during fallow and thus induce a reduction of fallow duration in the Bolivian Altiplano.

Key words: Carbon balance, Climatic change, Biomass, Photosynthesis, Bolivian Altiplano.

Introducción

La puna, como todos los ecosistemas terrestres, está sometida a cambios globales tales como el aumento de la concentración de CO₂ atmosférico, el recalentamiento que lo acompaña, entre otros. Estos cambios globales se traducen en un aumento de la fijación de CO₂ por las especies vegetales tanto cultivadas como espontáneas. Es interesante predecir su comportamiento futuro en sistemas de cultivo con descanso largo (unos 10 años) que son practicados de manera tradicional en los Andes. Uno de los objetivos de hacer descansar el suelo es la restauración parcial de la fertilidad del suelo que existía antes del cultivo. Bien es sabido que la reserva de materia orgánica de un ecosistema disminuye rápidamente tras su puesta en cultivo. En los ecosistemas tropicales basta con unos diez años de cultivo para que la reserva de carbono del suelo se reduzca a la mitad, lo que provoca una disminución de la capacidad de intercambio catiónico y más generalmente de la fertilidad. La función del descanso es restablecer una fracción de la reserva de carbono perdida y de la microflora asociada que garantice el reciclaje de los elementos minerales. Las especies espontáneas, que colonizan el terreno después de los cultivos, contribuyen a este balance de carbono y podrían responder fuertemente al aumento vigente del contenido de CO₂ atmosférico.

Por esta razón, presentamos primero nuestros conocimientos sobre el ciclo global del carbono, sobre su perturbación por las actividades del hombre y sobre el papel de la vegetación en el balance de carbono mundial. Deducimos luego algunas consecuencias para el Altiplano boliviano y medimos la fijación del carbono por algunas especies que colonizan el terreno en descanso. Estas mediciones en hojas de la respuesta fotosintética a la luz y al CO₂ permiten predecir el comportamiento futuro de estas especies frente a un aumento de la concentración del CO₂ atmosférico.

Análisis del ciclo global del carbono

La composición de la atmósfera terrestre ha variado mucho en el curso de tiempos geológicos. Antes de la aparición de la vida, la atmósfera estaba dominada por gas carbónico producido por las erupciones volcánicas, como es aún el caso para los planetas sin vida que nos rodean, Venus y Marte (Tabla 1). La fotosíntesis, que comenzó hace por lo menos tres mil millones de años, fijó cantidades considerables de carbono y liberó oxígeno que primero oxidó la superficie terrestre, primitivamente reductora y permitió la acumulación de oxígeno libre desde hace aproximadamente 2 mil millones de años (Schlesinger 1991). En el curso de tiempos geológicos, la absorción del CO₂ por la fotosíntesis y la incorporación de grandes cantidades de carbono en las rocas sedimentarias, redujeron progresivamente el contenido de CO₂ del aire. Al final de la era secundaria, cuando se extinguieron los dinosaurios, aún había aproximadamente dos veces más de CO₂ que en 1800 antes de la era industrial (Berner 1994). La composición actual de la atmósfera resulta de un equilibrio entre procesos biológicos como la fotosíntesis y la respiración, así como de procesos fisicoquímicos como la absorción del CO₂ en aguas frías oceánicas, subsaturadas de CO₂ y su liberación por aguas calientes, sobresaturadas de CO₂. Es sabido, por el análisis de las burbujas de aire atrapadas en los hielos de la Antártica desde hace 400.000 años (Fig. 3), que el contenido de CO₂ del aire varió al mismo tiempo que la temperatura de la Tierra, pasando de aproximadamente 200 ppm (partes por millón en volumen) durante los periodos glaciales a 280 ppm durante los periodos más calientes, como el que conocemos desde hace casi 10.000 años (Barnola *et al.* 1991).

El equilibrio natural que condujo a estos bajos contenidos de CO₂ está siendo actualmente modificado a escala global por las actividades del hombre, las cuales liberan cantidades crecientes de CO₂ al quemar

Tabla 1: Características comparadas de la Tierra y de planetas vecinos. El albedo es la fracción de la radiación solar reflejada del planeta hacia el espacio. T_{eq} es la temperatura de equilibrio del planeta visto desde el espacio; ella depende de la radiación solar absorbida. T_{sur} es la temperatura media de la superficie. $DT (=T_{sur} - T_{eq})$ mide el recalentamiento por efecto invernadero.

Planeta	Distancia al sol	Gravedad	Presión de la atmósfera	Composición de la atmósfera			albedo	T_{eq}	T_{sur}	DT
Unidad		m s ⁻²	bars	N ₂ (%)	O ₂ (%)	CO ₂ (%)		°C	°C	°C
Venus	0.72	8.86	92	1	0	97	0.7	-30	460	490
Tierra	1	9.81	1.01	78	21	0.035	0.3	-18	15	33
Marte	1.52	3.73	0.006	3	0	95	0.15	-56	-46	10

combustibles fósiles (carbón, petróleo, gas natural) y la madera de los bosques eliminados para la agricultura o el pastoreo. La figura 1 presenta el estado de nuestros conocimientos sobre los principales depósitos de carbono en la superficie de la Tierra y sobre los flujos anuales intercambiados entre estos depósitos. Podemos observar que la biomasa continental (principalmente la madera de los árboles) contiene 640 Pg o Gt_C (miles de millones de toneladas de carbono), es decir un poco menos que el carbono almacenado en la atmósfera en forma de CO₂ (750 Gt_C) y que la materia orgánica de los suelos (1.500 Gt_C) representa dos veces más CO₂ que en la atmósfera. Los flujos intercambiados anualmente por la fotosíntesis (PPB = 120 Gt_C/año) y la respiración de las plantas (Ra = 60 Gt_C/año) y de los animales (Rh = 58 Gt_C/año), que provienen principalmente de los descomponedores del suelo, son elevados respecto al tamaño de los depósitos, lo que significa una renovación rápida del CO₂ atmosférico. La figura 1 muestra también los flujos relativos a los combustibles fósiles (un promedio de más de 6 Gt_C/año de 1990 a 1999) y a la deforestación (2 Gt_C/año, cifra muy imprecisa) y los flujos intercambiados entre la atmósfera y la superficie de los océanos, con

una absorción por las aguas frías de las altas latitudes un poco superior al desprendimiento por las aguas calientes a bajas latitudes. La absorción de CO₂ por las aguas de superficie se transmite a las aguas profundas con un tiempo de renovación de varios siglos, lo que significa que el exceso de CO₂ del océano con respecto a su valor preindustrial se transmitirá a la atmósfera durante varios siglos, incluso si hoy se detuviera toda expulsión de CO₂ a la atmósfera.

Desde alrededor de 1990, un grupo de científicos coordina regularmente los datos relativos a los cambios climáticos y sus causas (ciclo del carbono); se conoce bajo el acrónimo de IPCC (Intergovernmental Panel on Climatic Change) y se divide en tres grupos. El primer grupo estudia el efecto invernadero, sus causas y consecuencias sobre el clima. El segundo grupo estudia las consecuencias de los cambios globales sobre los ecosistemas y las actividades del hombre, y el tercer grupo estudia las diversas posibilidades para limitar el efecto invernadero, con sus consecuencias socioeconómicas y políticas. En el sitio Web www.ipcc.ch se pueden consultar los últimos informes de estos grupos.

La tabla 2 muestra el balance del intercambio anual de carbono entre los

principales depósitos, para los períodos recientes. Podemos observar que de las 7.9 mil millones de toneladas de carbono expulsadas anualmente por las actividades del hombre de 1990 a 1998, un poco menos de la mitad (3.3) se acumula en la atmósfera en forma de CO_2 , siendo el resto absorbido en partes iguales por los océanos y por la biosfera continental. ¿A dónde va el carbono absorbido por los continentes? Los únicos depósitos posibles son la biomasa y los suelos. La biomasa está formada principalmente de la madera de los árboles. ¿Hay algún aumento de la cantidad de madera viva en el mundo en las zonas no afectadas por la deforestación? ¿La reserva de materia orgánica de los suelos está aumentando? ¿Con qué distribución geográfica? ¿Este aumento será duradero? Para tratar de responder a estas interrogaciones, presentaremos las mediciones del CO_2 atmosférico, seguido de los métodos

que permiten estudiar los intercambios de CO_2 a nivel de un ecosistema y luego de los continentes en su conjunto. Luego analizaremos lo que sucede en un ecosistema en equilibrio con su medio y en un ecosistema cuya producción primaria está en aumento. Finalmente, analizaremos los argumentos que sugieren un aumento de la producción primaria en el curso de las últimas décadas. El lector interesado podrá encontrar algunos desarrollos complementarios en Saugier (1996).

Las mediciones del CO_2 atmosférico

En 1958, como resultado del año Geofísico Internacional, Keeling estableció la primera estación de medición del CO_2 atmosférico en una isla del archipiélago Hawai, Mauna Loa. Echando un vistazo en un mapa, vemos que este archipiélago se encuentra en medio del Pacífico, a 20°N de latitud. El sitio se eligió por

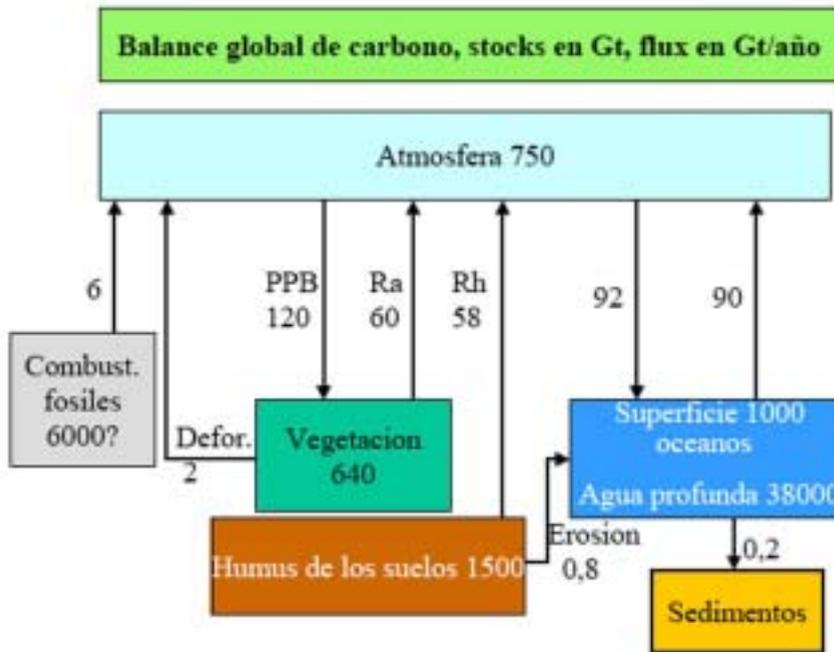


Fig. 1: Principales elementos del ciclo global del carbono.

Tabla 2: Principales componentes del balance del carbono mundial, expresados en gigatoneladas de carbono por año (Gt₂/año).

Balance del carbono mundial		1980 - 1989	1989 - 1998
1	Combustión de C fósil	5.5 ± 0.5	6.3 ± 0.6
2	Emisiones (deforestación...)	1.7 ± 0.8	1.6 ± 0.8
3	Stock en la atmósfera	3.3 ± 0.2	3.3 ± 0.2
4	Fijación por los océanos	2 ± 0.8	2.3 ± 0.8
5	Fijación bruta por los continentes	1.9 ± 1.3	2.3 ± 1.3
6	Fijación neta por los continentes	0.2 ± 1.0	0.7 ± 1.0

ser representativo de la concentración atmosférica promedio de esta latitud en el hemisferio norte. Es sabido que la vegetación terrestre, por los procesos de fotosíntesis y de respiración, modifica el contenido de CO₂ del aire. Al instalarse en una pequeña isla, Keeling minimizaba este efecto. Además para reducir también los efectos locales, decidió instalar la estación a 3.000 metros de altitud en la cumbre de un volcán (lo que obliga a eliminar los datos cuando el viento desvía el humo del volcán hacia el sitio de medición, una situación afortunadamente rara). Logró mantener la estación en funcionamiento hasta hoy, a pesar de numerosos ataques de la administración que deseaba reducir los gastos de mantenimiento. Se constató rápidamente que el CO₂ no era constante, sino que aumentaba regularmente. Cuando un número suficiente de años de medición estuvo disponible, se constató que este aumento era cada vez más rápido. Surgieron entonces varias preguntas: ¿Este aumento es un fenómeno general? ¿Cuál es la causa? ¿Desde cuándo se produce?

A primera vista, el fenómeno parecía general, ya que la atmósfera es un medio muy agitado por los vientos y su composición es relativamente estable de un punto al otro del planeta. Esto se pudo verificar instalando otras estaciones de medición, además de la de Mauna Loa. Actualmente existen aproximadamente sesenta; la mayoría toman muestras de aire en

botellas que se envían a un laboratorio central para ser analizadas, las otras como Mauna Loa registran continuamente el contenido de CO₂ del aire y establecen promedios diarios y mensuales. ¿Qué indican esas numerosas mediciones? Primero, que el aumento del CO₂ atmosférico es general, con una tasa de aumento que no depende de la estación de medición. Luego se constató que el contenido de CO₂ presentaba fluctuaciones estacionales muy marcadas y que la amplitud de estas fluctuaciones variaba con la latitud. Así, vemos en la figura 2 que en Mauna Loa se alcanza la concentración máxima en mayo y la mínima en septiembre-octubre. En Barrow (Alaska), la concentración aumenta ligeramente de diciembre a mayo y disminuye bruscamente de mayo a agosto. La amplitud estacional es de 17 ppm en Barrow, en vez de 6 ppm en Mauna Loa. En el hemisferio sur, las variaciones estacionales son muy pequeñas (<1 ppm) e invertidas con respecto a las del hemisferio norte. Para saber si estas fluctuaciones eran provocadas por los intercambios con los océanos o con los continentes, Keeling y sus colegas midieron la relación isotópica ¹³C/¹²C del CO₂ atmosférico. Se sabe en efecto que los intercambios con los océanos prácticamente no modifican esta relación, mientras que en los continentes, la mayoría de las plantas -llamadas en C3 porque el primer producto de la fotosíntesis es una molécula de tres átomos de

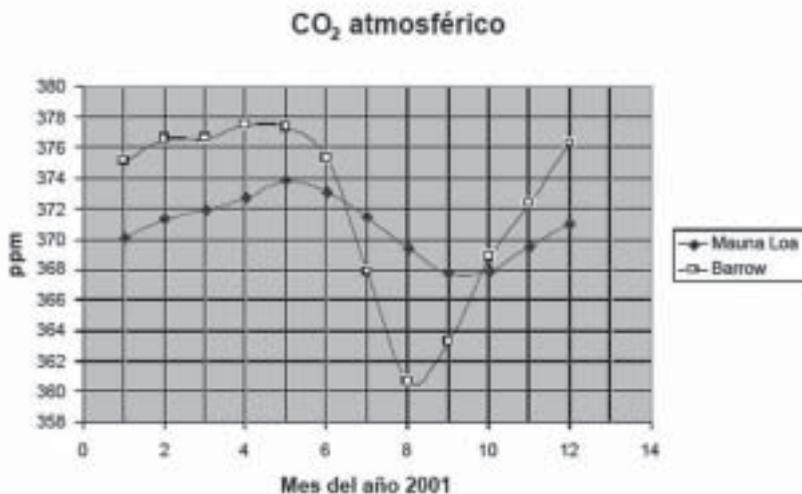


Fig. 2: Fluctuación estacional de la tasa de CO₂ de la atmósfera en 2001 en Mauna Loa (Hawái) y en Barrow (Alaska).

carbono - utilizan principalmente para su fotosíntesis el ¹²C, lo que provoca un enriquecimiento del CO₂ del aire en ¹³C. La conclusión fue obvia: en su gran mayoría, las fluctuaciones estacionales del CO₂ proceden de los intercambios con los continentes. Ahora entendemos fácilmente por qué la amplitud de estas variaciones depende de la latitud: en el hemisferio norte, que posee una gran superficie continental, las fluctuaciones aumentan con el carácter estacional del clima y por consiguiente con la latitud; en el hemisferio sur, hay menos continentes que en el hemisferio norte y sobre todo muy pocos continentes más allá de 40° S, lo que explica las fluctuaciones estacionales poco marcadas.

Para saber desde cuándo el CO₂ aumenta, varios equipos de investigadores franceses y suizos tuvieron la idea de analizar la composición del aire atrapado en los hielos de la Antártica o de Groenlandia (que no se funden nunca debido a las bajas temperaturas que allí reinan). Cuando en esas regiones nieva, la nieve se acumula y progresivamente va formando hielo cuando es sometida a un peso suficiente de la columna de nieve que está por encima. En ese momento, el aire está atrapado en las

burbujas sin contacto con el aire exterior y conserva la composición que tenía en el momento del cierre de las burbujas. Perforando el hielo en la Antártica que encierra más de 3.000 metros de espesor de hielo en puntos como Vostok (Barnola *et al.* 1991), se puede retroceder hasta aproximadamente 400.000 años en el tiempo. El análisis del aire atrapado recientemente permitió trazar la curva de la figura 3 que concuerda bien con las mediciones directas del CO₂ atmosférico realizadas en Mauna Loa. Podemos observar que la concentración ha aumentado muy lentamente al principio a partir de 1750 y luego cada vez más rápidamente. Como la revolución industrial comenzó después de 1850, el aumento estaba sin duda asociado a los considerables desmontes que acompañaron el aumento de la población humana. El contenido, que antes de 1750 era de aproximadamente 280 ppm, sobrepasó 370 ppm en 2001 (Fig. 3). ¿Cuál es la causa de este aumento?

Rápidamente se pensó que se debía al uso del combustible fósil, primero carbón y luego petróleo y gas natural. Se ha demostrado que el consumo de esos combustibles ha crecido exponencialmente desde aproximadamente

1920 con periodos de relativo estancamiento debidos a ambas guerras mundiales y a los enormes aumentos del precio del petróleo (choques petroleros). Como el carbono fósil fue producido por la fotosíntesis de plantas en C3 (las únicas que existían hasta hace aproximadamente 10 millones de años), éste está empobrecido en ^{13}C y su combustión debe provocar un empobrecimiento en ^{13}C del CO_2 atmosférico. Este fenómeno fue claramente demostrado. Sin embargo, no permite una conclusión definitiva, ya que la madera de los árboles también está empobrecida en ^{13}C : no podemos entonces saber de esta manera si el CO_2 en exceso procede del combustible fósil o de la deforestación. Hasta ahora, se ha podido establecer el consumo del combustible fósil con menos del 10% de error, sin embargo, las estimaciones de expulsiones de CO_2 asociadas a la deforestación tienen un error del 50% (Tabla 2). En la tabla 2, la absorción de CO_2 por la biosfera continental se calcula por la diferencia entre las emisiones y la acumulación de carbono en la atmósfera y los océanos, habiendo sido calculado este último con ayuda de un modelo

y con una posibilidad de error considerable. Ciertos investigadores pusieron en duda esta absorción de carbono por la biosfera continental, pero por lo menos dos trabajos confirman la formación de un gran pozo de carbono por la vegetación terrestre del hemisferio norte. Uno de ellos (Ciais *et al.* 1995) utiliza un modelo inverso para calcular las fuentes y pozos biosféricos y oceánicos de carbono por bandas de latitud a partir de la red de mediciones de CO_2 y de la relación $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. El otro (Denning *et al.* 1995) calcula dichos pozos y fuentes comparando el gradiente latitudinal de CO_2 con lo que se debería obtener teniendo en cuenta la distribución preferencial de las fuentes de carbono fósil en el hemisferio norte.

Así, los estudios del ciclo global del carbono muestran que en la atmósfera sólo se encuentra aproximadamente el 40% del CO_2 liberado por la combustión del carbono fósil y la deforestación. El resto es absorbido por los océanos y ecosistemas terrestres en partes aproximadamente iguales. El almacenamiento en los océanos se efectúa primero en la parte superficial, una capa de alrededor de 100 metros

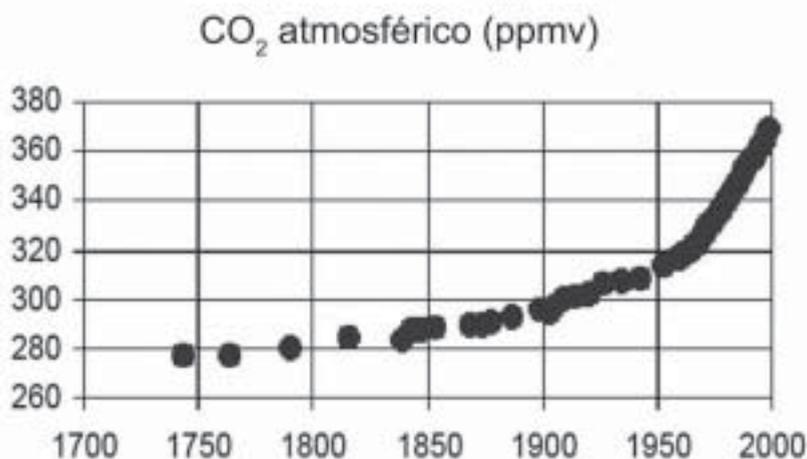


Fig. 3: Evolución de la concentración en CO_2 de la atmósfera durante los tres últimos siglos, reconstituida a partir del aire capturado en las burbujas de hielo (hasta 1960) y luego medida directamente (desde 1960).

de espesor bien mezclada por los vientos (Figura 1). El almacenamiento a mayor plazo se realiza en la parte profunda del océano y depende del intercambio de agua entre parte superficial enriquecida en CO_2 y parte profunda, con un tiempo de respuesta de cinco a diez siglos. El almacenamiento en los ecosistemas terrestres está limitado principalmente a la madera de los árboles y a la materia orgánica de los suelos, que juntas representan una reserva de carbono que es alrededor de tres veces la reserva de carbono del CO_2 atmosférico.

El papel principal de la vegetación en el balance de carbono mundial

La figura 4 detalla el intercambio de carbono de un ecosistema forestal. Si llamamos PPB a la producción primaria bruta o suma de la fijación diurna de carbono por el follaje y R_a a la respiración autótrofa (que es la suma de la respiración nocturna de las hojas y de la respiración durante 24 horas de los otros órganos), vemos que la productividad primaria neta PPN es igual a $\text{PPB} - R_a$. Además, los organismos heterótrofos (principalmente los microorganismos del suelo) respiran también (R_h), de manera que podemos definir una productividad neta del ecosistema PNE, igual a la diferencia entre PPN y R_h . PNE representa la suma de 24 horas (o de un año) del flujo neto de carbono sobre el ecosistema F_c , que se mide con un gran recinto que cubre una porción de suelo para una vegetación baja o con métodos micrometeorológicos para un bosque. En un mundo en equilibrio donde la concentración de CO_2 es constante (como ocurrió en los últimos 10.000 años hasta alrededor de 1750), no hay intercambio neto de CO_2 entre océanos y atmósfera o entre continentes y atmósfera, por consiguiente la PNE de un año es nula. El aumento actual del CO_2 atmosférico introduce a un desequilibrio que provoca una absorción neta por los océanos y continentes. Esta absorción está asociada para los océanos a la diferencia de presión parcial de CO_2 entre la

atmósfera y aguas superficiales. Para los continentes es un fenómeno principalmente biológico que favorece la absorción de carbono: la estimulación de la productividad primaria neta que es seguida con retraso por un aumento de la respiración heterótrofa, resulta en una acumulación de carbono ($\text{PNE} > 0$). Esta estimulación tiene varias causas posibles:

1. Un aumento de la fotosíntesis asociado al aumento de la concentración atmosférica de CO_2 .
2. Una prolongación de la duración de la estación de crecimiento en las zonas templadas y frías, debido al recalentamiento global asociado al aumento del efecto invernadero.
3. Un aumento del índice foliar y de la fotosíntesis del follaje, provocado por un crecimiento de los depósitos de nitrógeno de origen humano en vastas regiones del hemisferio norte.
4. Una mejora de la producción de cultivos, praderas y bosques manejados.

Es difícil predecir con precisión la parte respectiva de estos diversos factores, pero el resultado es espectacular. Así, la producción forestal en Francia ha aumentado en por lo menos 30% desde hace 50 años y este aumento parece ser general en una gran parte de Europa occidental. Además, la considerable repoblación forestal de las zonas templadas participa de manera significativa (aproximadamente 1/3) al pozo de carbono estimado en la tabla 2. Pero parece que lo esencial de dicho pozo es involuntario y está asociado a los cambios globales.

La PNE es pues un término fundamental para saber si un ecosistema particular absorbe o expulsa carbono a la atmósfera. Con frecuencia no es fácil sacar conclusiones, ya que la PNE resulta de una diferencia entre dos procesos de importancia comparable: una absorción neta de carbono por el ecosistema de día y una expulsión durante la noche. Un pequeño error en uno de esos procesos provoca entonces un

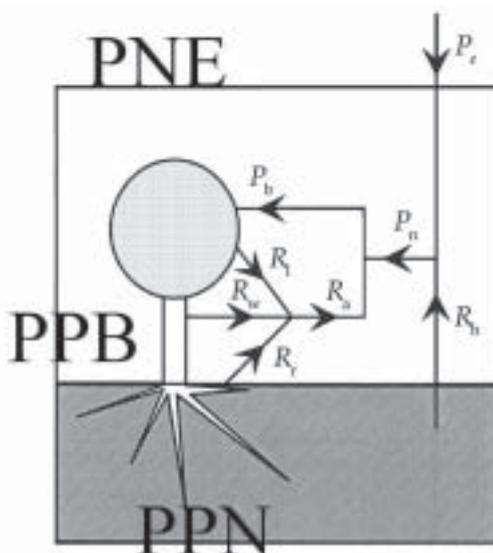


Fig. 4: Esquema de los principales intercambios de carbono observados en un ecosistema forestal. Abreviaciones: PNE = Productividad neta del ecosistema; PPB = Producción primaria bruta, PPN = Productividad primaria neta.

gran error en PNE. Además, para predecir la evolución del balance de carbono de los ecosistemas con los cambios globales, hay que conocer no sólo el flujo global de carbono F_c a nivel del ecosistema, sino también los diversos procesos que componen este flujo y sus variaciones con estos cambios globales. Se emprendió un estudio de gran alcance para medir de manera continua este flujo F_c sobre varios tipos de ecosistemas; contamos actualmente con 150 sitios de mediciones en el mundo, reunidos en la base de datos FLUXNET.

Consecuencias sobre la fotosíntesis en el Altiplano boliviano

En el Altiplano boliviano, estos cambios globales podrían modificar las condiciones de crecimiento de las especies cultivadas, como la papa o la quinua, como de las especies espontáneas que colonizan el descanso. Se midió la fijación de carbono de algunas especies claves de la puna boliviana con la finalidad de predecir el

comportamiento futuro de estas especies frente a un aumento de la concentración de CO_2 atmosférico. Se estudiaron detalladamente siete especies nativas y se hicieron algunas mediciones en la quinua cultivada (*Chenopodium quinoa*). *Erodium cicutarium* y *Chondrosium simplex* son pioneras, *Lupinus otto-buchtienii* es una especie intermedia; *Parastrephia lepidophylla* y *Baccharis incarum* son arbustos a menudo co-dominantes en los descansos de edad; *Stipa ichu* y *Aristida asplundii* son gramíneas perennes; *Aristida asplundii* con amplio rango de tolerancia está más representada en descansos viejos que *Stipa ichu*.

Metodología

Utilizamos un sistema portátil para mediciones de fotosíntesis, el Li-Cor 6400 que estaba equipado con una cámara que contenía no más de 6 cm^2 de hoja con la posibilidad de hacer variar la iluminación (diodos que emiten en rojo y en azul de 0 a 2000 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$), el

contenido de CO₂ (de 0 a 2.000 ppm en volumen) y la temperatura (de -2°C a +10°C con respecto al ambiente). Los individuos representativos de las especies vegetales estudiadas estaban localizados en dos sitios -Patacamaya y Patarani - distantes de unos kilómetros y situados a 150 km al sur de La Paz (17° 15' S, 67° 55' W, altitud 3.950 m). La media anual de temperatura en Patacamaya es de 11.2°C y de precipitación es de 400 mm. Las mediciones se efectuaron en marzo 2001 al final de una estación de lluvias particularmente abundante, con un suelo todavía muy húmedo. El reducido tamaño de las hojas generalmente no permitió que se llenara la cámara de mediciones. La superficie contenida en la cámara era de aproximadamente 2 cm² y se medía cuidadosamente tras las mediciones de fotosíntesis. La mayoría de las hojas eran planas, excepto *Stipa ichu* - una gramínea de hojas enrolladas sobre su eje - y *Parastrephia lepidophylla*, que presenta hojas cilíndricas. En ese caso, utilizamos la superficie

de un semicilindro para el cálculo de fotosíntesis (igual a p/2 ó 1.57 veces la superficie proyectada).

El Li-Cor 6400 posee un sensor de presión y corrige los valores medidos de CO₂ para la diferencia de presión con la presión normal al nivel del mar. Los valores medidos de asimilación del CO₂, expresados en μmol m⁻² s⁻¹, se utilizaron entonces sin corrección.

La figura 5 presenta una curva típica de respuesta fotosintética a la iluminación, ajustada con ayuda del software Sigmaplot por una hipérbola no equilátera, del tipo:

$$A = (P_m + aI - \sqrt{(P_m + aI)^2 - 4acP_mI}) / (2c) - R$$

Donde A es la asimilación neta de CO₂ (medida); P_m, la fotosíntesis bruta máxima; a, el rendimiento cuántico aparente; I, la iluminación; c, el parámetro de curvatura y R, la respiración en la oscuridad. El valor máximo de A es A_m = P_m - R. Los parámetros P_m, a y R



Fig. 5: Respuesta fotosintética a la iluminación de una hoja de *Baccharis incarum*.

se ajustaron basándose en las mediciones de varias hojas de cada especie y se sacó el promedio de ellas para obtener valores representativos por especie. Como R varía en función de la capacidad fotosintética, preferimos presentar la relación R/P_m , cuyo valor es cercano a 0.1 para diversas especies de árbol (Ceulemans & Saugier 1991).

Resultados

Los resultados se presentan en la **figura 6**, las especies están ordenadas de izquierda a derecha en función del orden supuesto de aparición en la sucesión ecológica. Los valores P_m son elevados y disminuyen de 25 a menos de 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el curso de la sucesión. Los arbustos tales como *Parastrephia lepidophylla* y *Baccharis incarum* tienen una fotosíntesis tan elevada como la de las herbáceas, tales como *Lupinus otto-buchtienii*, *Stipa ichu* y *Aristida asplundii*. El coeficiente de variación de P_m está comprendido entre 0.2 y 0.3, salvo para *Stipa ichu* (0.4) cuya escasa superficie foliar es difícil de estimar.

Los valores de rendimiento cuántico aparente (pendiente al origen de la relación asimilación/iluminación, **Figura 7**) varían entre 0.04 y 0.09 con un promedio de alrededor de 0.06 y un coeficiente de variación de 0.2-0.3, salvo para *Stipa ichu* (0.6). Estos valores son elevados pero compatibles con los valores publicados de rendimiento cuántico (promedio de 0.05-0.06 para las plantas que crecen al exterior). Como en el caso de los valores de fotosíntesis máxima, se nota que las especies pioneras tienen valores más elevados que las especies al final de la sucesión.

Los valores de la relación R_0/P_{max} (respiración en la oscuridad sobre fotosíntesis máxima, **Figura 8**) varían entre 0.06 (*Stipa ichu*) y 0.18 (*Baccharis incarum*). Son más elevados en los arbustos (*Parastrephia lepidophylla* y *Baccharis incarum*) que en las herbáceas, con un valor intermedio para *Lupinus otto-buchtienii* que debe incorporar el costo de la fijación de nitrógeno en su respiración.

La respuesta al CO_2 se estudió en cinco especies: *Stipa ichu*, *Chondrosium simplex*, *Baccharis incarum*, *Parastrephia lepidophylla* y

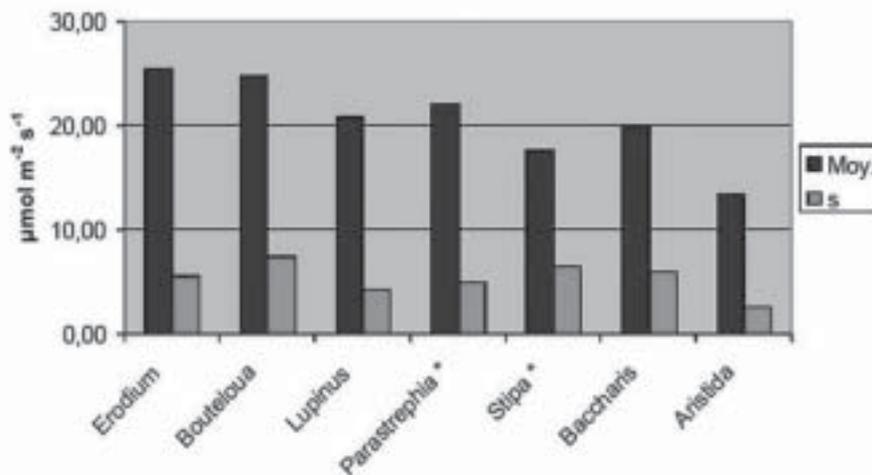


Fig. 6: Fotosíntesis máxima (con fuerte iluminación y CO_2 del ambiente) de algunas especies de la puna boliviana: valores promedios (Moy) y desviaciones estándar (s).

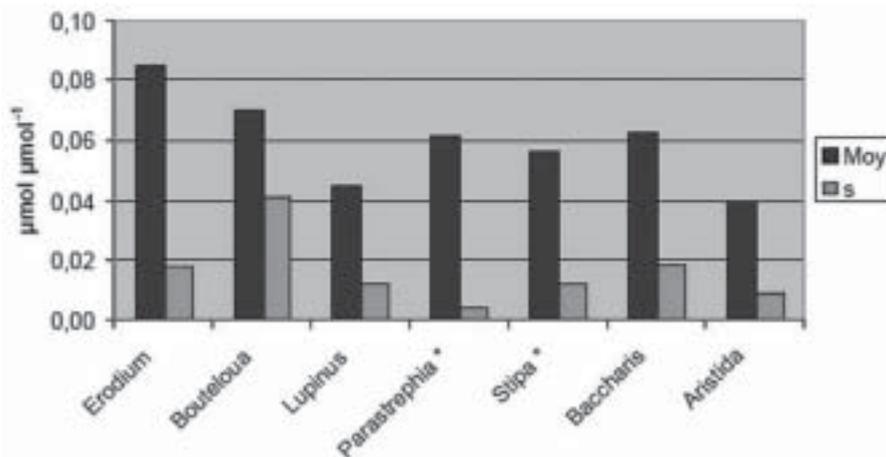


Fig. 7: Rendimiento cuántico aparente de algunas especies de la puna de Bolivia: valores medianos (Moy) y desviaciones estándar (s).

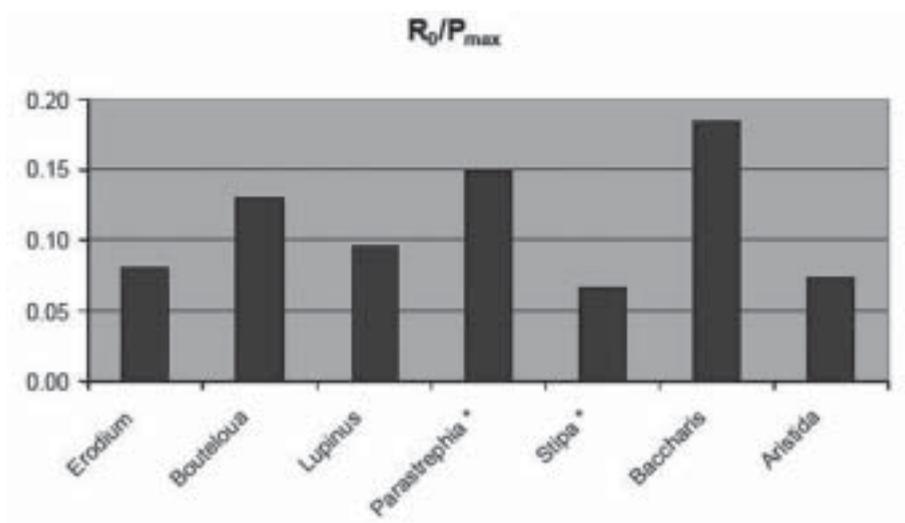


Fig. 8: Tasa de la respiración en la oscuridad (R₀) sobre la fotosíntesis máxima (P_{max}) para algunas especies de la puna boliviana.

Chenopodium quinoa. Ésta permite hacerse una idea de la manera en que estas especies se comportarán en respuesta al aumento en curso del CO₂ atmosférico, con la hipótesis fuerte de que no hay aclimatación del aparato fotosintético al CO₂ elevado. Los experimentos en las herbáceas y en árboles jóvenes tienden

a mostrar que esta hipótesis es relativamente aceptable para árboles jóvenes (Besford *et al.* 1998), pero es más discutible para las plantas herbáceas, que carecen de órganos de almacenamiento del carbono asimilado frente al exceso de CO₂. La figura 9 muestra estas respuestas fotosintéticas al CO₂ del aire para

Asimilación en función al CO₂ atmosférico

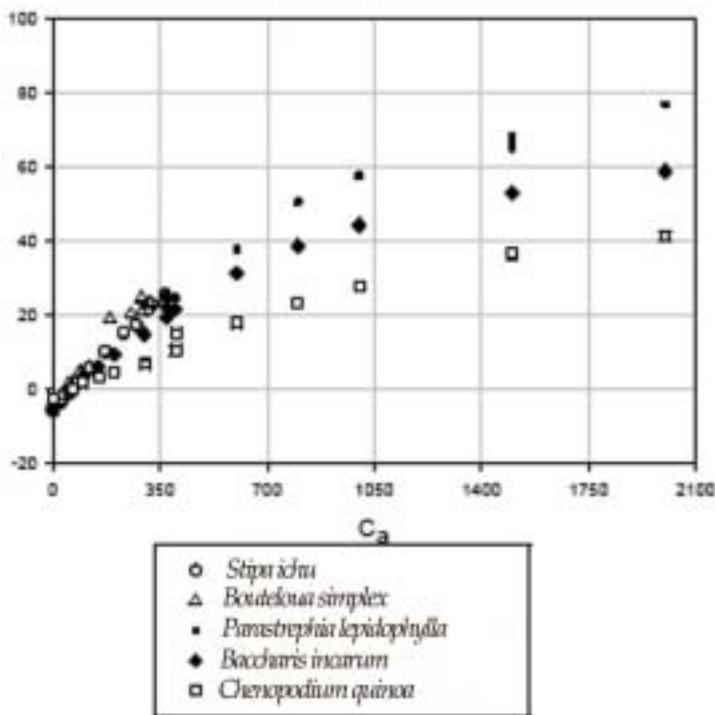


Fig. 9: Respuesta fotosintética al CO₂ atmosférico de algunas especies de la puna boliviana sometidas a una elevada iluminación.

una hoja de cada una de las cinco especies, sometidas a una elevada iluminación (2.000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Las curvas se prolongan a altas concentraciones para tres de esas especies. La forma general es idéntica para las diversas especies, solo difieren los valores absolutos de la asimilación a una determinada concentración. La relación A_{700}/A_{350} de la asimilación a 700 ppm sobre la asimilación a 350 ppm varía entre 1.8-2. Así, si la aclimatación es relativamente baja a CO₂ elevado, deberíamos obtener una fuerte respuesta de estas especies al aumento en curso del contenido atmosférico de CO₂. La quinua tiene una asimilación más baja que las especies silvestres, pero presenta una

relación A_{700}/A_{350} de aproximadamente 2.0, como las especies silvestres. Esta relación (obtenida tras el ajuste de las curvas por una hipérbola no equilátera) es de 2.0 para *Parastrephia lepidophylla*, 1.86 para *Baccharis incarum* y 1.98 para la quinua, respectivamente. Podríamos entonces esperar un aumento de la presencia de *Parastrephia lepidophylla*, pero muchos otros factores son susceptibles de modificar esta hipótesis.

Discusión y conclusión

El ciclo global del carbono indica claramente que los ecosistemas terrestres se comportan

actualmente como un pozo considerable de carbono, que representa alrededor del 30% de las emisiones de CO₂ causadas por las actividades del hombre. La mayor parte de este pozo parece resultar de un aumento de la producción vegetal asociado al aumento del CO₂ atmosférico y al recalentamiento global. Una parte viene del aumento de la producción de los cultivos, praderas y bosques aprovechados por el hombre.

En el Altiplano boliviano estos cambios globales pueden modificar de manera considerable las condiciones de crecimiento, tanto de las especies cultivadas, como la papa o la quinua, como de las espontáneas. Las especies de la puna confirman la tendencia esperada de una disminución de la capacidad fotosintética con el orden supuesto de aparición de las especies en la sucesión. Sin embargo, los valores obtenidos son muy elevados, particularmente para los arbustos como *Parastrephia* y *Baccharis*, que presentan una fotosíntesis netamente más elevada que la de la especie cultivada estudiada, la quinua. Estos valores se obtuvieron en un suelo particularmente húmedo, al final de una abundante estación de lluvias. Sería interesante verificar cómo evolucionan durante la estación seca. Es posible que estos valores elevados sólo se mantengan durante un corto periodo, pero la alimentación en agua depende también estrechamente del enraizamiento, que no estudiamos en esta oportunidad. Finalmente, observamos que una duplicación de contenido de CO₂ con respecto al actual provoca casi una duplicación de la respuesta instantánea de la fotosíntesis, lo que deja suponer que las especies del Altiplano pueden responder fuertemente al aumento en curso del contenido atmosférico de CO₂. El aumento del CO₂ atmosférico podría contribuir al aumento de la producción vegetal durante el descanso y abrir entonces una posibilidad para reducir la duración del descanso.

Referencias

- Barnola, J. M., P. Pimienta, D. Raynaud & Y. S. Korotkevich. 1991. CO₂-climate relationship as deduced from the Vostok ice core: a re-examination based on new measurements and on a re-evaluation of the air dating. *Tellus* 43(B): 83-90.
- Berner, R. A. 1994. Geocarb II: A revised model of atmospheric CO₂ over phanerozoic time. *American Journal of Science* 294: 56-91.
- Besford, R.T., M. Mousseau & G. Matteucci. 1998. Biochemistry, physiology and biophysics of photosynthesis. Pp. 29-78. En: P.G. Jarvis (ed.). *European Forests and Global Change: the Likely Impacts of Rising CO₂ and Temperature*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Ceulemans, R. & B. Saugier. 1991. Photosynthesis. Pp. 21-51. En: A. S Rajhendra (ed.). *Physiology of Trees*, Vol. 2. J. Wiley and Sons, Nueva York.
- Ciais, P., P. P. Tans, J.W.C. White, M. Trolier, R. J. Francey, J. A. Berry, D. R. Randall, P.J. Sellers, J. G. Collatz & D. S. Schimel. 1995. Partitioning of ocean and land uptake of CO₂, as inferred by measurements of changes in ¹³C from the NOAA Climate Monitoring and Diagnostics Laboratory Global Air Sampling Network. *J. Geophys. Research* 100 (D3): 5051-5070.
- Denning, A. S., I. Y. Fung & D. Randall. 1995. Latitudinal gradient of atmospheric CO₂ due to seasonal exchange with land biota. *Nature* 376: 240-243.
- Saugier, B. 1996. *Végétation et atmosphère*. Flammarion (Collection Dominos), Paris. 126 p.
- Schlesinger, W. H. 1991. *Biogeochemistry: An analysis of global change*. Academic Press, San Diego, California.

Descomposición de hojarasca y raíces en un sistema de descanso largo (Altiplano de Bolivia)

Decomposition of plant litter and roots in a long fallow system (Bolivian Altiplano)

Marie-Madeleine Coûteaux¹, Dominique Hervé² & Stephan Beck³

¹Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, Francia, marie-madeleine.couteaux@cefe.cnrs.fr

²Institut de Recherche pour le Développement, IRD, BP 64501, 34394 Montpellier Cedex 5, Francia, herve@mpl.ird.fr

³Herbario Nacional de Bolivia, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077-Correo Central, La Paz, Bolivia, lpb.dir@accelerate.com

Resumen

El sistema de cultivo con descanso se basa sobre el principio de la pérdida de materia orgánica del suelo durante el cultivo y su recuperación posterior al dejar las parcelas sin cultivar durante un período de descanso más o menos largo. Durante este período, el stock de materia orgánica del suelo se reconstituirá con la incorporación de restos de la vegetación natural sucesional. En un ensayo experimental en la puna semiárida de Bolivia (Patacamaya, S La Paz, 3.800 m), se estudió la descomposición de 12 tipos de material vegetal (diferentes especies y órganos) en un terreno en descanso desde hace tres años y otro desde hace ocho años, bajo condiciones naturales, incubando bolsas con material vegetal (litterbags) durante uno o dos años. Un análisis en componentes principales ordenó la calidad de hojarasca inicial en tres grupos: (i) partes aéreas de gramíneas, (ii) hojas y tallos de arbustos y de dicotiledóneas herbáceas, (iii) raíces. El contenido de lignina fue superior en las plantas del terreno en descanso largo. Concluimos que las reservas de materia orgánica del suelo (MOS) se reconstituyen debido fundamentalmente a los aportes de sistemas radiculares y gramíneas, que son los materiales que presentaron la menor tasa de descomposición. Las hojas de los arbustos de "tola" (*Baccharis incarum*) perdieron un 60% de su masa en los primeros tres meses. Esta alta tasa de descomposición se explica principalmente por un alto contenido de componentes no estructurales (NS). Se proponen modelos para predecir la tasa de descomposición y la pérdida de peso durante el primer año.

Palabras clave: Sistema de descanso, Materia orgánica del suelo, Calidad de la hojarasca, Descomposición.

Abstract

The fallow agriculture system is based on the fact that after depletion of soil organic matter due to cultivation, the soil can recover its initial level of fertility by leaving the fields for a long fallow period. During this period, the soil organic matter stock will be reconstituted by the inputs of the residues of the natural vegetation succession. The decomposition of 12 kinds of plant material (different organs and species) from a young three-years old and an old eight-years old fallow was studied in the semiarid Bolivian puna (Patacamaya, South of La Paz, 3,800 m asl.) by incubating litterbags over one or two years in field conditions. A PCA ordinated the initial litter quality in three groups: (i) the grass shoots, (ii) the leaves and stems of non-grass plants, and (iii) the roots.

The lignin content was higher in the plants of the old fallow. The plant materials that decomposed the slowest were the grasses and the roots, and it is assumed that these plant materials are the main source to recover the SOM (Soil organic matter) lost during the cultivation period. Mass loss of leaves of shrubs “tola” (*Baccharis incarum*) reached about 60% during the first three months. This high decomposition rate was mainly due to non-structural compound content (NS). Models were proposed for predicting decomposition rate and first year mass loss.

Keywords: Fallow system, Soil organic matter, Litter quality, Decomposition.

Introducción

La agricultura tradicional de secano en los Andes centrales se basa en un sistema de cultivo que alterna descansos largos con pocos años de cultivo. Durante el período de descanso, se supone que el suelo recupera su fertilidad natural, pero los mecanismos de tal recuperación no son bien comprendidos. En el Altiplano de Bolivia, el período de descanso solía durar más de diez años, pero el incremento de la población y la presión por una mayor cosecha tienden a modificar las estrategias de manejo, extendiendo la superficie cultivada y reduciendo la duración del descanso. Sin embargo, el descanso del suelo no puede ser reducido, a menos que una función esencial – la recuperación de la fertilidad del suelo – pueda ser substituida por prácticas alternativas. La tendencia general para compensar la pérdida de fertilidad debido a la reducción de la duración del descanso, es el uso de diferentes técnicas de fertilización que buscan mantener o restablecer el balance de nutrientes del suelo en los campos (Wezel & Haigis 2002).

La pérdida de fertilidad tras el cultivo es generalmente atribuida a la pérdida de materia orgánica (Weisbach et al. 2002). Durante el período de descanso, la restitución de esta materia orgánica proviene de los aportes de residuos del cultivo previo y de la vegetación nativa. La cantidad y calidad de los aportes de materia orgánica de diferentes tipos de vegetación controlan la estabilización de materia orgánica del suelo (MOS) bajo distintos sistemas de cultivo. La tasa de descomposición

y liberación de nutrientes y su sincronía con la demanda por parte de la vegetación son aún objeto de estudio (Tiessen et al. 2001).

Después del período de cultivo, la tierra es abandonada e invadida por vegetación natural sucesional. Durante el primer año, la especie dominante es una gramínea anual - *Chondrosium simplex* – que es rápidamente seguida por herbáceas dicotiledóneas, como las malezas *Erodium cicutarium* (Geraniaceae), *Tarasa tenella* (Malvaceae) y la nativa perenne, *Oxalis bisfracta* (Oxalidaceae). Después aparecen la leguminosa *Lupinus otto-buchtienii* y otras herbáceas dicotiledóneas, como las compuestas *Schkuhria multiflora*, *Erigeron lanceolatus*, algunos arbustos perennes de “tola” (*Baccharis incarum* y *Parastrephia lepidophylla*) y gramíneas perennes en matas densas de *Stipa ichu*, *Festuca dolichophylla* y matas abiertas de gramíneas de varias especies de *Nassella*. Todas estas plantas producen una amplia variedad de biomasa que después de la senescencia retorna al suelo como hojarasca.

El objetivo de este estudio fue determinar la tasa de descomposición de la hojarasca de las plantas más representativas de la sucesión de descanso, en función de su calidad química inicial, con el fin de apreciar su potencial en la estabilización de MOS. Nuestras hipótesis fueron que (i) el contenido de lignina de la hojarasca aumenta con la duración del período de descanso, (ii) la tasa de descomposición puede reducirse disminuyendo la duración del período de descanso y (iii) el secuestro potencial de MOS será mayor en la descomposición de las plantas leñosas que en las herbáceas.

Área de estudio

El área de campo fue localizada en el Altiplano boliviano, en parcelas cercadas de la antigua Estación Experimental de Patacamaya, aproximadamente a 110 km al sur de La Paz y cerca del camino a Oruro (Long. 67°55' W, Lat. 17°15 S, altitud: 3.800 m). El Altiplano con la vegetación de puna puede ser considerado como una estepa tropical alpina semidesértica, con cobertura vegetal limitada y una cobertura arbustiva cuya altura aumenta con la duración del período de descanso. El suelo es mayormente coluvial y sus características se resumen en la tabla 1. Se trata de un suelo arenoso con un bajo potencial de retención de agua, como lo indican la capacidad de campo y el punto de marchitez.

El sitio está expuesto a condiciones climáticas diurnas típicas de la montaña alta tropical. Los parámetros de temperatura de los tres años fueron muy similares (Tabla 2) con 8.6°C de temperatura anual promedio, -12.1°C de temperatura diaria mínima en julio,

24.6°C de temperatura diaria máxima en diciembre y 28°C de amplitud diaria máxima de temperatura en julio. Las precipitaciones fueron bajas, con una estación seca de abril a octubre en el primer año y de marzo a octubre en el segundo. Las precipitaciones fueron levemente más altas durante el tercer año y con una época seca menos severa. Las condiciones relativas de extrema sequía se reflejan en la elevada evapotranspiración potencial, debida a la radiación global elevada en estas elevadas altitudes.

Material y métodos

Terminología

Las abreviaciones aplicadas en este capítulo se presentan en la tabla 3. En el lenguaje cotidiano de la zona, las parcelas que se dejan en descanso tras el cultivo se llaman descansos. En este trabajo respetaremos esta terminología y hablaremos en lo sucesivo de descanso corto para referirnos a las parcelas experimentales

Tabla 1: Características del suelo.

	Profundidad	Unidades	
pH(H ₂ O)	0-30 cm		6.2
C		% PS	0.55
N		% PS	0.06
Arena	0-20 cm	% PS	64.5
	20-40 cm	% PS	57.9
Limo	0-20 cm	% PS	24.0
	20-40 cm	% PS	28.3
Arcilla	0-20 cm	% PS	11.5
	20-40 cm	% PS	13.8
Punto de marchitez	0-10 cm	% vol/vol	8.92
	10-20 cm	% vol/vol	7.0
Capacidad de campo	0-10 cm	% vol/vol	13.78
	10-20 cm	% vol/vol	11.09
Punto de saturación	0-10 cm	% vol/vol	32.63
	10-20 cm	% vol/vol	31.75

Tabla 2: Características climáticas. Los períodos anuales han sido promediados desde el 27 de noviembre hasta el 26 de noviembre del año siguiente.

		1998-1999	1999-2000	2000-2001	Media
Temperatura media anual	°C	8.7	8.44	8.60	8.58
Temperatura mínima (Julio)	°C	-13.00	-13.00	-10.30	-12.10
Temperatura máxima (Diciembre)	°C	28.7	22.50	22.50	24.57
Amplitud máxima de temperatura diaria (Julio)	°C	28.00	28.00	27.80	27.93
Precipitación anual	mm	472.1	403.80	551.20	475.70
Precipitación de abril a octubre	mm	26.00	88.00	96.00	70.00
Evapotranspiración potencial	mm	1302.14	1261.65	1251.33	1271.7

que llevan poco tiempo sin cultivarse y de descanso largo para referirnos a las parcelas que llevan mucho tiempo sin cultivarse.

Selección del material vegetal

Siete especies de plantas, encuadrables en tres formas de vida – herbáceas dicotiledóneas, gramíneas y arbustos - fueron seleccionadas como representativas de descansos cortos a medianos y de medianos a antiguos. *Chondrosom simplex*, una gramínea anual pionera y *Erodium cicutarium*, una herbácea anual o bianual con raíz pivotante, representaron la vegetación de descansos cortos a medianos de aproximadamente cinco años, con una importante biomasa y cobertura de suelo. Como representativas del descanso mediano a largo, se seleccionaron *Aristida asplundii*, una herbácea nativa perenne y agresiva que se distingue por elevadas cobertura del suelo y biomasa porque no es pastoreada por el ganado, y matas densas perennes de *Stipa ichu* y *Festuca dolichophylla*, acompañadas hasta los siguientes estadios de descanso por *Baccharis incarum* y *Parastrephia lepidophylla* como especies arbustivas perennes.

Las hojas y tallos senescentes de las tres primeras especies fueron recolectados al final de la estación seca en octubre de 1999, en tanto que los de *Stipa ichu* y *Festuca dolichophylla* se recolectaron de la parte central muerta de las matas densas en noviembre de 1998. Para *Baccharis incarum* las hojas y tallos senescentes se recolectaron por separado. En cuanto a *Parastrephia lepidophylla* las hojas cilíndricas se confunden con los tallos: por ello, hojas y tallos fueron recolectados conjuntamente de la parte muerta de la planta (necromasa erecta) antes de noviembre de 1998. Las raíces fueron recolectadas de plantas arrancadas, sin distinguir necromasa de biomasa. El material obtenido fue secado al aire y luego guardado hasta su utilización. Doce tipos de material vegetal fueron estudiados (Tabla 4).

Bolsas de hojarasca

Cinco gramos de material vegetal secado al aire fueron introducidos en bolsas de 13 x 15 cm. Cuando fue necesario, el material fue previamente fragmentado en porciones de 2 cm. La red de la parte superior de la bolsa fue de 2 mm para permitir la entrada de mesofauna

Tabla 3: Abreviaciones.

ADF	Fibras obtenidas por detergente ácido
ADL	Lignina obtenida por detergente ácido
C	Carbono
CEL	Celulosa
HEM	Hemicelulosa
LIG	Lignina obtenida por detergente ácido
MOS	Materia orgánica del suelo
MR	Masa remanente
N	Nitrógeno
NDF	Fibras obtenidas por detergente neutro
NIRS	Espectrofotometría de la reflectancia en infrarojo cercano (Near infrared reflectance spectroscopy)
NS	Componentes no estructurales
PM1	Pérdida de masa durante el primer año
PS	Peso seco

en las bolsas, y la red de la parte inferior fue de aproximadamente 0.1 mm para minimizar pérdidas durante la manipulación. Para cada tipo de material vegetal, 80 bolsas fueron dispuestas en 10 parcelas replicadas en el campo (2 x 2 m); en cada parcela se incubaron ocho bolsas para cada material vegetal, una para cada fecha de muestreo (10 réplicas, ocho fechas de muestreo). El material vegetal obtenido de partes aéreas (hojas, tallos) fue fijado a la superficie del suelo con clavos. Debido a la fuerte insolación que daño a las bolsas, una red de material resistente a la radiación fue instalada por encima de las bolsas en toda la superficie de cada parcela. El material de raíces fue enterrado a 10 cm de profundidad. El primer muestro se realizó un mes después de la instalación, posteriormente el intervalo de tiempo entre dos muestreos se incrementó progresivamente a medida que la incubación avanzaba.

Lugares y períodos de incubación

Las bolsas de hojarasca fueron incubadas en dos parcelas, un descanso corto y un descanso

largo. Las incubaciones realizadas fueron las siguientes:

- En descanso corto, las partes aéreas de *Chondrosium simplex* y *Aristida asplundii*, así como las hojas y tallos de *Erodium cicutarium* fueron incubados durante un año, a partir de 27 de noviembre 1998;
- En descanso largo, las partes aéreas y raíces de *Stipa ichu*, partes aéreas de *Festuca dolichophylla*, tallos de *Baccharis incarum* y *Parastrephia lepidophylla* fueron incubados durante dos años a partir del 29 de noviembre de 1998. Se incubaron también raíces de *Festuca dolichophylla* y hojas y raíces de *Baccharis incarum*, a partir de 27 de noviembre de 1999.

Análisis de la hojarasca en descomposición

En cada muestreo, se recolectaron 10 bolsas de hojarasca para cada material vegetal. En el Laboratorio de Calidad Ambiental (LCA) del Instituto de Ecología en La Paz, las muestras fueron limpiadas de contaminación de suelo o de raíces vivas y desecadas a temperatura

Tabla 4: Características del material vegetal y composición química inicial en porcentaje del peso seco.

Especies	Órgano de planta	Tipo de planta del descanso	Duración	C %	N %	NS %	HEM %	CEL %	LIG %	C/N	LIG/N
<i>Chondrosium simplex</i>	partes aéreas y raíces	gramínea anual	corta	44.08	1.02	16.23	32.88	44.79	3.16	43.22	3.09
<i>Aristida asplundii</i>	partes aéreas	gramínea perenne	corta	47.14	0.75	28.32	34.40	30.72	6.56	62.50	8.70
	raíces	gramínea perenne	corta	47.11	0.57	18.45	31.40	35.40	14.76	82.53	25.86
<i>Erodium cicutarium</i>	partes aéreas	dicotiledónea herbácea	corta	46.74	2.10	73.93	7.40	14.37	4.29	22.30	2.05
<i>Stipa ichu</i>	partes aéreas	gramínea perenne	larga	45.28	0.50	28.95	27.46	36.94	6.64	90.25	13.24
	raíces	gramínea perenne	larga	47.15	0.67	23.21	24.33	33.53	18.93	70.13	28.15
<i>Festuca dolichophylla</i>	partes aéreas	gramínea perenne	larga	46.32	0.59	25.70	27.57	37.87	8.86	78.31	14.97
	raíces	gramínea perenne	larga	47.15	0.60	11.01	22.79	41.25	24.95	78.36	41.47
<i>Baccharis incarum</i>	hojas	arbusto sempervirente	larga	53.51	1.21	66.14	11.28	10.50	12.08	44.10	9.96
	tallos	arbusto sempervirente	larga	51.83	0.84	56.32	15.91	14.31	13.46	61.49	15.97
	raíces	arbusto sempervirente	larga	50.48	0.49	30.00	17.93	32.44	19.63	103.02	40.06
<i>Parastrephia lepidophylla</i>	tallos con hojas	arbusto sempervirente	larga	51.70	1.12	59.84	12.11	15.33	12.72	46.20	11.37

ambiente hasta lograr un peso constante. Las bolsas de hojarasca fueron luego enviadas al CEFÉ-CNRS (Montpellier, Francia) por servicio de correo internacional (DHL). El contenido de las bolsas de hojarasca fue pesado para la determinación de la pérdida de masa. Debido a la contaminación mineral especialmente en bolsas enterradas, era importante corregir el peso para expresarlo libre de cenizas. La muestra fue luego molida (1 mm) usando una trituradora centrífuga (Cyclotec, Perstorp Analytical) y su contenido en ceniza determinado por la espectrofotometría NIR (NIRSystems 6500, Perstorp Analytical) (Coûteaux et al. 1998, McTiernan 1998, Kurz-Besson 2000). Se procedió a una selección de las muestras, sacando aquellas con espectros similares, identificadas por un análisis de componentes principales. En las muestras seleccionadas se analizó el contenido de cenizas tras seis horas a 650°C y el contenido de C mediante un analizador elemental CHN (Carbo Erba). Se construyeron ecuaciones usando regresiones múltiples entre la ceniza medida o el contenido en C y las longitudes de onda del espectro. El modelo se basó en 139 y 133 datos con una $R^2=0.984$ y 0.982 para ceniza y C, respectivamente. El cociente (error estándar de calibración/error estándar de la población de referencia) fue de 0.13 y 0.15, respectivamente, que son inferiores al valor umbral (0.2) utilizado para evaluar la bondad de los modelos. Estos modelos permitieron predecir el contenido de ceniza y de C para todas las muestras de hojarasca.

Calidad inicial de hojarasca

C y N fueron cuantificados con un analizador elemental CHN (Carbo Erba). Se aplicó el protocolo van Soest para la determinación del contenido de hemicelulosa, celulosa y lignina (van Soest & Robertson 1985) en el CIRAD en Montpellier, siguiendo la norma francesa AFNOR V18-122 y usando bolsas fibertec. Este método tiene mejor reproducibilidad que la técnica de filtración convencional (D'heer et al.

2000). Las muestras de suelo fueron primero tratadas con acetona para remover las resinas y taninos. Digestiones sucesivas con detergentes neutros y ácidos, así como ácido sulfúrico dan tres tipos de residuos de fibras: NDF, ADF y ADL, respectivamente. NDF es el residuo estructural que incluye hemicelulosa (HEM), celulosa (CEL) y lignina (LIG), siendo ADF la lignocelulosa y ADL el residuo final. NDF – ADF corresponde a la hemicelulosa junto a ciertos residuos de pared celular de la biomasa microbiana, ADF – ADL es la celulosa y el ADL es la verdadera lignina más los productos secundarios de la descomposición, cuya recalcitrancia es similar a la de la lignina. Los compuestos no estructurales (NS) son calculados como $100 - \text{NDF}$ y pueden ser mayormente considerados como compuestos solubles. Todas las concentraciones se expresan libres de cenizas.

Estadísticas

Se realizó un análisis de componentes principales con StatBoxPro 5 (Grimmersoft, Francia), usando los tipos de material vegetal como individuos y sus composiciones químicas iniciales como variables. El tipo de órgano, el tipo de planta y el tiempo de descanso fueron tomados como variables adicionales. Los datos de masa remanente se ajustaron mediante Prism 3.00 (Graphpad software) a modelos exponenciales. El modelo exponencial simple se expresa por la ecuación:

$$MR = 100e^{-kt}$$

siendo MR la masa remanente, en porcentaje respecto de la masa inicial, k la tasa de descomposición anual y t el tiempo en años. El modelo exponencial doble se expresa por la ecuación:

$$MR = Ae^{-k_1t} + (100-A)e^{-k_2t}$$

en que A es la fracción lábil de la materia orgánica, k_1 la tasa anual de descomposición de

esta fracción y k_2 la tasa anual de descomposición de la fracción recalcitrante de la materia orgánica. Se asume que esta fracción recalcitrante es 100-A. Al igual que en la ecuación anterior, t es el tiempo en años.

Se estudiaron las relaciones entre la calidad inicial de hojarasca y las tasas de descomposición k y el primer año de pérdida de masa (PM1), mediante correlaciones de Pearson y el procedimiento de regresiones múltiples seriadas (Sigmastat, SPSS Inc.). Se aplicaron varias pruebas ANOVA de un factor para probar diferencias entre órganos de plantas o tipos de plantas. Todas las significaciones son registradas a un nivel del 5%, salvo que se indique de otra forma.

Resultados

Calidad inicial de hojarasca

Las concentraciones de C fluctuaron entre cerca de 44 hasta 52%, dándose los valores más altos en las especies arbustivas (Tabla 4, Fig.1). La concentración de N osciló entre 0.50 y 2.1%,

siendo los valores más bajos en raíces y gramíneas, y el más elevado para *Erodium cicutarium*, muy superior al siguiente de 1.21% para las hojas de *Baccharis incarum*. Las concentraciones de NS fueron de 16-74%; los valores más bajos se dieron en gramíneas y el más alto, nuevamente para *Erodium cicutarium*. Se pueden distinguir dos grupos: (i) *Erodium cicutarium*, hojas y tallos de *Baccharis incarum* y tallos de *Parastrephia lepidophylla* con una concentración de NS más elevada que el 50% y (ii) el resto del material vegetal con una concentración de NS inferior al 50%. Las concentraciones de HEM fluctuaron entre 7 y 34%, el valor más bajo correspondió a *Erodium cicutarium* y el mayor para las gramíneas. Las concentraciones de CEL oscilaron entre 10 y 45%, los valores menores para hojas y tallos de especies arbustivas y para *Erodium cicutarium*, mientras que los mayores correspondieron a las gramíneas. Se observó una baja concentración de CEL (inferior al 20%) para *Erodium cicutarium*, hojas y tallos de *Baccharis incarum* y tallos de *Parastrephia lepidophylla*, mientras que la concentración de CEL fue

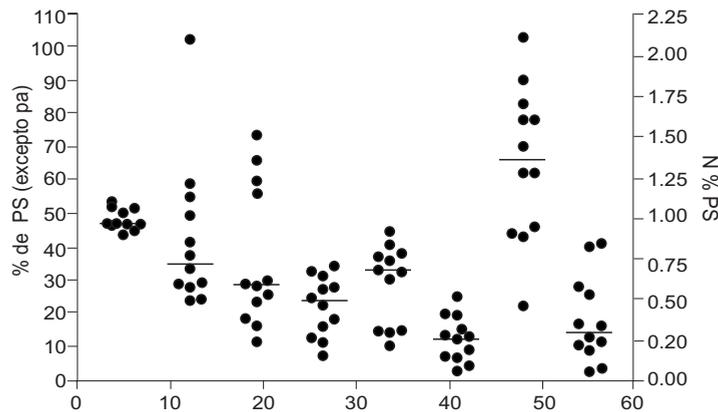


Fig. 1: Rango de variación del contenido químico inicial de la necromasa, en porcentaje de peso seco (PS). El eje de la izquierda incluye a todos los compuestos (excepto la concentración de N) o cocientes; el eje de la derecha concierne a la concentración de N.

mayor para las demás especies. Es notable observar que el grupo con baja concentración de CEL coincide con el grupo con alta concentración de NS. Las concentraciones de LIG fueron de 3-25%. Los valores C/N fluctuaron homogéneamente entre 22 y 103, y los valores LIG/N entre 3 y 41. Se realizó un análisis de componentes principales tomando los tipos de material vegetal como individuos y los componentes químicos de la hojarasca como variables. En una gráfica donde el primer y segundo factores explicaron el 88% de la varianza, el material vegetal quedó distribuido en tres grupos: hojas de arbustos y *Erodium cicutarium*, partes aéreas de gramíneas y las raíces de todas las plantas (Fig. 2). El primer eje se relaciona con los contenidos de N, NS, HEM y CEL, mientras que el segundo eje se relaciona con los contenidos en C y LIG. Se observó una correlación positiva y significativa entre N y NS ($R=0.767$) y negativa de N con HEM ($R=-0.642$) y CEL ($R=-0.633$). La correlación entre N y LIG no fue significativa.

Contenido en cenizas

La determinación del contenido en cenizas es particularmente importante debido a la contaminación por partículas minerales. Las bolsas fijadas a la superficie del suelo sufrieron una contaminación de origen eólico, mientras que las bolsas enterradas fueron contaminadas por el suelo circundante. El contenido promedio de ceniza por material vegetal fluctuó entre 10 y 36% (Tabla 5). La gráfica del contenido de C (sin la corrección de cenizas) frente al contenido de cenizas (Fig. 3) muestra dos grupos bien diferenciados: un primer grupo, con hojas y tallos de *Baccharis incarum* y tallos de *Parastrephia lepidophylla*, y un segundo grupo con todas las demás especies. El primer grupo fue identificado ya por su elevado contenido inicial de C (con la corrección de cenizas). Las pendientes de ambos grupos no son significativamente diferentes. El ajuste fue mejor para el segundo grupo ($R^2=0.95$) que para el primero ($R^2=0.74$).

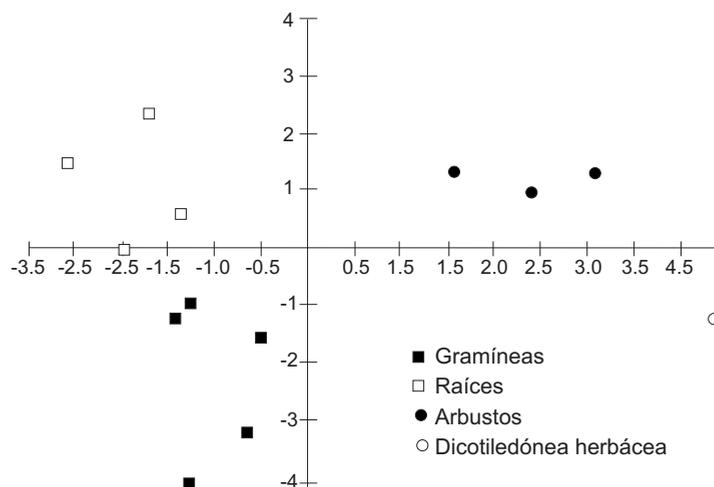


Fig. 2: Gráfica de los dos primeros factores del análisis en componentes principales. Los tipos de material vegetal fueron usados como individuos; las calidades iniciales del material como variables.

Tabla 5: Contenido promedio de cenizas del material vegetal en descomposición en porcentaje del peso seco. Abreviaciones: SD = desviación estándar.

		Cenizas	SD
<i>Chondrosom simplex</i>	partes aéreas y raíces	36.2	6.5
<i>Aristida asplundii</i>	partes aéreas	21.7	4.1
	raíces	29.8	6.0
<i>Erodium cicutarium</i>	partes aéreas	24.8	4.3
<i>Stipa ichu</i>	partes aéreas	16.1	5.5
	raíces	28.3	6.8
<i>Festuca dolichophylla</i>	partes aéreas	25.0	6.0
	raíces	28.3	3.8
<i>Baccharis incarum</i>	hojas	14.8	4.5
	tallos	10.4	2.4
	raíces	15.4	3.9
<i>Parastrephia lepidophylla</i>	tallos con hojas	20.0	5.3

Cinética de la masa remanente (MR)

En descanso largo, la incubación duró unos dos años. Las hojas de *Baccharis incarum* fueron las más rápidas en descomponerse y perdieron el 60% de su masa durante los primeros tres meses (Fig. 4). La estación seca que siguió fue una fase de estabilización, seguida por una nueva fase de descomposición con el retorno de las lluvias. Después de 460 días de incubación, la masa remanente era sólo el 20% de la inicial. Los tallos de *Baccharis incarum* y *Parastrephia lepidophylla* se descompusieron más lentamente. Durante la primera época de lluvias, se perdió cerca del 40% de la masa inicial. Posteriormente, no se detectaron efectos estacionales. La masa remanente declinó linealmente hasta fines del segundo año. *Stipa ichu* y *Festuca dolichophylla* fueron las especies que se descompusieron más lentamente. Sus masas remanentes disminuyeron linealmente hasta el 60% después de dos años sin ningún aparente efecto estacional. Pese a que fueron enterradas, las raíces se descompusieron menos que la hojarasca por encima del suelo. Las raíces de *Baccharis incarum* fueron las más rápidas en descomponerse, con una pérdida de

masa del 35% durante la primera estación lluviosa. Después, la masa remanente se estabilizó. Las raíces de *Stipa ichu* y *Festuca dolichophylla* mostraron un patrón similar al de sus partes aéreas.

En descanso corto, la incubación duró un año. *Erodium cicutarium* mostró la descomposición más rápida, con una pérdida de masa inicial en la época de lluvias del 40%. Las partes aéreas de gramíneas - *Aristida asplundii* y *Chondrosom simplex* - no sufrieron descomposición el primer mes, a pesar de encontrarse en la estación lluviosa. Durante la segunda fase de la estación lluviosa empezó una descomposición lenta, que se interrumpió para *Aristida asplundii* con la estación seca. En cambio, la descomposición de *Chondrosom simplex* continuó; al final de la incubación su masa remanente estaba aproximadamente al mismo nivel que la de *Erodium cicutarium*.

Regresiones no lineares

Se ajustó a los datos un modelo exponencial simple, excepto para raíces de *Baccharis incarum* para las cuales los parámetros no convergieron (Tabla 6). Para este material se obtuvo un ajuste

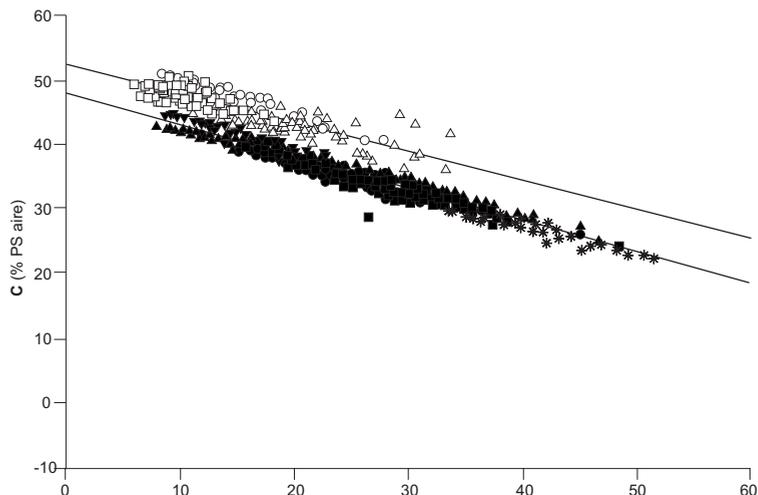


Fig. 3: Regresión lineal entre el contenido de C (sin la corrección de cenizas) y el contenido de ceniza. Los símbolos en blanco corresponden a hojas y tallos de arbustos perennes; los símbolos en negro son para los otros materiales vegetales.

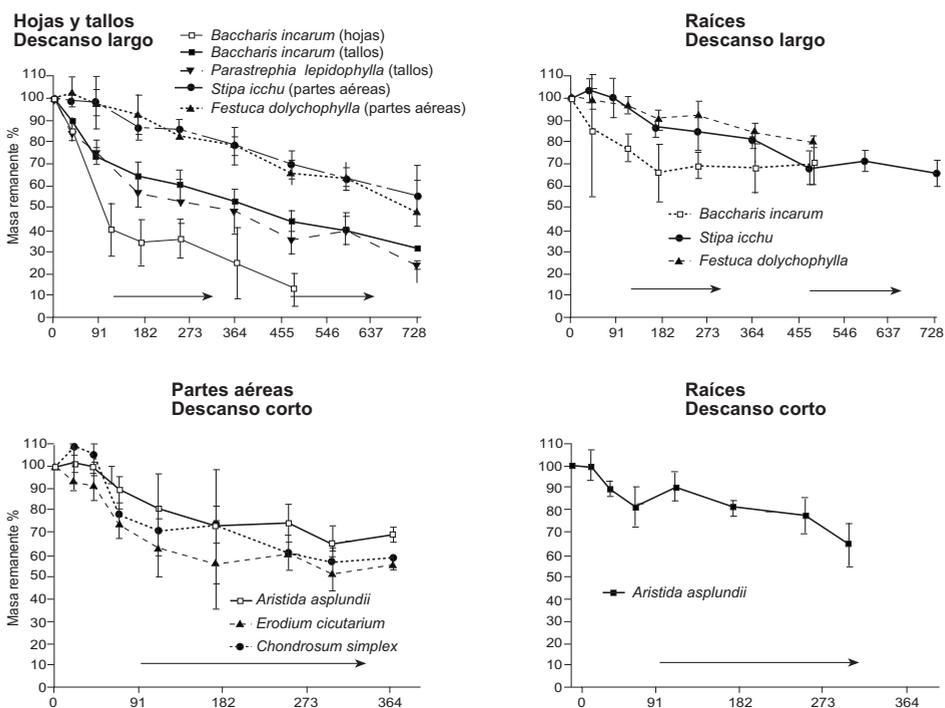


Fig. 4: Masa remanente como porcentaje de la masa inicial para todos los materiales vegetales vs. tiempo. Las barras de error son las desviaciones estándar. Las flechas indican la estación seca.

Tabla 6: Parámetros de las funciones de descomposición exponencial (Masa remanente = Ae^{-k_1t} o $= Ae^{-k_1t} + (100-A)e^{-k_2t}$). Las diferentes letras indican diferencias significativas. Abreviaciones: A = fracción lábil de la materia orgánica, SD = desviación estándar, R² = coeficiente de regresión, PM1 = pérdida de masa durante el primer año.

		A %	SD	k ¹ año ⁻¹	SD		k ² año ⁻¹	SD	R ²	PM1 %
<i>Chondrosium simplex</i>	partes aéreas y raíces	100		0.71	0.05	de			0.7	50.84
<i>Aristida asplundii</i>	partes aéreas	100		0.47	0.03	c			0.55	37.50
	raíces	100		0.47	0.03	c			0.61	37.50
<i>Erodium cicutarium</i>	partes aéreas y raíces	100		0.86	0.21	e			0.62	57.68
<i>Stipa icchu</i>	partes aéreas	100		0.27	0.01	b			0.84	23.66
	raíces	100		0.23	0.01	b			0.79	20.55
<i>Festuca dolichophylla</i>	partes aéreas	100		0.3	0.01	b			0.79	25.92
	raíces	100		0.16	0.01	a			0.75	14.79
<i>Baccharis incanum</i>	hojas	100		1.88	0.11	f			0.83	84.74
	tallos	100		0.66	0.02	d			0.87	48.31
	raíces	40.82	16.06	3.99	2.44		-0.12	0.22	0.42	32.52
<i>Parastrephia lepidophylla</i>	tallos	100		0.79	0.03	e			0.83	54.62

adecuado mediante un modelo exponencial doble. Las tasas de descomposición fluctuaron entre 0.16-1.88 por año y en el primer año la pérdida de masa fue del 15% para raíces de *Festuca dolichophylla* hasta 84% para hojas de *Baccharis incanum*. Las tasas de descomposición de las raíces fueron significativamente inferiores a las de las partes aéreas (ANOVA de un factor). Las gramíneas mostraron las tasas más bajas de descomposición. No se observó ninguna influencia de la duración del descanso.

Correlaciones y regresiones múltiples seriadas

Las correlaciones entre las tasas de descomposición (k) y la composición química inicial de la hojarasca fueron positivas ($P < 0.05$) para C y NS, mientras que fueron negativas

para CEL y C/N (Tabla 7). Las correlaciones con la pérdida de masa en el primer año (PM1) fueron positivas para N ($P < 0.05$) y NS ($P < 0.01$), y negativas para CEL ($P < 0.01$), C/N ($P < 0.01$) y LIG/N ($P < 0.05$). Sin embargo, NS no es independiente de HEM y CEL, porque son los componentes dominantes expresados como proporciones de la masa total. Cuando NS es elevada HEM y CEL son bajas y viceversa. El porcentaje de LIG fue siempre bajo, y poco afectado por las variaciones de los otros componentes. En el análisis seriado de la regresión múltiple (Tabla 8), los componentes correlacionados no fueron nunca probados juntos. Los modelos que incluían a las mismas variables fueron generalmente mejores para PM1 que para k . Los mejores modelos con dos variables incluyeron a C y LIG/N para k y PM1. La mejora de los modelos con tres variables se

Tabla 7: Correlaciones de Pearson entre las tasas de descomposición (k) o la pérdida de masa el primer año (PM1) y la composición química inicial de la hojarasca. Símbolos: * = P<0.05; ** = P<0.01; * = P<0.001.**

	k		PM1	
C	0.665	*	0.564	
N	0.570		0.675	*
NS	0.707	*	0.768	**
HEM	-0.578		-0.547	
CEL	-0.707	*	-0.747	**
LIG	-0.246		-0.407	
C/N	-0.654	*	-0.718	**
LIG/N	-0.504		-0.612	*
n	11		12	

debe a la adición de NS. Finalmente, se consiguió una otra mejora para estos modelos al añadir una cuarta variable:

$$k = -14.4 + 0.85N + 0.28C + 0.05CEL - 0.039LIG \quad R^2 = 0.831$$

$$ML1 = -386 + 41.9N + 9.4C - 23LIG - 1.0NS \quad R^2 = 0.925$$

La figura 5 muestra los valores de k y $PM1$ predichos por los modelos de cuatro variables (k -4b, $PM1$ -4b) comparados con los mismos valores obtenidos mediante el modelo exponencial. Ambas pendientes fueron levemente inferiores a 1 con una intercepción positiva, indicando sobreestimaciones para valores bajos y subestimaciones para valores elevados. Al excluir el valor k de las hojas de *Baccharis incarum*, para el cual la predicción parece ser subestimada, la intercepción se trasladó a casi 0, pero la pendiente aumentó a 1.2, lo que indica una sobreestimación del modelo.

Comparación entre tipos de material vegetal

Una ANOVA de un factor mostró que las tasas de descomposición k y la pérdida de masa

durante el primer año ($PM1$) de las hojas y tallos de arbustos y de *Erodium cicutarium* fueron mayores que las de gramíneas y raíces (Tabla 9). A pesar de una descomposición de raíces más lenta que la de gramíneas, las diferencias no fueron significativas.

Discusión

Efecto de la forma vital

La base de datos cubrió un amplio rango de variación de calidad de hojarasca, incluyendo arbustos perennes, una dicotiledónea herbácea y gramíneas con sus diferentes órganos: hojas o partes aéreas, tallos y raíces. Los arbustos y la dicotiledónea herbácea mostraron un elevado contenido en N y un bajo contenido en LIG, los partes aéreas de gramíneas un bajo contenido en NS y LIG, mientras que las raíces un elevado contenido en LIG. Los cocientes C/N y LIG/N – que a menudo son considerados buenos predictores de la tasa de descomposición (Aber & Melillo 1982, Pérez-Harguindeguy et al. 2000) – cubrieron un rango homogéneo de 22-103 y 3-41, respectivamente. Por el contrario, el rango de variación de N,

Tabla 8: Resultados de regresiones múltiples para predecir la tasa de descomposición (k) y la pérdida de masa durante el primer año (PM1) por los modelos de descomposición de 4 variables que utilizan las variables de calidad inicial de la hojarasca.

Modelo	n	R ²	B0	B1	X1	B2	X2	B3	X3	B4	X4
Tasa de descomposición											
k-1a	11	0.428	1.554	- 0.0151	C/N						
k-1b	11	0.443	- 4.538	0.107	C						
k-1c	11	0.5	0.0543	0.015	NS						
k-2a	11	0.502	0.109	0.0149	NS	- 0.0038	LIG				
k-2b	11	0.519	0.234	0.0132	NS	- 0.00677	LIG/N				
k-2c	11	0.547	0.667	0.0105	NS	- 0.0071	C/N				
k-2d	11	0.564	- 2.428	0.056	C	0.010	NS				
k-2e	11	0.639	- 4.25	0.474	N	0.093	C				
k-2f	11	0.659	- 5.255	0.131	C	- 0.036	LIG				
k-2g	11	0.683	- 4.137	0.106	C	- 0.021	LIG/N				
k-3	11	0.683	- 4.234	0.108	C	- 0.021	LIG/N	- 0.00052	NS		
k-4a	11	0.811	- 9.707	0.907	N	0.227	C	- 0.0233	NS	- 0.0445	LIG
k-4b	11	0.831	- 14.454	0.852	N	0.279	C	0.0497	CEL	- 0.0387	LIG
Pérdida de masa durante el primer año											
PM1-1a	12	0.456	15.5	29.181	N						
PM1-1b	12	0.515	80.5	- 0.611	C/N						
PM1-1c	12	0.558	76.268	- 1.228	CEL						
PM1-1d	12	0.59	15.001	0.704	NS						
PM1-2a	12	0.689	- 139.879	26.266	N	3.266	C				
PM1-2b	12	0.781	- 148.3	4.299	C	- 1.021	LIG/N				
PM1-3	12	0.781	- 140.2	4.086	C	- 0.981	LIG/N	0.0419	NS		
PM1-4a	12	0.896	- 460.374	33.027	N	9.389	C	- 1.897	LIG	1.476	CEL
PM1-4b	12	0.925	- 385.953	41.876	N	9.424	C	- 2.2790	LIG	- 0.9980	NS

NS y CEL fue discontinuo. La especie que se diferenciaron netamente de las demás fue *Erodium cicutarium*, con un muy alto contenido en N (2.1%) y que mostró la descomposición más rápida, después de las hojas de *Baccharis incarum*. Sin embargo, el contenido de N por sí solo no se correlacionó significativamente con la tasa de descomposición. NS y CEL diferenciaron a arbustos y a la dicotiledónea herbácea de las gramíneas y raíces. En este caso, la proporción C/N fue un mejor predictor que LIG/N. En un desierto de Norteamérica, Schaefer et al. (1985) también mostraron que LIG/N fue un mal predictor de la descomposición.

Algunos autores han mostrado que las diferencias en la calidad de hojarasca de las especies se relacionan con la forma vital. Como hemos mostrado en este trabajo, hay una relación entre forma vital y tasa de descomposición: las especies con una misma forma vital tienen una tasa de descomposición similar, en tanto que especies con formas vitales distintas tienen tasas de descomposición muy distintas. Hemos visto que las hojas y tallos de arbustos y la dicotiledónea herbácea se descomponen más rápidamente que las partes aéreas de gramíneas. Esto contradice a Shaw & Harte (2001), quienes reportaron una tasa de reducción similar para las gramíneas y hojarasca

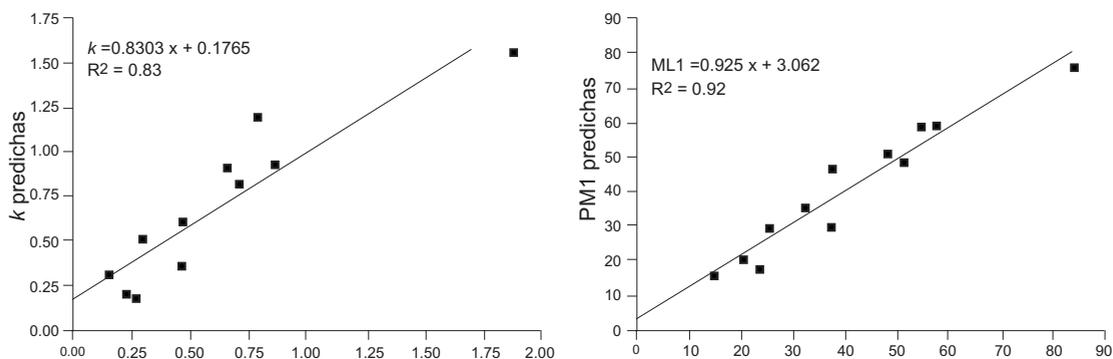


Fig. 5: Comparación de las k predichas vs. ajustadas y pérdidas de masa en un año (PM1) predichas vs calculadas. Para k y PM1, los valores predichos se obtuvieron usando el modelo de cuatro variables.

Tabla 9: Tasa de descomposición (k) y pérdida de masa durante el primer año (PM1) de los diferentes tipos de material vegetal

Tipos de material vegetal	k		PM1	
Arbustos y dicotiledónea herbácea	1.048	a	61.339	a
Gramíneas	0.437	b	34.467	b
Raíces	0.287	b	26.338	b

de arbustos, así como a Hobbie (1996), quien observó en la tundra de Alaska una tasa de descomposición mayor para gramíneas que para arbustos caducifolios. En Shaw & Harte (2001), la gramínea *Festuca thurberi* tenía un alto contenido en lignina (34%) y una alta proporción LIG/N (34), que explican la baja tasa de descomposición comparada con la observada por Hobbie (1996), que obtuvo para *Carex bigelowii* un contenido de lignina de 12.36% y de LIG/N de 20. También Trofymow et al. (2002) encontraron que la gramínea *Festuca halli* se descompone más rápido que varias hojarascas de planifolios o de coníferas. Sin embargo, Cornelissen (1996), en un análisis

sobre las tasas de descomposición de varias especies, mostró que las gramíneas se descomponen más lentamente que los arbustos caducifolios y más rápidamente que los arbustos perennes.

En nuestro estudio, las partes aéreas de gramíneas fueron los materiales más recalcitrantes, pese a su bajo contenido en lignina (3-9%) y su bajo cociente LIG/N (3-15). Por lo tanto, su recalcitrancia no puede ser atribuida a contenidos en lignina o N. Tal vez su baja proporción de compuestos lábiles como NS y sus consecuentes contenidos altos en HEM y CEL – que son comparativamente más recalcitrantes – pueden explicar su resistencia

a la descomposición, superior a la de los otros materiales vegetales estudiados. La baja tasa de descomposición de *Stipa ichu* y *Festuca dolichophylla* puede ser atribuida a que el material vegetal fue obtenido de matas secas, que pueden haber pasado una larga etapa de senescencia. En tales condiciones, pueden haber sufrido importantes pérdidas de aminoácidos libres y carbohidratos solubles, por lixiviación (Marstop 1996). En cambio, *Chondrosium simplex* y *Aristida asplundii* fueron recolectados inmediatamente después de su senescencia. Este material vegetal queda verde muy poco tiempo y una parte se puede dispersar rápidamente con el viento, por lo que fue necesario obtenerlo lo más pronto posible después de su senescencia para poder contar con material suficiente para el experimento. Presentaron tasas de descomposición superiores a las de las dos especies previamente mencionadas de gramíneas, si bien inferiores a las de las hojas y tallos de arbustos y a las de *Erodium cicutarium*.

La pérdida de masa de *Erodium cicutarium*, así como de hojas y tallos de arbustos, alcanzó el 60% después de un año de incubación. Es un valor muy alto si se considera el clima frío y el efecto de una estación seca muy marcada. La elevada tasa de descomposición de *Erodium cicutarium* se explica fácilmente por su elevado contenido inicial de N y NS. La rápida descomposición de la hojarasca de arbustos fue más sorprendente, porque considerábamos a este material como similar a la hojarasca de árboles, que a menudo se descompone lentamente. Sin embargo, al igual que *Erodium cicutarium*, muestran altos contenidos en N y NS, que son factores estimulantes de la descomposición. El contenido de C es también notable. En general, el contenido de C en la materia orgánica vegetal varía en torno al 47%. Para estos materiales vegetales, el contenido en C excedió al 50%. Como el contenido en lignina –polímero rico en C– fue bajo, debemos suponer que los compuestos ricos en C se hallan en la fracción NS; si son compuestos lábiles, podrían

contribuir a explicar la alta tasa de descomposición de este material.

Descomposición de las raíces

Las raíces fueron inicialmente más ricas en lignina que su hojarasca correspondiente (19.6 ± 4.1 y $8.5 \pm 2.6\%$, respectivamente, prueba *t* bilateral pareada, $P=0.011$). Fueron obtenidas sin distinguir las raíces muertas de las vivas y fueron enterradas a 10 cm de profundidad. Por lo tanto, su descomposición pudo ser afectada por su calidad inicial, por factores climáticos y por el medio ambiente microbiano. Gill & Burke (2002) estudiaron en zonas templadas de Norteamérica la descomposición de raíces de la gramínea perenne en matas *Bouteloua gracilis*, a profundidades de 10, 40, 70 y 100 cm. Observaron que la tasa de descomposición de raíces fue aproximadamente 50% más lenta a 1 m que a 10 cm; la pérdida de masa disminuyó linealmente con la profundidad. Estos autores atribuyen esa disminución a condiciones climáticas y especialmente a la reducción de la humedad disponible con la profundidad. Sin embargo, en condiciones mediterráneas, Rovira & Vallejo (1997, 2000) al incubar material vegetal a 5, 20 y 40 cm mostraron que las tasas de descomposición aumentan de 5 a 20 cm, mientras que Schaefer et al. (1985), en un desierto norteamericano, observaron que las especies de hojarasca tuvieron una pérdida de masa más elevada en la superficie que aquellas similares que fueron enterradas. En este último estudio, el material vegetal enterrado difería en calidad de la hojarasca de la superficie, ya que correspondía a raíces de las especies incubadas en la superficie. El efecto de la calidad de la hojarasca se añadió al efecto climático. Sin embargo, incluso si la tasa de descomposición y la pérdida de masa durante el primer año de las raíces fueran más bajas que sus correspondientes en la superficie, la diferencia no fue significativa. El efecto del clima puede haber compensado el de las diferentes calidades del material incubado.

Conclusiones

La hipótesis inicial de este trabajo era que el contenido de LIG de las hojas es mayor en descanso largo, y que ello puede ser atribuido a la presencia de especies leñosas. En consecuencia, dado que los materiales ricos en LIG parecen tener una descomposición más lenta, se esperaba una tasa de descomposición menor en el descanso largo. Este no fue el caso. Observamos aquí que el principal factor determinante de la tasa de descomposición fue el contenido de compuestos no estructurales (NS) que probablemente incluyen una parte importante de las sustancias lábiles. Como las gramíneas se caracterizan por un muy bajo contenido en NS, compensado con un elevado contenido en HEM + CEL, mostraron una baja tasa de descomposición pese al hecho que su contenido en LIG fue bajo. Las raíces también se descompusieron lentamente. La fuente principal para la acumulación de MOS debería ser atribuida a los sistemas radiculares y a las gramíneas, especialmente *Stipa ichu* y *Festuca dolichophylla*, que mostraron las tasas de descomposición más bajas. Proponemos la hipótesis que la recuperación de la fertilidad del suelo en los períodos de descanso se debe a dos hechos simultáneos: (1) la presencia de hojarasca rica en N (*Baccharis incarum*, *Parastrephia lepidophylla*), que liberaría nutrientes en abundancia debido a su rápida descomposición, y (2) la presencia de hojarasca y raíces de gramíneas pobres en N, de descomposición lenta, que contribuirían a la recuperación del stock de materia orgánica.

Agradecimientos

Agradecemos la colaboración de Bruno Buatois (CEFE, CNRS, Francia) y a Claudio Rosales (Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia), asistentes técnicos en Francia y Bolivia para este estudio. También agradecemos a Klaas Metselaar (PRI, Wageningen, Holanda) el habernos facilitado el modelo Sahel para la

estimación PET y a Monica Moraes (Editora de la revista Ecología en Bolivia, Instituto de Ecología) y Pere Rovira (Universidad de Barcelona) por la traducción del texto al castellano. Este trabajo fue realizado en el marco del programa TROPANDES titulado 'Fertility management in the tropical Andean mountains: agroecological bases for a sustainable fallow agriculture' financiado por la Unión Europea (INCO-DCXII ERBIC18CT98-0263).

Referencias

- Aber, J. & J. Melillo. 1982. Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. *Canadian Journal of Botany* 60: 2263-2269.
- Cornelissen, J. H. C. 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *Journal of Ecology* 84: 573-582.
- Coûteaux, M. M., K. B. McTiernan, B. Berg, D. Szuberla, P. Dardenne & P. Bottner. 1998. Chemical composition and carbon mineralisation potential of Scots pine needles at different stages of decomposition. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 583-595.
- D'heer, B. G., J. L. De Boever, J. M. Vanacker & C. V. Boucqué. 2000. The filter bag versus the conventional filtration technique for the determination of crude fibre and Van Soest cell wall constituents. *Journal of Animal and Feed Sciences* 9: 513-526.
- Gill, R. A. & I. C. Burke. 2002. Influence of soil depth on the decomposition of *Bouteloua gracilis* roots in the shortgrass steppe. *Plant and Soil* 241: 233-242.
- Hobbie, S. E. 1996. Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs* 66: 503-522.
- Marstop, H. 1996. Influence of carbohydrates, free amino acids, and protein content on

- decomposition of *Lolium multiflorum* shoots. *Biology and Fertility of Soils* 21: 257-263.
- Kurz-Besson, C. 2000. Décomposition de litières de pin (*Pinus sylvestris*, *P. halepensis*, et *P. pinaster*) dans un transect climatique européen: rôle de la qualité des litières et du climat. PhD Thesis, Universidad de Paris XI, Orsay. 280 p.
- McTiernan, K. B. 1998. The effect of climate on the decomposition of chemical constituents of tree litters. PhD, Universidad de Lancaster, Lancaster. 175 p.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Diaz, J. H. C. Cornelissen, F. Vendramini, M. Cabido & A. Castellanos. 2000. Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* 218: 21-30.
- Rovira, P. & V. R. Vallejo. 1997. Organic carbon and nitrogen mineralization under mediterranean climatic conditions: the effects of incubation depth. *Soil Biology & Biochemistry* 29-4: 1509-1520.
- Rovira, P. & V. R. Vallejo. 2000. Decomposition of *Medicago sativa* debris incubated at different depths under Mediterranean climate. *Arid Soil Research and Rehabilitation* 14: 265-280.
- Schaefer, D., Y. Steinberger & W. G. Whitford. 1985. The failure of nitrogen and lignin control of decomposition in a North American desert. *Oecologia* 65: 382-386.
- Shaw, M. R. & J. Harte. 2001. Control of litter decomposition in a subalpine meadow-sagebrush steppe ecotone under climate change. *Ecological Applications* 11: 1206-1223.
- Tiessen, H., E. Sampaio & I. H. Salcedo. 2001. Organic matter turnover and management in low input agriculture of NE Brazil. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 61: 99-103.
- Trofymow, J. A., T. R. Moore, B. Titus, C. Prescott, I. Morrison, M. Siltanen, S. Smith, J. Fyles, R. Wein, T. C. Camir, L. Duschene, L. Kozak, M. Kranabetter & S. Visser. 2002. Rates of litter decomposition over 6 years in Canadian forests: influence of litter quality and climate. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 789-804.
- van Soest, P. J. & J. B. Robertson. 1985. Analysis of forage and fibrous foods: A laboratory manual for animal science. Cornell University Pub., Ithaca. 613 p.
- Weisbach, C., H. Tiessen & J. J. Jimenez Osornio. 2002. Soil fertility during shifting cultivation in the tropical Karst soils of Yucatán. *Agronomie* 22: 253-263.
- Wezel, A. & J. Haigis. 2002. Fallow cultivation system and farmers' resource management in Niger, West Africa. *Land Degradation and Development* 13: 221-231.

Efecto del descanso agrícola sobre la microbiota del suelo (Patarani - Altiplano Central boliviano)

Fallow effect on soil microbial population (Patarani – Bolivian central Altiplano)

Ruth Sivila de Cary¹ & Wilma Angulo²

¹Instituto de Ecología, Casilla 10077 - Correo Central, La Paz, Bolivia.

email: rsivila@caryglobal.com, Autor de correspondencia

²email: wilmangulo@entelnet.bo

Resumen

En la comunidad de Patarani del Altiplano Central boliviano (3.400-4.000 m) donde se mantiene un descanso largo después de tres años de cultivo, se estudió la población microbiana del suelo en descanso durante tres años. En este trabajo se analiza el suelo en parcelas con diferentes tiempos de descanso: etapa inicial (1-4 años), intermedia (5-9 años) y etapa tardía del descanso (10-20 años). Los análisis microbianos realizados fueron: la biomasa microbiana (N) por el método de fumigación-extracción; el conteo de viables en medios sólidos de bacterias, hongos, actinomicetos, acidófilos y esporulados así como en medios líquidos por el método del número más probable (NMP), la población total microbiana, amilolíticos y proteolíticos. También formó parte del análisis el número de esporas de micorrizas arbusculares, el análisis químico del suelo y la actividad microbiana expresada como actividad amilolítica y proteolítica determinada por el índice de dilución media. Los resultados muestran en la mayoría de la microbiota una clara tendencia al incremento con los años del descanso en el sentido etapa inicial < intermedia < final. Por el contrario, los organismos acidófilos y amilolíticos disminuyen en el sentido etapa inicial > intermedia > final. El análisis químico del suelo muestra que la mayoría de los valores se incrementan al final del descanso con valores altos para el C%, N total y el CIC (intercambio catiónico). Entre los microorganismos el mejor parámetro que se relaciona con la duración del descanso del suelo es el número de esporas de micorrizas arbusculares ($R_s = 0.83$).

Palabras clave: Microbiota del suelo, descanso largo, Altiplano boliviano, micorrizas.

Abstract

In the central high plateau of Bolivia (called central Altiplano) (3,800-4,000 m asl.) and the Patarani's community where a long fallow is applied after crop during three years, we studied the microbial population of fallow soils during three years. In this work we analysed soils in plots with different fallow stages: initial (1-4 years), intermediate (5-9 years) and late (10-20 years). The microbial analysis were the microbial biomass N (fumigation-extraction method) and counts on solid culture media of living forms of bacteria, fungi, actinomycetes, acidophiles, and sporulates, and in liquid media by the Most Probable Number (NMP) method counts of total microbial population, amylolytics, and proteolytics. The analyses were also performed for arbuscular mycorrhiza spores, chemical variables of the soil, and microbial activity expressed as amylolytic and proteolytic activities determined by the method of the index of mean dilution. The results on the microbiota show clear tendency to increase with fallow years, in the following direction: early stage < intermediate stage < final stage. Numbers of acidophiles and amylolytics decreased in

the opposite sense: early stage > intermediate stage > final stage. Soil analysis show that almost all the values increase in the final stage of the fallow, with high values found for C%, N total and CIC (exchangeable cations). The total of arbuscular mycorrhiza spores is the parameter that best reflects the fallow duration ($R \leq 0.83$).

Keywords: Soil microorganisms, long fallow, Bolivian Altiplano, mycorrhizae.

Introducción

La importancia de la composición e interacción de las poblaciones microbianas en el suelo es indiscutible. En gran medida, la fertilidad del suelo está controlada por las actividades biogeoquímicas de la microbiota que actúa como abastecedor potencial de nutrientes para las plantas. Las investigaciones pioneras sobre la microbiota del suelo en parcelas en descanso del Altiplano boliviano se restringieron a pocos grupos microbianos cuya presencia está influenciada por el efecto rizosférico y el manejo del cultivo anterior (Sivila & Hervé 1994).

Uno de los principales problemas de la actividad agrícola es la disminución de la fertilidad de los suelos cultivados. En la región altoandina un gran número de comunidades agrícolas que afrontan este problema practica un descanso largo del suelo. Actualmente se estudia el descanso agrícola del suelo, tratando de evidenciar factores físicos, químicos o biológicos que permitan explicar los mecanismos de recuperación de la fertilidad.

Las investigaciones sobre sistemas agrícolas con descanso largo en los Andes muestran que el tiempo se va acortando debido a diferentes causas y que el uso de fertilizantes químicos se va incrementando. Estos factores repercuten negativamente en la disposición de nutrientes para la vegetación y aceleran el deterioro de los ecosistemas como lo indican Sarmiento et al. (1993) y Kraft (1994).

La comunidad altiplánica del presente estudio, Patarani, es un ejemplo del manejo tradicional de la agricultura campesina basado en la ausencia de fertilizantes químicos y un descanso largo y pastoreado por más de 10 años. Esta situación permitió monitorear *in situ*

por tres años consecutivos el suelo de las parcelas en descanso.

Se analizó en el presente estudio la población microbiana edáfica a partir de la hipótesis de que existe en el suelo un enriquecimiento paulatino de algunos grupos de microorganismos que se relacionan con el descanso y considerando que la microbiota se desempeña como un reservorio de nutrientes encargado de regenerar la fertilidad del suelo (Marumoto et al. 1982, Insam & Domsch 1988, Reyes & Vargas 1999). Por todo lo anterior, la presente investigación tuvo por objetivo evaluar en forma cualitativa y cuantitativa la dinámica de algunos componentes de la microbiota del suelo durante tres años consecutivos en parcelas agrícolas en descanso de la región de Patarani.

Área de estudio

El Altiplano boliviano, situado en medio de las cordilleras Oriental y Occidental, es una extensa planicie descrita como una importante región ecológica. Se distingue dentro de esta región ecológica al Altiplano semihúmedo, semiárido y árido (Montes de Oca 1997). La zona de estudio pertenece al Altiplano semiárido (Altiplano Central), el ámbito topográfico corresponde a serranías y mesetas de material coluvial con intrusiones volcánicas. El clima es oligotérmico con temperaturas medias anuales entre de 8-11°C y grandes amplitudes térmicas entre el día y la noche, la precipitación media anual es de 400 mm (Camacho 2001).

La región de estudio se caracteriza por presentar una estación relativamente seca entre abril y noviembre y una estación húmeda de diciembre a marzo. La vegetación típica se caracteriza por los arbustos resinosos de tola

(*Baccharis incarum*) y *Parastrephia lepidophylla*, un pequeño arbusto espinoso (*Tetraglochin cristatum*) y gramíneas en macollo (*Stipa ichu* y *Festuca dolichophylla*). De acuerdo a Salm (1983), los suelos del Altiplano son en general muy poco desarrollados y pobres de horizontes orgánicos con textura arena franca y franco arenosa; el pH del suelo de neutro a moderadamente ácido, el porcentaje de carbono orgánico es bajo y no excede al 2%.

Las parcelas estudiadas se encuentran en la comunidad de Patarani, provincia Aroma del departamento de La Paz en las coordenadas 17° 6'S y 68° 05'W, a una altitud de 3.800 m. Las actividades productivas de la comunidad se basan en la agricultura de secano y en terrenos en descanso pastoreados por el ganado, principalmente vacuno y ovino. La agricultura en pequeña escala sigue un ciclo de rotación que empieza con papa (*Solanum tuberosum* ssp. *andigena*), luego con cebada (*Hordeum vulgare*) o quinua y generalmente termina con quinua (*Chenopodium quinoa*) o cebada. El tercer año las parcelas entran en descanso durante un periodo variable entre 5 y 20 años.

Métodos

Durante los tres años del estudio se analizó el suelo de las parcelas que se encontraban en diferentes años de descanso agrícola. La información sobre edad del descanso del suelo proviene de entrevistas con los campesinos propietarios de sus parcelas. Se catalogaron las parcelas como:

- Parcelas en etapa temprana de uno a cuatro años de descanso, caracterizadas por suelos mayormente desnudos y escasas especies vegetales, principalmente el pasto bandera (*Chondrosium simplex*), pasto reloj (*Erodium cicutarium*) y otras hierbas en su mayoría también anuales.
- Parcelas con cinco a nueve años de descanso - catalogadas como etapa intermedia - con baja cobertura vegetal,

mayormente de *Astragalus micranthellus* y *Erigeron lanceolatus*.

- Parcelas con 10 a 20 años que corresponden a la etapa tardía con abundante cobertura vegetal, principalmente arbustos de *Baccharis incarum*, *Parastrephia lepidophylla* y pastos, como *Stipa ichu*.

Todas las parcelas estudiadas tienen una superficie aproximada de 200 m² y la mayoría son colindantes o situadas a muy corta distancia una de la otra. Las parcelas autorizadas por la comunidad para el seguimiento y muestreo del suelo fueron siete (1, 2, 5, 7, 10, 15 y 20 años de descanso). Para el estudio de la microbiota del suelo se colectaron de cada parcela 12 submuestras de suelo en forma aleatoria para conformar una muestra compuesta en época seca y húmeda. Cada muestra fue colectada a una profundidad de 0-20 cm. A partir de la muestra compuesta, se realizaron todos los análisis y una porción fue destinada al laboratorio de Calidad Ambiental del Instituto de Ecología para el análisis químico respectivo.

Los análisis microbiológicos se realizaron en suelo homogenizado con tamiz de 2 mm. Una parte de la muestra tamizada fue separada para la determinación de humedad. En la valoración del nitrógeno de la biomasa microbiana (N-BMS) realizada por fumigación - extracción (Brookes et al. 1985), las muestras de suelo fueron almacenadas a 4°C por un tiempo no mayor a una semana. Para la fumigación, tres submuestras de 50 g de suelo fueron depositadas en un desecador de vidrio. Se aplicó vacío hasta observar claramente la evaporación del cloroformo y se dejó a temperatura ambiente durante 20 horas. El suelo fumigado fue transferido cuantitativamente a recipientes de 250 ml. Paralelamente, se prepararon otros tres recipientes con 50 g de suelo sin fumigar; a cada recipiente se agregó 150 ml 1N de K₂SO₄ y se agitaron durante 30 minutos y se centrifugó 15 minutos a 4.000 rpm. En el sobrenadante filtrado se cuantificó el nitrógeno total por

digestión y destilación, utilizando el método de Kjeldahl.

La determinación del número de microorganismos, expresadas como UFC (unidades formadoras de colonias) y NMP (número más probable), fue efectuada en medios sólidos y líquidos, respectivamente. La evaluación de la población microbiana de bacterias (B), actinomicetos (A), hongos (H), bacterias acidófilas (Ac) y esporuladas (Es) fue determinada en medios sólidos selectivos (Acea & Carballas 1987, Sivila & Hervé 1994). Una dilución decimal preparada a partir de 10 g de suelo en agua destilada estéril sirvió para inocular un conjunto de tres placas para cada dilución. El recuento de las UFC para los diferentes grupos microbianos ocurrió después de 5-15 días de incubación a 28° C.

En la evaluación de proteolíticos (Pr), amilolíticos (Am), población total microbiana (PT) y en el seguimiento de la actividad microbiana se utilizó medios de cultivo líquidos, enriquecidos con el substrato a examinarse, gelatina para proteolíticos y almidón para amilolíticos. Para calcular el número más probable (NMP) se aplicaron las tablas estadísticas de McCrady en tres tubos por dilución, siguiendo la técnica de tubos múltiples. Luego se obtuvo el valor de microorganismos presentes en la muestra por gramo de suelo sembrado, al cual se refiere posteriormente como gramo de suelo seco. Para obtener la curva de actividad proteolítica y amilolítica, cuya mayor o menor pendiente representa la actividad de un grupo funcional, se siguió progresivamente el metabolismo del substrato durante el periodo de incubación (15 días) y se representó gráficamente los días de lectura frente al índice de la dilución media límite, siguiendo la línea metodológica de Guerrero et al. (1982) y Acea & Carballas (1985, 1987).

Las esporas de micorrizas arbusculares (MA) fueron valoradas en 25 g de suelo fresco. Se colocó la muestra de suelo en un litro de agua y se agitó la suspensión varias veces. Después de la última agitación, se dejó

sedimentar las partículas pesadas durante algunos segundos y se decantó sobre una serie de tamices de diferente tamaño de abertura. Este proceso se repitió tres veces. Las fracciones de los tamices se pasaron separadamente a frascos para su posterior valoración en la caja de doncaster (Sieverding 1989).

Para determinar la diferencia entre las etapas del descanso se aplicó una ANOVA de una vía y se utilizó el test Tukey a nivel del 5% para identificar cuáles grupos eran significativamente diferentes entre sí. Se realizaron correlaciones simples entre los años de descanso y las variables microbianas. Se utilizó el paquete "Statistica 5".

Resultados

Agrupación de parcelas

En la tabla 1 se presenta la edad de las parcelas desde el inicio del estudio (1999) y durante el monitoreo de 2000 a 2001. En la última columna de la tabla se muestra la agrupación realizada a las parcelas conformando etapas. La etapa inicial definida por una duración del descanso comprendida entre 1-4 años incluye a las parcelas de 1-2 años que fueron monitoreadas hasta el final del estudio. Esta etapa del descanso es generalmente respetada por los agricultores de la comunidad en el sentido de no cultivar antes de los cuatro años del descanso. Las parcelas de la etapa intermedia del descanso (de 5 a 9 años) suelen ser utilizadas para reinicio del ciclo del cultivo cuando por presiones de diferente índole los agricultores deciden acortar el tiempo del descanso. Las parcelas mayores a 10 años son clasificadas como de etapa tardía del descanso; actualmente en Patarani son escasas las parcelas de esta categoría. Se evidenció también que no es común el descanso mayor a 20 años.

Suelo

Los valores relativos a la textura del suelo en las parcelas elegidas sugieren que sus suelos son típicos del Altiplano. Las parcelas con

Tabla 1: Clasificación y edad de las parcelas en descanso a lo largo del monitoreo de tres años. Abreviaciones: n = No muestreada.

Código de la parcela	Edad al muestreo 1999	Edad al muestreo 2000	Edad al muestreo 2001	Clasificación en etapas de descanso
RD1	1 año	2 años	3 años	Inicial
RD2	2 años	3 años	4 años	Inicial
CD5	5 años	6 años	7 años	Intermedia
CD7	7 años	8 años	9 años	Intermedia
CD10	10 años	11 años	12 años	Tardía
RD 9	n	n	11 años	Tardía
RD15	n	16 años	n	Tardía
CD20	20 años	21 años	n	Tardía

diferentes edades no tuvieron diferentes clases de textura (Tabla 2). Se considera importante que entre las parcelas no haya diferencias significativas en el contenido de arcilla, considerando el efecto de la arcilla en la adhesión microbiana y el intercambio catiónico (Burns 1979).

En algunos de los parámetros químicos examinados existen diferencias entre las etapas del descanso (Tabla 3). La tendencia al aumento en la etapa tardía del descanso se evidencia en: N, C, Na, K, Ca, Mg y CIC con valores significativos para algunos cationes disponibles y el carbono. El pH y la conductibilidad eléctrica aumentan entre las etapas de descanso, pero solamente el pH de manera significativa. El valor del P es oscilante y presenta una disminución no significativa en la etapa tardía del descanso.

Análisis de la microbiota

En la tabla 4 se observan los resultados promedio de los datos de los tres años del análisis microbiano, expresados en número de microorganismos por gramo de suelo seco para las tres épocas del descanso. Puede observarse que las poblaciones de bacterias, actinomicetos,

proteolíticos y población total microbiana fueron levemente afectadas por el tiempo de descanso. Los valores promedio aumentan progresivamente en el sentido etapa inicial < etapa intermedia < etapa tardía, el tiempo de descanso sólo afecta significativamente a los proteolíticos (ANOVA $P < 0.05$).

Por el contrario, las poblaciones de acidófilos y microorganismos amilolíticos se encuentran disminuidas en el sentido: etapa tardía > etapa intermedia > etapa inicial. Los acidófilos experimentan una disminución significativa ($P < 0.058$) en la etapa tardía del descanso. La población de hongos es muy variable en las tres épocas, lo que se atribuye a las limitaciones de la técnica del recuento en placa para este grupo en particular. En los esporulados tampoco se observan tendencias claras.

En la tabla 5 se presentan los resultados de la biomasa microbiana (N-BMS), expresada como mg N Kg⁻¹ de suelo seco. Existe una diferencia significativa de incremento de la biomasa microbiana en la etapa tardía con respecto a la etapa intermedia del descanso ($P < 0.02$). De la misma manera, el recuento de esporas de micorrizas arbusculares por gramo de suelo seco (Tabla 5) demuestra un incremento más notable en la etapa tardía con valores muy

Tabla 2: Textura del suelo entre 0 y 20 cm de profundidad en parcelas en descanso Patarani - Altiplano Central, datos generados por el Laboratorio de Calidad Ambiental - Instituto de Ecología.

Edad de parcelas en descanso	Arena %	Limo %	Arcilla %	Clase textural
1 año	56.7	29.7	13.6	Franco arenoso
2 años	56.7	29.7	13.6	Franco arenoso
5 años	76.8	14.6	8.6	Franco arenoso
7 años	76.8	14.6	8.6	Franco arenoso
10 años	53.8	38.0	8.2	Franco arenoso
11 años	65.1	24.4	10.5	Franco arenoso
16 años	62.9	29.3	7.8	Arenoso franco
20 años	53.8	38.0	8.2	Franco arenoso

altos en las parcelas mayores a 10 años de descanso. El test de Tukey nos revela que existe diferencia significativa entre las tres épocas del descanso ($P < 0.00001$).

Con los resultados promedio de las variables microbianas que presentan diferencias significativas se graficó la tendencia sucesional de la biomasa microbiana, acidófilos proteolíticos y micorrizas arbusculares (Figura 1). Solo en el caso de las micorrizas arbusculares, el valor de R^2 (0.83) refleja una tendencia clara al aumento a lo largo del descanso.

Analizando las curvas de actividad microbiana, se observa que la actividad proteolítica (Figura 2) es más intensa en la etapa tardía del descanso agrícola que en la etapa inicial; en tanto que la actividad amilolítica (Figura 3) es mayor en la etapa intermedia e inicial y menor en la etapa final del descanso del suelo.

Discusión

Los suelos del Altiplano Central boliviano en general son suelos deteriorados y con escasa acumulación de humus que repercute en su

bajo contenido de nutrientes (Salm 1983). Adicionalmente, la agricultura está restringida a tres años de cultivos sucesivos, como es el caso en Patarani. La recuperación de la fertilidad es una de las razones porque las parcelas agrícolas sean sometidas a largos periodos de descanso. Analizando el suelo de las parcelas en rotación ya fue posible detectar una evidente disminución de la microbiota a partir del segundo cultivo de la rotación (Sivila 1994). Sivila & Hervé (2001) demostraron en la misma zona altiplánica que en los primeros años del descanso, el suelo agotado presentaba muy baja población microbiana.

Otros estudios en diferentes sistemas agrícolas no han detectado cambios significativos en los componentes químicos del suelo que expliquen la pérdida de la fertilidad y su recuperación progresiva durante el periodo de descanso (Llambi & Sarmiento 1998, Hervé 1994, Aranguren & Monasterio 1997), posiblemente debido a la heterogeneidad espacial de las parcelas comparadas.

Considerando que los microorganismos del suelo llegan a constituir un reservorio lábil de elementos nutritivos y representan un agente

Tabla 3: Valores promedio de los parámetros químicos en diferentes etapas sucesionales de descanso en las parcelas agrícolas de Patarani – Altiplano Central boliviano. Símbolos y abreviaciones: d = desviación estándar, *p < 0.10; letras diferentes (a, b) indican diferencias significativas entre etapas según test de Tuckey.

Etapa	pH Agua 1:2,5	Cond. Elect μS/cm	N <— %— >	C <— >	P mg/kg	Na <— >	K <— >	Ca —meq / >	Mg 100 g—	Acidez. interc <— >	CIC <— >
Inicial	6.5 a δ 0.26	39.67 δ 11.5	0.058 δ 0.004	0.39 a δ 0.059	9.07 δ 1.44	0.398 a δ 0.096	0.488 a δ 0.115	7.76 a δ 4.83	1.444 ab δ 0.143	0.11 d 0.09	7.03 δ 2.08
Intermedia	6.8 a δ 0.2	44.25 δ 24.01	0.044 δ 0.005	0.30 a δ 0.065	11.55 δ 5.53	0.513 a δ 0.271	0.925 a δ 0.179	2.80 ab δ 0.95	1.102 a δ 0.318	0.16 δ 0.09	4.63 δ 1.28
Tardía	7.88 b δ 0.97	171.25 δ 143.7	0.163 δ 0.161	0.79 b δ 0.23	7.38 δ 1.42	1.375 b δ 0.804	1.16 b δ 0.459	11.49 b δ 8.18	2.172 b δ 0.838	0.11 δ 0.09	12.48 δ 7.74
ANOVA	ρ=0.021	ρ=0.1311	ρ=0.1081	ρ=0.0001	ρ=0.1531	ρ=0.011	ρ=0.008	ρ=0.051	ρ=0.013	ρ=0.743	ρ=0.131

Tabla 4: Población promedio de grupos microbianos en diferentes etapas sucesionales del descanso en parcelas agrícolas de Patarani – Altiplano central boliviano. Símbolos y abreviaciones: d = desviación estándar, *p < 0.10; letras diferentes (a, b) indican diferencias significativas entre etapas según test de Tuckey.

Etapa sucesional	Bacterias (B) *10 ⁶	Hongos (H) *10 ⁴	Actinomicetos (A) *10 ⁵	Esporulados (Es) *10 ⁴	Acidófilos (Ac) *10 ⁴	Pob.Total (PT) *10 ⁶	Amilolític. (Am) *10 ⁵	Proteolític. (Pr) *10 ⁵
	< ————— Número de viables por gramo de suelo seco ————— >							
Inicial	8.6 δ ± 3.53	21.11 δ ± 9.65	4.35 δ ± 4.04	192.6 δ ± 258.4	152.16 δ ± 106.48 a	20.44 δ ± 11.34	13.59 d ± 10.4	26.2 d ± 6.27 a
Intermedia	9.1 δ ± 4.96	26.78 δ ± 31.35	4.39 δ ± 2.39	73 δ ± 102.1	138.42 δ ± 80.71 a	20 δ ± 5.62	12.65 δ ± 17.35	28.03 d ± 16.0 a
Tardía	11.62 δ ± 5.72	8.11 δ ± 4.65	8.11 δ ± 4.56	79.5 δ ± 71.3	43.4 δ ± 22.39 b	30.33 δ ± 13.5	10.3 δ ± 9.64	54.1 d ± 28.39 b
ANOVA	ρ = 0.5512	ρ = 0.3928	ρ = 0.3325	ρ = 0.4315	ρ = 0.058	ρ = 0.2074	ρ = 0.9103	ρ = 0.0545

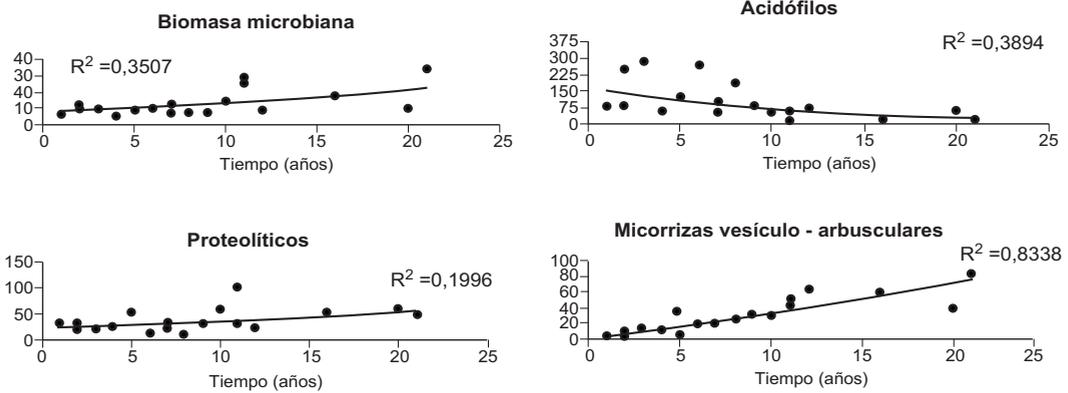


Fig. 1: Tendencias sucesionales de los microorganismos del suelo en parcelas en descanso (Patarani).

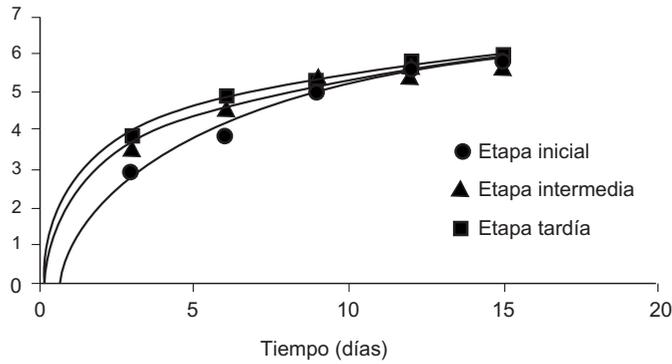


Fig 2: Comportamiento de la curva de actividad proteolítica en tres etapas del descanso (Patarani).

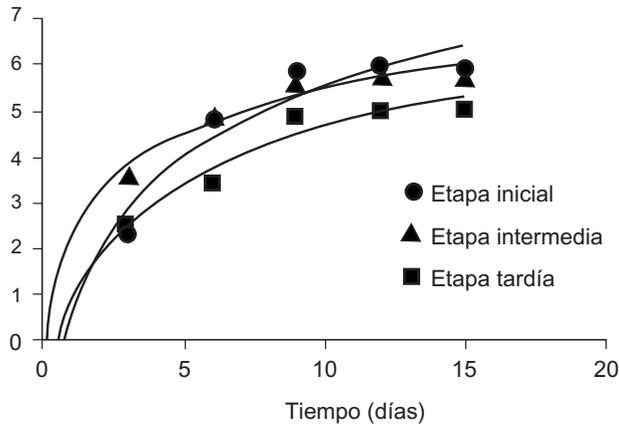


Fig 3: Curva de actividad amilolítica en tres etapas del descanso del suelo (Patarani)

Tabla 5: Valores de biomasa microbiana del suelo y esporas de micorrizas arbusculares en terrenos en descanso de Patarani. Símbolos y abreviaciones: δ = desviación estándar; ** $p < 0.05$; * $p < 0.001$; letras diferentes (a, b, c) indican diferencias significativas según Tuckey.**

Etapa sucesional del descanso	Biomasa microbiana Mg N / kg	Micorrizas arbusculares No esporas / g
Inicial	8.68 δ 2.81 a	6.97 $\delta \pm 4.35$ a
Intermedia	9.15 $\delta \pm 1.75$ a	19.96 $\delta \pm 9.34$ b
Tardía	17.9 $\delta \pm 8.26$ b	47.34 $\delta \pm 11.75$ c
ANOVA	$\rho = 0.016$ **	$\rho = 0.00001$ ***

decisivo de la fertilidad del suelo, en el presente estudio se examina, además de la parte química, a diferentes grupos de microorganismos. Se realizó un muestreo diacrónico, siguiendo la evolución de las siete parcelas durante tres años consecutivos y se analizó la microbiota y los elementos químicos dos veces por año (época seca y húmeda). Contrariamente a estudios arriba indicados, el grupo tardío se diferencia de los grupos tempranos y medios para la mayoría de los parámetros químicos del suelo (Tabla 5). De la misma manera, se presenta un incremento en algunos grupos de los microorganismos examinados.

Al considerar al grupo de microorganismos mayormente analizados en el suelo como indicadores de la microbiota edáfica (bacterias, hongos y actinomicetos), la tabla 4 indica que el número de propágulos viables por gramo de suelo seco se sitúa para bacterias alrededor de 10^6 , para hongos 10^4 y para actinomicetos 10^5 , asemejando los resultados obtenidos en otros estudios (Guerrero et al. 1982, Acea & Carballas 1985, Cattelan & Vidor 1990). Entre este grupo de microorganismos, no es significativo el incremento relativo en bacterias y actinomicetos observado al final del descanso.

Al analizar un espectro más amplio de microorganismos es posible encontrar entre ellos un grupo que indique una recuperación de la fertilidad por efecto del descanso. De los grupos microbianos examinados, los proteolíticos, la biomasa microbiana y las esporas de micorrizas arbusculares (Tablas 4 y 5) muestran una tendencia significativa al aumento progresivo de su población entre las tres etapas del descanso. Estudios sobre biomasa microbiana y micorrizas arbusculares muestran que son los mejor relacionados con el descanso del suelo (Montilla et al. 1992, Sivila & Hervé 1994, Llambi & Sarmiento 1999, Sarmiento & Bottner 2002). Las bacterias acidófilas experimentan una disminución significativa ($P < 0.058$) en la etapa final del descanso (Tabla 3, Fig.1) influida por la elevación del pH del suelo (Tabla 5), puesto que este grupo es más sensible al efecto del pH que el resto.

La baja disponibilidad de nutrientes en la etapa temprana del descanso sugiere que una buena parte de la población microbiana esté constituida por formas inactivas, como lo demuestra el alto recuento de esporulados al inicio del descanso (Tabla 4).

La variable que presentó mayor correlación positiva con el tiempo de descanso fue el recuento de esporas de micorrizas arbusculares (Figura 1, tabla 4). Esta correlación (0.83) estaría relacionada con la vegetación nativa que se va instalando a lo largo de la sucesión, acumulándose en el suelo una riqueza radicular cuyo efecto rizosférico favorecería a la simbiosis micorrícica. Este supuesto está respaldado por diversos estudios que demuestran un incremento gradual de hongos micorrizógenos con la cobertura vegetal durante la sucesión (Janos 1980, Michelsen & Rosendsh 1989, Montilla et al. 1992, Angulo 1997). Probablemente a partir de una densa colonización de raíces con hongos micorrícicos arbusculares resultarían cambios en los exudados radiculares, que sirven como fuente de energía y de nutrientes para los microorganismos (Ames et al. 1984, Meyer & Linderman 1986, Puppi et al. 1994). Además, con este crecimiento del número de esporas de micorrizas arbusculares, se está recuperando una población microbiana a lo largo del descanso, considerando que en las esporas de diversas especies de hongos micorrícicos arbusculares ha sido confirmada la presencia de un gran número de bacterias (Tillak et al. 1989, Vancura et al. 1989). Estas "bacteria like organism" (BLO'S) como las denominan Macdonald & Chandler (1981) y Paula et al. (1993) parecen estar presentes en la superficie y dentro las paredes de las esporas. Poco se conoce sobre la identidad y funciones de esos organismos que estarían enriqueciendo el suelo con bacterias que tengan diversas funciones.

La riqueza microbiana de un suelo se mide también por su mayor o menor actividad enzimática (Guerrero et al 1982, Acea & Carballas 1985). En este estudio se analizó la actividad proteolítica y amilolítica de los suelos. El aumento significativo de la población proteolítica en la etapa final (Tabla 3) y el comportamiento de la actividad proteolítica potencial más elevada en la última etapa del descanso (Figura 2), parecen indicar que en los

terrenos con más de 10 años de descanso los microorganismos proteolíticos se encontrarían ecológicamente más estabilizados. Con los años de descanso va creciendo la contribución de residuos para la biodegradación proteolítica en compuestos ricos en proteínas provenientes de la microfauna, microbiota, entre otros. En tanto que la actividad amilolítica potencial (Figura 3) muestra ser algo más pronunciada en las etapas inicial e intermedia; esto probablemente podría estar relacionado con los restos vegetales provenientes de la vegetación colonizadora del descanso que estimularía en los primeros años a la actividad amilolítica de los microorganismos del suelo.

Resumiendo el conjunto de los análisis químicos y microbiológicos del suelo, los resultados muestran que en la etapa temprana del descanso existe un bajo contenido de nutrientes y microbiota en general, que luego van aumentando en la etapa final del descanso. Esta tendencia respalda los resultados obtenidos en la comunidad altiplánica de Pumani vecina a Patarani (Hervé & Sivila 1997) que revelaron una mayor sensibilidad a la duración del descanso de los cationes intercambiables, la acidez del suelo y las esporas de micorrizas arbusculares.

Conclusiones

Los resultados de este estudio muestran la tendencia al incremento que presentan diversos factores del suelo después de más de 10 años de descanso y que podría contribuir a explicar la recuperación de la fertilidad. El aumento significativo de la biomasa microbiana y especialmente de las esporas de micorrizas arbusculares nos indica que la microbiota del suelo debería tomarse en cuenta cuando se evalúan la fertilidad y la calidad del suelo. Al analizar grupos diferentes de microorganismos - una ínfima parte de los microorganismos del suelo - se encuentran grupos que disminuyen a lo largo descanso porque se encuentran relacionados con las condiciones químicas del

suelo que evolucionan también con el descanso.

Es innegable que la eliminación y/o acortamiento del periodo de descanso en parcelas de Patarani acarrea el empobrecimiento del suelo en nutrimentos y en la composición de la microbiota que podrían afectar, a corto plazo, al deterioro del suelo. Por el comportamiento de las esporas de micorrizas arbusculares, se postula a este componente de la microbiota como un indicador de la recuperación de la fertilidad de los terrenos en descanso en el Altiplano.

Agradecimientos

Este estudio fue financiado por la Comunidad Europea, dentro del proyecto Tropandes. (INCO-DCN° IC18-CT98-0263). Agradecemos a la Dra. Lina Sarmiento, integrante del Proyecto Tropandes, por su colaboración incondicional.

Referencias

- Acea, M. J. & T. Carballas. 1985. First results of a study of the microbial population of humid zone granitic soils. *Anales de Edafol. y Agrobiol.* 44: 395-411.
- Acea, M. J. & T. Carballas. 1987. Distribución y variación estacional de la población microbiana de un suelo húmifero Atlántico. *Anales de Edafol. y Agrobiol.* 46: 285-300.
- Angulo, W. 1997. Relación simbiótica entre HMA - *Baccharis incarum* y su papel en la recuperación de los suelos del altiplano. Tesis de Grado, Universidad Mayor de San Andrés. La Paz. 118 p.
- Ames, R. N., C.P. Reid & E. R. Ingham. 1984. Rhizosphere bacterial population responses to root colonization by vesicular - arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.* 96: 555-563.
- Aranguren, A., Monasterio, M., 1997. Aspectos de la dinámica del N en parcelas con diferentes tiempos de descanso en el páramo de Gavidia (Andes Venezolanos). Pp 171-181. En: Liberman, M. & C. Baied (eds.). *Desarrollo Sostenible en Ecosistemas de Montaña: Manejo de Áreas Frágiles en los Andes.* Univ. de las Naciones Unidas, La Paz.
- Brookes, P. C., A. Landman, G. Pruden, & 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.
- Burns, R. G. 1979. Interaction of microorganisms, their substrates and their products with soil surfaces. pp. 109-138. En: D. C. Ellwood, J. N. Hedger, M. J. Lathaam, J. M. Linch, & J. H. Slater (eds). *Adhesion of Microorganism to Surfaces.* Academic Press, Londres.
- Camacho, M. 2001. La gestión del espacio y las prácticas de manejo del suelo en la región altiplánica de Bolivia: el caso de la comunidad de Patarani en la Provincia Aroma. Tesis de Magister Scientiae en Ecología y Conservación, Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 82 p.
- Cattelan, A.J., C. Vidor. 1990. Sistemas de cultivo y la población microbiana del suelo. *R. Bras. Ci. Solo, Campinas* 14: 125-132.
- Guerrero, M. C., J. M. Lozano Calle & C. Ramirez. 1982. Actividad de la microflora de tres humus representativos del centro de España. *Anal. Edaf. y Agrob.* 36: 1961-1973.
- Hervé, D. 1994. Respuestas de los componentes de la fertilidad del suelo a la duración del descanso. Pp. 154-169. En: D. Hervé, D. Genin & G. Rivière. (eds.). *Dinámicas del Descanso de la Tierra de los Andes.* IBTA- ORSTOM, La Paz.
- Hervé, D. & R. Sivila 1997. Efecto de la duración del descanso sobre la capacidad de producir en las tierras altas de Bolivia. 189-199. En: Liberman, M. & C. Baied (eds.). *Desarrollo Sostenible en*

- Ecosistemas de Montaña: Manejo de Áreas Frágiles en los Andes. Univ. de las Naciones Unidas, La Paz.
- Insam, H. & K. H. Domsch. 1988. Relationship between soil organic carbon and microbial biomass on a chronosequence of reclamation sites. *Microbial Ecology* 15: 177-188.
- Janos, D. P. 1980. Mycorrhizal influence tropical sucesion. *Biotropica* (Supl). 12: 56-64.
- Kraft, K. 1994. La intensificación agraria bajo el manejo comunal. Modificaciones del descanso rotativo en dos regiones andinas. pp. 305–319. En: Hervé, D., D. Genin & G. Riviere (eds.). *Dinámicas del Descanso de la Tierra de los Andes*. IBTA-ORSTOM, La Paz.
- Llambi, L. D. & L. Sarmiento. 1998. Biomasa y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotropicos* 11 (1): 1-14.
- Llambi, L. D. & L. Sarmiento. 1999. Ecosystem restoration during the long fallow periods in the traditional potato agriculture of the Venezuelan high Andes. Pp. 190-192. En: Price, M. (ed.). *Global Change in the Mountains*. The Parthenon Publishing Group, Nueva York.
- Macdonald, R. M. & M. R. Chandler. 1981. Bacterium like organelles in the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus caledonius*. *New Phytol.* 98 (2): 241-256.
- Marumoto, T., J. P. E. Anderson & K. H. Domsch. 1982. Mineralization of nutrients from soil microbial biomass. *Soil Biol. Biochem.* 14: 469–475.
- Meyer, J. R. & R. G. Linderman. 1986. Selective influence on populations of rhizosphere or rhizoplane bacteria and actinomycetes by mycorrhizae formed by *Glomus fasciculatum*. *Soil. Biochem.* 18 : 101–196.
- Michelsen, A. & I. Rosendsh. 1989. Propagule density of V. A. Mycorrhizae fungi in semi-arid bushland in Somalia. *Annal. Edafol. Environment* 29: 295–301.
- Montes de Oca, I. 1997. Geografía y recursos naturales de Bolivia. 3ra. ed. EDOBOL, La Paz. 614 p.
- Montilla, M., R. P. Herrera & M. Monasterio. 1992. Micorrizas vesículo–arbusculares que se encuentran en sucesión - regeneración en los Andes tropicales. *Suelo y Planta* 2 (1): 59-70.
- Paula, M. A., J. O. Siquiera & J. Dobereiner. 1993. Ocorrencia de fungus micorrízicos vesículo-arbuscular e bacterias diazotróficas na cultura de batata – doce. *R. Bras. Ci. Solo Campinas* 17: 349 – 356.
- Puppi, G., R. Azcón, & G. Hoflich. 1994. Management of positive interactions of arbuscular mycorrhizal fungi with essential groups of soil microorganisms. pp. 201–215. En: Gianinazzi, S. & H. Schuepp (eds.). *Impact of Arbuscular Mycorrhizae on Sustainable Agriculture and Natural Ecosystems*. Birkhäuser Verlag, Basel.
- Reyes, G. & E. Vargas. 1999. Leguminosas: calidad, mineralización y efecto sobre la biomasa microbiana del suelo. *Ciencia ergo Sum.* 5 (3): 305-311.
- Salm, H. 1983. Estudio preliminar de suelos del Altiplano Central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 4: 43-57.
- Sarmiento, L. & P. Bottner. 2002. Carbon and nitrogen dynamics in two soils with different fallow times in the high tropical Andes: indications for fertility restoration. *App. Soil Ecology* 19: 79-89.
- Sarmiento, L., M. Monasterio & M. Montilla. 1993. Ecological base, sustainability, and current trends in traditional agriculture in the Venezuelan High Andes. *Mountain Research and Development* 13 (2): 167-176.
- Sieverding, E. 1989. Manual de métodos para la investigación de la micorriza vesículo arbuscular en el laboratorio. CIAT, Cali. 116 p.

- Sivila, R. 1994. Comportamiento de la microflora del suelo bajo un sistema de rotación de cultivos en la región de Huaraco. Altiplano Central. Ecología en Bolivia 23: 33-47.
- Sivila, R. & D. Hervé 1994. El estado microbiológico del suelo, indicador de la restauración de la fertilidad. pp. 185-197. En: Hervé, D. , D. Genin & G. Riviere. (eds.). Dinámicas del Descanso de la Tierra de los Andes. IBTA- ORSTOM, La Paz.
- Sivila R. & D. Hervé. 2001 Análisis de la microbiota en suelos cultivados del Altiplano Central. Pp. 5-14. En: Memorias del Primer Congreso boliviano de la Ciencia del Suelo del 28-31 Julio 1999, La Paz.
- Tillak, V. B. R., C. Y. Ly & I. Ho. 1989. Occurrence of nitrogen-fixing *Azospirillum vesicular* arbuscular mycorrhizal fungi. Pl. Soil 116(2): 286-288.
- Vancura, V. M., O. Orozco, O. Gravova & Z. Prikryl. 1989. Properties of bacteria in the hyphosphere of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus. Agric. Ecosyst. Environment. 29: 421-427.

Modelización de la evolución de la materia orgánica en suelos en descanso (Altiplano seco boliviano)

Modelling the transformations of soil organic matter in fallow (dry Bolivian Altiplano)

**Pierre Bottner¹, Dominique Hervé², Ruben Callisaya³,
Klaas Metselaar⁴ & Marc Pansu²**

¹CEFE-CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, Francia,
email: bottner.pierre@wanadoo.fr

²IRD, 911 Avenue Agropolis BP 64501, 34394 Montpellier Cedex 5, Francia,
email: herve@mpl.ird.fr, pansu@mpl.ird.fr

³Instituto Boliviano de Tecnología Nuclear, Av. 6 de Agosto 2905, Casilla 4821, La Paz, Bolivia.
email: rcal1@hotmail.com

⁴Plant Research International, Research Institute for Agrobiolgy and Soil Fertility,
Bornsesteeg 65 PO Box 14, 6700 AA Wageningen, Holanda. email: herve@mpl.ird.fr

Resumen

La paja de trigo marcada con ¹⁴C y ¹⁵N ha sido incubada durante dos años en el horizonte 5-10 cm de un suelo arenoso luego de un descanso de tres años (Jo por joven) y de ocho años (Vi por viejo) en el Altiplano central de Bolivia. Dos calidades de paja han sido utilizadas: N- con N = 0.3%, N+ con N = 1.6%. Mediciones en nueve fechas de ¹⁴C, C, ¹⁵N y N totales del suelo proveen datos para el modelo de descomposición de la materia orgánica MOMOS-6 con cinco compartimientos. Se calcula la tasa de N de cada compartimiento, dividiendo su tasa de C por su tasa C/N. En la entrada del modelo, la necromasa (NC) se divide en material vegetal lábil (VL) y estable (VS) en base a sus características bioquímicas; carbono y nitrógeno que alimentan a la biomasa microbiana (BM) y que a su vez alimenta a los compartimientos del humus lábil (HL) y estable (HS). Las salidas son el CO₂ producido por BM y el nitrógeno mineral. Cada constante de velocidad se multiplica por una función de respuesta a la temperatura y humedad del suelo. El modelo SAHEL predice esta humedad. Después de dos años de incubación para ambas calidades de paja, no subsistía más que un 1/4 del ¹⁴C inicial. Con N+, el 60-70% y con N- el 55% del ¹⁴C inicial se mineralizó durante los 100 primeros días. Después de dos años, subsistió el 45 y 60% del ¹⁵N inicial en el suelo para N+ y N-, respectivamente. La edad del descanso tiene un efecto mucho menos importante que el tenor en N de la paja que frena la mineralización de ¹⁵N, pero también la mineralización inicial de ¹⁴C. La biomasa microbiana predicha por el modelo llega inicialmente a 30 y 13% del ¹⁴C total y 75 y 50% del ¹⁵N total para las pajas N+ y N-, respectivamente. Durante los primeros 100 días, estos valores bajaron en ambos tipos de paja menos del 8% para ¹⁴C y entre 10-12% para ¹⁵N. Durante esta fase inicial, 55-65% de ¹⁴C y 65-75% de ¹⁵N remanentes, se acumulan progresivamente en el humus lábil como fuente de C y N para los microorganismos y de nitrógeno mineral para las plantas. El humus estable no excede nunca en el 2% de ¹⁴C ni en el 2.5% de ¹⁵N remanentes. El coeficiente metabólico de la biomasa microbiana (q¹⁴CO₂) fue más elevado con N- que con N+, por su demanda más importante en energía de mantenimiento.

Palabras clave: Altiplano, Materia orgánica, Modelización, ¹⁴C, ¹⁵N.

Abstract

^{14}C and ^{15}N labelled wheat straw was incubated over 2 years in the 5-10 cm layer of a sandy soil, under a young 3 year old fallow plot (=Jo) and an older 8 year old one (=Vi), in the central Bolivian Altiplano. Two kinds of straw were used: with N = 0.3% called N- and with N = 1.6% called N+. The analyses of total ^{14}C , C, ^{15}N and N at nine sampling dates were used in a five-compartment model of organic decomposition, MOMOS-6. The N content of each compartment was calculated using the C content divided by its C/N ratio. The model input (necromass = NC) is split into labile (VL) and stable (VS) plant material compartments, using the biochemical characteristics of NC. VL and VS are used by the microbial biomass (BM) which provides labile (HL) and stable humus (HS) compartments with C and N. The outputs are CO_2 released from BM and inorganic N. Each decomposition rate is multiplied by a temperature- and a soil moisture- response function. The soil moisture was predicted using SAHEL model. For both straw types, only 1/4 of the initial ^{14}C remained in the soil after two years of incubation. With the N+ treatment, 60-70 % and with N- 55 % of the initial ^{14}C were mineralised within the first 100 days. After 2 years of incubation, 45 and 60% of the initially added ^{15}N remained in the soil for N+ and N-, respectively. Thus the N content of the straw lowered the mineralisation of ^{15}N but also the initial mineralisation of ^{14}C . The fallow age affected the decomposition rates much less than the straw quality. At the beginning of incubation, the predicted microbial biomass amounted to 30 and 13% of the remaining ^{14}C and 75 and 50% of the remaining ^{15}N for N+ and N- respectively. During the first 100 days, these values decreased to less than 8% for ^{14}C and to 10-12% for ^{15}N for both straw types. During this initial phase, 55-65% of the remaining ^{14}C and 65-75% of the remaining ^{15}N , accumulated progressively in the labile humus compartment (HL), which became the essential source of ^{14}C and ^{15}N for the micro-organisms and of inorganic N for plants. The stable humus compartment (HS) never exceeded 2% of the remaining ^{14}C and 2.5 % of the remaining ^{15}N . The microbial metabolic quotient ($q^{14}\text{CO}_2$) was higher with the N- treatment than with N+, due to a higher demand of maintenance energy for N-.

Key words: Altiplano, Organic matter, Modelling, ^{14}C , ^{15}N .

Résumé

De la paille de blé marquée au ^{14}C et ^{15}N a été incubée durant 2 ans dans l'horizon 5-10 cm d'un sol sableux sous une jachère de 3 ans (Jo pour Jeune) et de 8 ans (Vi pour Vieille) de l'Altiplano central de Bolivie. Deux qualités de paille ont été utilisées: la paille appelée N- avec N = 0.3 % et N+ avec N = 1.6 %. Les analyses de ^{14}C , C, ^{15}N et N totaux du sol prélevé à neuf dates sont utilisées dans un modèle de décomposition à 5 compartiments: MOMOS-6. Le taux de N de chaque compartiment est calculé d'après son taux de C divisé par son rapport C/N. L'entrée du modèle, la nécromasse (NC), est divisée en matériel végétal labile (VL) et stable (VS), sur la base de ses caractères biochimiques. Ses C et N sont utilisés par la biomasse microbienne (BM) qui alimente les compartiments d'humus labile (HL) et stable (HS). Les sorties sont le CO_2 produit par BM et N minéral. Chaque constante de vitesse est multipliée par une fonction de réponse à la température et à l'humidité du sol. Le modèle SAHEL prédit cette humidité. Pour les 2 qualités de paille, après 2 ans d'incubation, il ne subsistait plus que 1/4 du ^{14}C initial. Avec N+, 60 à 70 % et avec N-, 55 % du ^{14}C initial ont été minéralisés durant les 100 premiers jours. Après 2 ans, il subsistait 45 et 60 % du ^{15}N initial pour N+ et N- respectivement. L'âge de la jachère a un effet nettement moins important que la teneur en N de la paille qui freine la minéralisation de ^{15}N mais aussi la minéralisation initiale de ^{14}C . La biomasse microbienne prédite par le modèle atteint initialement 30 et 13 % du ^{14}C et 75 et 50 % du ^{15}N qui subsistent dans le sol pour les pailles N+ et N-

respectivement. Durant les premiers 100 jours, ces valeurs descendent à moins de 8 % pour ^{14}C et entre 10 et 12 % pour ^{15}N pour les deux types de pailles. Durant cette phase initiale, 55 à 65 % du ^{14}C et 65 à 75 % du ^{15}N qui subsistent, s'accumulent progressivement dans l'humus labile qui devient la source principale de C et N pour les microorganismes et d'azote minéral pour les plantes. L'humus stable ne dépasse jamais 2 % du ^{14}C restant et 2.5 % du ^{15}N restant. Le quotient métabolique de la biomasse microbienne ($q\text{CO}_2$) était plus élevé avec N- qu'avec N+, du fait d'une demande plus importante en énergie de maintenance pour N-.

Mots clés: Altiplano, Matière organique, Modélisation, ^{14}C , ^{15}N .

Introducción

El Altiplano central de Bolivia se caracteriza por una agricultura de secano con descanso largo, donde alternan un año de cultivo de papa y hasta dos años de cereal o quinua con 5-10 años de descanso pastoreado, dominado por plantas anuales, perennes y finalmente una vegetación arbustiva característica de la puna, que no cubre más del 40% de la superficie del suelo. El clima es seco con 400 mm de precipitación promedio, distribuida en 3-4 meses y una temperatura media anual de 8.7°C (con fuerte amplitud térmica diaria). El Altiplano seco se extiende del Norte de Chile hasta Bolivia. Bajo estas condiciones climáticas, se desarrolla poco el suelo y su contenido en materia orgánica es muy bajo. Contiene generalmente menos de 0.7% de C orgánico, con C/N muy bajo y el pH es neutro a ligeramente ácido (Hervé 1994). En estos sistemas de cultivo con descanso, que usan escasos entrantes, el objetivo de este trabajo consistía en entender el papel de la materia orgánica como stock de nutrientes (en particular del nitrógeno). Esta preocupación era justificada por tres cuestiones: (1) Estos sistemas se caracterizan por una disminución rápida de la fertilidad del suelo (después generalmente de tres años de cultivo) y por la necesidad de un descanso largo para reconstituir la fertilidad. Sin contribución mineral, el ciclo de N en estos sistemas es administrado exclusivamente por los flujos entre el cultivo, el suelo, la vegetación natural que se desarrolla durante el descanso y el estiércol de los animales. El objetivo consiste

en cuantificar estos flujos integrando también el carbono que es el soporte de la energía en la dinámica de la materia orgánica. (2) La comprensión del funcionamiento de los suelos pobres en materia orgánica, en particular bajo condiciones secas, tropieza con un problema que no ha sido aun aclarado: tienen generalmente valores de C/N excepcionalmente bajos de 5-9, comparados a los valores de 10 a 12 en los suelos a mull activos de las condiciones templadas. (3) Por razones geológicas se desarrolla una parte de los suelos del Altiplano central de Bolivia sobre material esencialmente arenoso. En el horizonte 0-20 cm, la ausencia de arcillas hace que la materia orgánica no sea protegida de la biodegradación y tenga una evolución rápida. Esto explica en parte el escaso contenido orgánico de estos suelos. El mismo trabajo se realizó también en descansos del páramo de los Andes de Mérida en Venezuela, bajo condiciones tropicales de alta montaña más húmedas, en suelos ácidos desarrollados sobre esquistos, de textura más fina y que presentan una fuerte acumulación de materia orgánica. Ambas experiencias rigurosamente idénticas permiten examinar el papel de las condiciones físico-químico del suelo sobre la dinámica de la materia orgánica. En ambos lugares, venezolano y boliviano, el sistema de cultivo dominante es de papa después de varios años de descanso del suelo.

En este trabajo, se ha incubado un material vegetal normal de paja de trigo maduro, marcado con ^{14}C y ^{15}N en un joven y un viejo descanso. Se utilizaron dos tipos de paja sobre

la base del contenido en N: una rica (C/N = 26), la otra pobre (C/N = 130) en N. El experimento se llevó simultáneamente durante dos años en la puna seca del Altiplano central de Bolivia y en el páramo húmedo de Venezuela. Los objetivos eran los siguientes: (1) Modelar los flujos de C y N a través de los compartimentos de la materia orgánica del suelo, (2) Evaluar el papel de la edad del descanso sobre los procesos orgánicos, (3) Definir el papel de la riqueza en N del material vegetal, y finalmente (4) Comparar los dos tipos de suelo en descanso, muy diferentes en el páramo y la puna, para determinar el papel del ambiente físico-químico del suelo.

Material y métodos

Área de estudio

El experimento se realizó durante dos años (1998-2000) en la estación experimental de Patacamaya (17.15 S, 67.57 W, altitud 3.789 m) del Instituto Boliviano de Tecnología Agropastoral (IBTA) situada en el Altiplano central de Bolivia. Durante estos dos años empezando en noviembre, la temperatura media fue de 8.6°C, la media de la mínima de 0.2°C y la media de la máxima de 17.2°C; la

precipitación media fue de 438 mm. El suelo es poco evolucionado; el horizonte 0-20 cm es arenoso (arena = 78.8%; limo = 14.8%; arcilla = 6.4%) y sin estructura, el pHH20 = 6.34 (Hervé 1994), C orgánico total = 0.5 ± 0.02%, N total = 0.09 ± 0.005% (C/N = 5.5), la capacidad de campo = 0.35 (v/v) y el punto de marchitez = 0.06 (v/v). Simultáneamente el mismo experimento se realizó en Gavidia, en el páramo de Mérida en Venezuela, con un clima más húmedo (precipitación = 1.352 mm por año), una temperatura (media anual = 8.4°C) más elevada y más constante a través de las temporadas y un suelo muy orgánico con un C/N más elevado (C del horizonte 0-20 cm = 7.5%, N = 0.53%).

Introducción de los trazadores isotópicos

Las pajas están marcadas con ¹⁴C y ¹⁵N en una cámara de marcado isotópico desde el germen hasta la completa madurez. Se utilizaron dos tipos de paja: una paja rica en N (llamada paja N+) con N total = 1.6% y una paja pobre en N (llamada N-) con N = 0.3% (Tabla 1). Solamente se utilizaron los tallos y las hojas, que fueron machacadas groseramente con el fin de obtener partículas que pasan a través de un tamiz de 5 mm. Con el fin de obtener una señal medible de

Tabla 1: Características de paja rica en N (N+), pobre en N (N-), y = desviación estandar.

	N+ (n = 6)		N- (n = 6)	
		de		de
C%	43.0	0.393	44.9	0.139
N%	1.6	0.049	0.3	0.014
C:N	26.8		130.1	
Compuestos solubles (%)	36.1		17.3	
Hemicelulosa (5)	25.2		28.1	
Celulosa (%)	26.0		41.7	
Lignina (%)	3.0		6.4	
Cenizas (%)	9.6		6.5	
Enriquecimiento isotópico du ¹⁵ N (%)	9.24828	0.2522	21.529	0.2845
Bq mg ⁻¹ C	598	16	694	10

^{15}N hasta el final del experimento, el marcado en ^{15}N de la paja N- era tres veces más elevado que para la paja N+ (enriquecimiento isotópico del ^{15}N = 21.53% para N- y 9.25% para N+). La paja N- contenía también menos compuestos solubles y más celulosa y lignina (Tabla 1).

El experimento se instaló en un descanso de tres años (Jo por joven) con la paja N+ (= tratamiento JoN+) solamente y en un descanso de ocho años (Vi por Viejo) con la paja N+ (= tratamiento ViN+) y N- (= tratamiento ViN-). Las muestras de suelo tomadas en el horizonte 5-10 cm, secadas al aire y homogenizadas, se colocaron en bolsas en poliéster de 8-10 cm. La cara superior de estas bolsas estaba constituida por mallas de 1 mm para permitir la penetración de las raíces, la cara inferior era con mallas de 0.25 mm con el fin de evitar la pérdida de suelo. Cada bolsa contenía 150 g de suelo (Tabla 2). Para los tratamientos JoN+ y ViN+, 347 mg de paja N+ se añadieron a cada bolsa y para el

tratamiento ViN-, 646 mg de paja N-. El enriquecimiento isotópico inicial en ^{15}N era siempre superior al 0.5% y los valores al final del experimento eran aún superiores a 0.2%. El ratio isotópico natural era de 0.3729 ± 0.002 ($n=4 \times 2$) para Patacamaya y 0.3713 ± 0.0001 ($n=4 \times 2$) para Gavidia. El enriquecimiento isotópico seguía siendo suficiente para ser medido en espectrometría de masa. El carbono de la paja añadida representaba un 15% (JoN+ et ViN+) y un 26% (ViN-) del C total de la mezcla suelo-paja y el nitrógeno total añadido era 1.6 y un 4.2% de la mezcla, respectivamente. La paja se añadió individualmente a cada bolsa y se homogenizó con el suelo. Las bolsas se instalaron en el suelo, a 5-10 cm de profundidad y a una distancia de 20 cm entre ellas. Fueron cubiertas por 5 cm de suelo de la capa 0-5 cm. Puesto que el suelo instalado en las bolsas se había secado previamente al aire, al final de la instalación cada bolsa enterrada fue regada

Tabla 2: Materia orgánica nativa del suelo y tratamientos JoN+, ViN+ y ViN- (a) Dominante de plantas anuales; (b) Dominante de arbustos.

Sitio	PATACAMAYA			
		1 año (a)	7 años (b)	
Edad del descanso		1 año (a)	7 años (b)	
Cobertura del suelo por la vegetación %		20	40	
Materia orgánica nativa del suelo	C nativo del suelo (%)	0.45 ± 0.02	0.55 ± 0.02	
	N nativo del suelo (%)	0.084 ± 0.0005	0.094 ± 0.0005	
	C/N del suelo inicial	5.3	5.8	
Tratamientos		Paja N+ = JoN+	Paja N+ = ViN+	Paja N- = ViN-
Suelo seco por bolsita (g)		150.4	150.5	150.7
Peso de la paja añadida al suelo (mg paja g-1 sol)		2.30	2.31	4.29
C de la paja añadida en % del C total del suelo		18.14	15.05	26.32
N de la paja añadida en % del N total del suelo		4.18	3.66	1.61
Enriquecimiento ^{15}N del suelo inicial (%)		0.527	0.444	0.427
Enriquecimiento isotópico mínimo observado al final del experimento (%)		0.213	0.204	0.268

lentamente con una cantidad de agua que correspondía a la capacidad al campo de la capa 0-10 cm. El experimento se instaló el 28/11/1998 y duró dos años. Durante este periodo, se efectuaron nueve muestreos para cada tratamiento con cuatro repeticiones por tratamiento. En los muestreos, las bolsas se colocaron individualmente en embalajes herméticos para el transporte. Luego su contenido fue pesado húmedo y secado al aire en el Instituto Boliviano de Técnicas Nucleares (IBTEN) de Viacha (Bolivia) y finalmente enviado al Cefe-CNRS de Montpellier (Francia) para su análisis.

Análisis

Se homogenizó la muestra de suelo de cada repetición de terreno y se machacó una fracción alícuota (Retsch MM2). El C total y ^{14}C fueron

analizados, combinando un Carmograph 12A (Wösthoff Bochum, Alemania) y una espectrometría a centelleo líquida (Packard tricarb 1500) siguiendo a Bottner & Warembourg (1976). Se analizaron cuatro repeticiones para cada repetición de terreno, lo que representa 16 análisis para cada muestreo. Los N total y ^{15}N fueron determinados, combinando un análisis CHN y una espectrometría de masa (Finnigan delta S) en el Centro de Análisis del CNRS de Solaize (Francia) con dos repeticiones por repetición de terreno o sea ocho análisis por muestreo. Se midieron ^{14}C y ^{15}N de la biomasa microbiana solamente en el experimento de Venezuela por fumigación-extracción (Joergensen 1996, Joergensen & Mueller 1996), espectrometría a centelleo líquida (ULA, Mérida, Venezuela) y espectrometría de masa (CNRS Solaize, Francia). El fraccionamiento bioquímico del

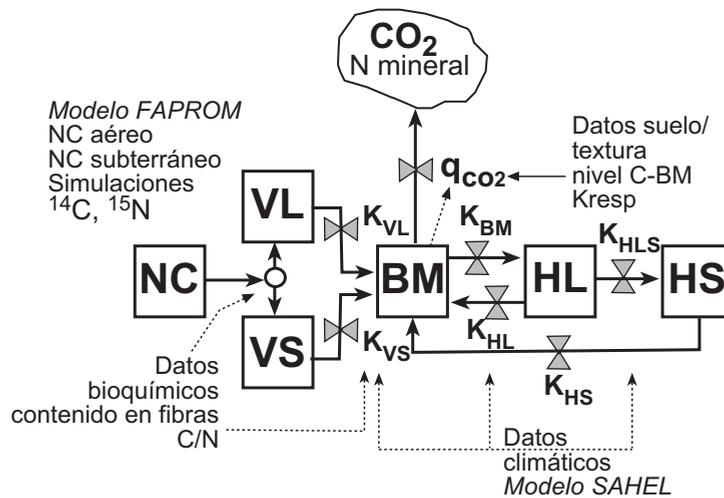


Fig. 1: El modelo MOMOS-6 de descomposición de materia orgánica en el suelo. Abreviaciones: NC = flujo de necromasa aérea y subterránea, VL, VS = fracciones respectivas lábil y estable de la necromasa, BM = biomasa microbiana, HL, HS = materias humificadas lábil y estable respectivamente, k_{VL} , k_{VS} , k_{HL} , k_{HS} = constantes de velocidad de alimentación de BM por VL, VS, HL y HS respectivamente, k_{HLS} = coeficiente de maduración del humus, q_{CO_2} = coeficiente respiratorio de B, k_{BM} = coeficiente de mortalidad de B.

Tabla 3: Parámetros y datos utilizados para las simulaciones del modelo MOMOS-6. Las constantes de velocidad son multiplicadas por el factor correctivo diario de temperatura y de humedad del suelo (modelo SAHEL). Símbolos: ¹ = valores optimizados en Gavidia, ² = nuevas optimizaciones en Patacamaya.

Símbolo	ViN+	JoN+	Calibración Venezuela	ViN-	Comentario
Constantes de velocidad del 1º orden (día ⁻¹)					
K_{BM}^2	0.42	0.46	0.45 ^{1,2}	0.45	Mortalidad de BM
$K_{HLS}^{HS\ 1}$			0.00005		Alimentación BM por HS
K_{VL}^1			0.0003		Maduración de HL en HS
K_{VS}^1	MAX (0.6-0.35x(C/Nap-28)/102; 0.1)				Alimentación BM por VL
$K_{HL}^{1,2}$	MAX (0.003-0.002x(C/Nap-28)/102; 0.00005)				Alimentación BM por VS
K_{resp}^2	MAX (0.05-0.01x(C/Nap-28)/102; 0.01)				Alimentación BM por HL
$K_{resp}^{2,1}$	0.12	0.17	0.14 ^{1,2}		Respiración BM
	MAX(0.14-0.09x(tauxFF-21)/25; 0.01)				
Datos necromasa y suelo					
C/Nap	28	28		130	C/N del aporte
C/N_{BM}^{HS}	6/5 C/N _{BM} *	6/5 C/N _{BM} *		6/5 C/N _{BM} *	
C/N_{BM}^2	8.24	7.65		Dato Venezuela	
C/N*total	Dato	Dato		Dato	
C/N_{VS}^*	42.2	42.5		130	Optimizado
C/N_{VL}^*	Cálculo	Cálculo		Cálculo	Balance entre C/Nap y C/N _{VS} *
					Balance entre C/N*total y C/N [Compartimentos]
C/N_{HL}^*	Cálculo	Cálculo		Cálculo	Límites entre C/N _{BM} * y (C/Nap+C/N _{BM} *)x2/5
					Asilado con 60 puntos
P_{VS}	0.107	0.107		0.144	Fracción estable del aporte, Cálculo (Thuriès <i>et al.</i> 2001)
TasaFF	21	21		21	Tasa de fracciones final del Suelo (arcilla + limo)
Nivel_C _{BM} *	0.025	0.025		0.025	Misma tasa BM*/C*total que en Venezuela

material vegetal se realizó siguiendo el método Van Soest *et al.* (1991).

Modelización

El modelo Momos-6 está constituido por cinco compartimentos como en la versión inicial de Pansu *et al.* (1998), pero con un diagrama de flujo muy diferente (Fig. 1, tabla 3). La necromasa (NC) constituye la entrada de C y N del material vegetal. El flujo de NC se divide

entre el material vegetal lábil (VL) y el estable (VS) sobre la base de las fórmulas propuestas por Thuriès *et al.* (2002), según la composición bioquímica del material vegetal (Van Soest *et al.* 1991). Sólo se utilizaron aquí las fórmulas por las que se define la fracción estable de NC (Thuriès *et al.* 2001). La entrada de VL y VS en la biomasa microbiana (BM) es controlada por dos constantes de velocidad de primer orden: k_{VL} y k_{VS} . La respiración microbiana, es decir, el CO₂ que deja el compartimento de biomasa

microbiana (BM), constituye la única vía de salida de C; la cual es controlada por el cociente respiratorio $q\text{CO}_2$ de BM, que es dependiente de BM y de la textura del suelo. Las otras constantes de velocidad kHL y kHS controlan la alimentación de BM por los compartimientos humus lábil (HL) y humus estable (HS). Las constantes kVL, kVS y kHL se conectan a la tasa C/N de la contribución orgánica inicial. La constante kBM representa a la tasa de mortalidad de los microorganismos y kHLS es una constante de maduración que cuantifica la transformación lenta de una pequeña fracción de HL en HS. Una particularidad de Momos-6 es la de ser controlado solamente por constantes de velocidad (dimensión T⁻¹), con exclusión de otros parámetros sin dimensión generalmente utilizados para dividir los flujos de materia, por ejemplo en los modelos propuestos por Parton *et al.* (1987), Bradbury *et al.* (1993) o Pansu *et al.* (1998).

Cada constante de velocidad (Tabla 3) está multiplicada por una función de respuesta a la temperatura $f(\theta)$ y a la humedad del suelo $f(\mu)$; $f(\theta)$ es una ley Q10 = 2 para una temperatura óptima de actividad microbiana de 20°C para estos suelos de montaña (Kätterer *et al.* 1998); $f(\mu)$ es una función lineal de la humedad actual del suelo con relación a la capacidad de campo. La humedad actual para el horizonte 5-10 cm fue calculada por el modelo SAHEL (Penning de Vries *et al.* 1989); $f(\theta)$ y $f(\mu)$ varían de 0 a 1.

El ¹⁵N de cada compartimiento se calcula según su ¹⁴C, dividido por su tasa ¹⁴C/¹⁵N. La estimación de las tasas ¹⁴C/¹⁵N resulta entonces muy importante. Proviene de: (1) Medidas directas para ¹⁴C/¹⁵N[NC], ¹⁴C/¹⁵N[BM] y ¹⁴C/¹⁵N [total] del suelo, (2) Una optimización en base a los datos medidos para ¹⁴C/¹⁵N[VS] y ¹⁴C/¹⁵N[HS], y (3) Cálculos de balances para ¹⁴C/¹⁵N[VL] (conexión con ¹⁴C/¹⁵N[NC] y ¹⁴C/¹⁵N[VS]) y ¹⁴C/¹⁵N[HL] (conexión entre ¹⁴C/¹⁵N[total] y ¹⁴C/¹⁵N de los cuatro compartimientos restantes). Algunos de los valores obtenidos están alisados dentro de los límites para evitar irregularidades de

predicciones. El nitrógeno mineral producido es calculado por diferencia entre el ¹⁵N total inicialmente aportado y la suma del ¹⁵N de los diferentes compartimientos orgánicos. En este trabajo realizado en Patacamaya no se midió la biomasa microbiana; los valores de ¹⁴C/¹⁵N[BM] proceden del experimento conducido en Gavidia, Venezuela.

Resultados

Modelización

Los parámetros del modelo se ajustaron con el experimento de Gavidia que implicaba también las medidas del compartimiento BM (Fig. 1, tabla 3). Con los datos experimentales ¹⁴C y ¹⁵N se estimaron los parámetros kVL, kVS, kBM, kHL y kresp. A partir de los únicos datos ¹⁴C y ¹⁵N de este experimento que solo ha durado dos años no fue posible ajustar con suficiente precisión los parámetros kHLS y kHS que regulan la entrada y salida del compartimiento HS a evolución muy lenta. Así, el kHLS se ha ajustado con un C total medido en las mismas muestras que los trazadores; kHS se ha ajustado en la aplicación de este modelo a una estimación de la evolución de la materia orgánica de estos suelos a largo plazo. Aun siendo ajustado con el C total, este compartimiento podía ser integrado al modelo para mejorar las predicciones de ¹⁴C y ¹⁵N al final de la incubación (poco subestimadas en ausencia de HS, comparando con los valores medidos).

El modelo pudo a continuación aplicarse al experimento de Patacamaya únicamente mediante reajuste del parámetro kresp que regulaba el coeficiente respiratorio ($q\text{CO}_2$) de BM. Se propuso una relación lineal entre kresp y la textura del suelo. El modelo requiere también del conocimiento del valor medio del carbono de la biomasa microbiana del suelo (niveau_C[BM], fig. 1, tabla 3). La influencia de la calidad de los dos tipos de paja marcada fue tomada en cuenta de dos maneras: (1) Cálculo de la fracción estable por las fórmulas de Thuriès

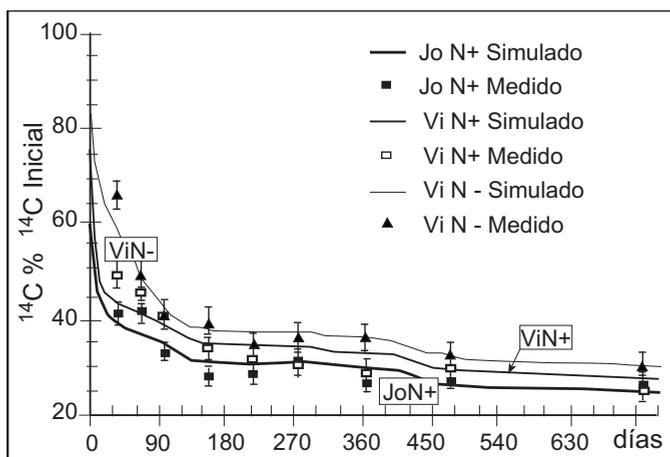


Fig. 2: ^{14}C total en porcentaje del ^{14}C total inicial.

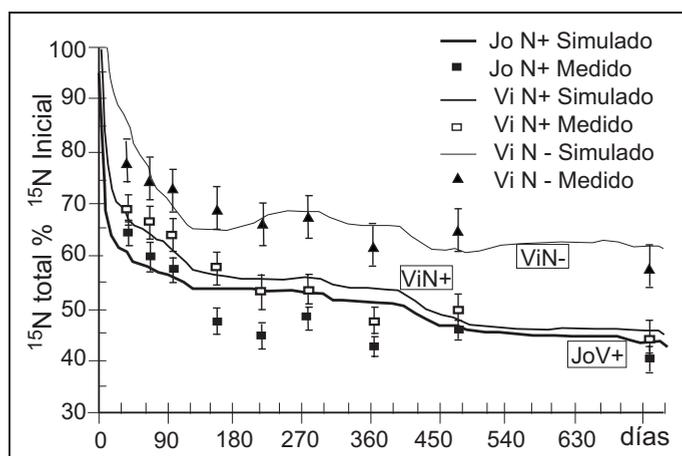


Fig. 3: ^{15}N total en porcentaje del ^{15}N total inicial.

et al. (2002) y (2) Propuesta de una relación lineal de corrección de las constantes de velocidad kVL, kVR, kHL en función de los C/N respectivos de VL y VS de la paja aportada.

^{14}C y ^{15}N totales

En las figuras 2 y 3, el ^{14}C y el ^{15}N que quedan en el suelo se expresan en un porcentaje de los ^{14}C y ^{15}N iniciales. Para los tres tratamientos, el ^{14}C

se mineraliza rápidamente, puesto que después de dos años ya no subsiste más que 1/4 del ^{14}C inicial (Fig. 2). Para ambos tratamientos con paja rica en N (JoN+ y ViN+) la mineralización de ^{14}C es especialmente rápida al inicio, puesto que se mineraliza el 35-40% del ^{14}C inicial en menos de 100 días. Esto genera en la curva de mineralización una forma característica en dos fases: una fase rápida que corresponde a la desaparición de los compuestos lábiles durante

los primeros 100 días y una fase lenta que corresponde a la mineralización de los compuestos más estables. La misma forma de curva es aplicable al tratamiento con paja pobre en N (ViN-), sin embargo con una mineralización claramente más lenta durante la fase rápida inicial. El escaso contenido en N de la paja frena a la mineralización inicial de ^{14}C . Para los tres tratamientos, las curvas muestran también una neta influencia de las condiciones climáticas entre el 28/11/1998 y el 27/11/2000. Por ejemplo, la mineralización es más activa entre los días 400 y 480 (enero, febrero y marzo de 2000) que entre los días 150 y 400 y que más allá de 480. Estas curvas en escalera reflejan la influencia de las temporadas húmedas que alternan con las temporadas secas. Esto no es visible para enero, febrero, marzo de 1999, puesto que este período húmedo corresponde también a la mineralización rápida inicial de los compuestos lábiles. La fuerte actividad inicial encubre al efecto de la temporada húmeda.

Los valores medidos muestran una mineralización ligeramente más rápida para

JoN+ que para ViN+. Es generalmente significativa durante los 150 primeros días. La edad del descanso solo afecta débilmente a las velocidades de mineralización de ^{14}C . El aspecto de las curvas de mineralización de ^{15}N en porcentaje del ^{15}N inicial (Fig. 3) es bastante comparable a la de ^{14}C en porcentaje del ^{14}C inicial (Fig. 2), con una fase de mineralización inicial rápida y una fase más lenta más allá de 120 días y también con formas en escalera que reflejan el efecto del clima. Sin embargo, diferencias importantes aparecen entre ^{14}C y ^{15}N . Aunque la forma de las curvas sea comparable, ^{15}N que queda en el suelo no desciende nunca por debajo de un 40% del ^{15}N inicial contra un 25% para ^{14}C . La diferencia entre JoN+ y ViN+ en los valores medidos es generalmente significativa durante el primer año. La diferencia entre ViN+ y ViN- es significativa durante todo el tiempo del experimento. Entonces para la mineralización de ^{15}N , la edad del descanso y el contenido en N de la paja son discriminantes. El $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ inicial de la paja N+ era 27 (Tab. 1); en JoN+ y ViN+ la tasa $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ total del suelo disminuye

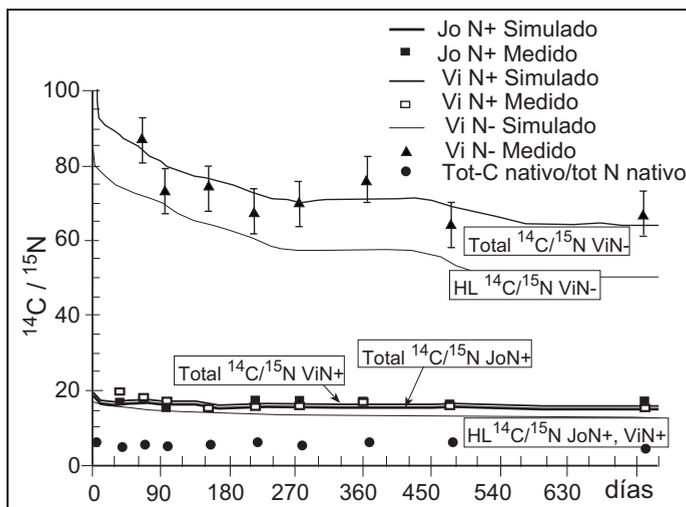


Fig. 4: Ratio ^{14}C Total/ ^{15}N Total (medido y predicho), tasa de C nativo del suelo/N nativo del suelo (medido) y tasa de humus lábil- ^{14}C /humus lábil- ^{15}N (HL- $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$, predicho).

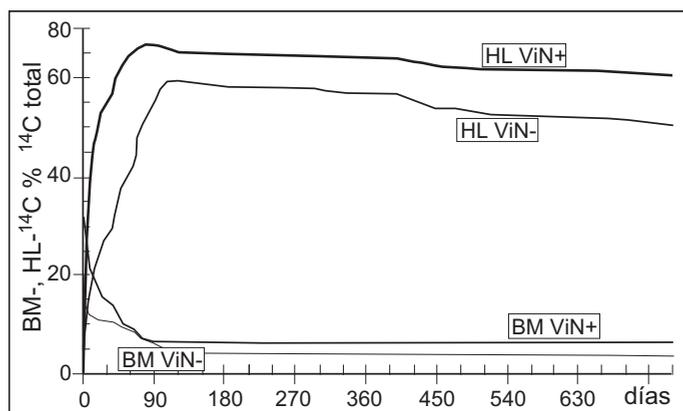


Fig. 5: ^{14}C de la biomasa microbiana (predicha) y ^{14}C del humus lábil (predicho) en porcentaje del ^{14}C total que queda en el suelo.

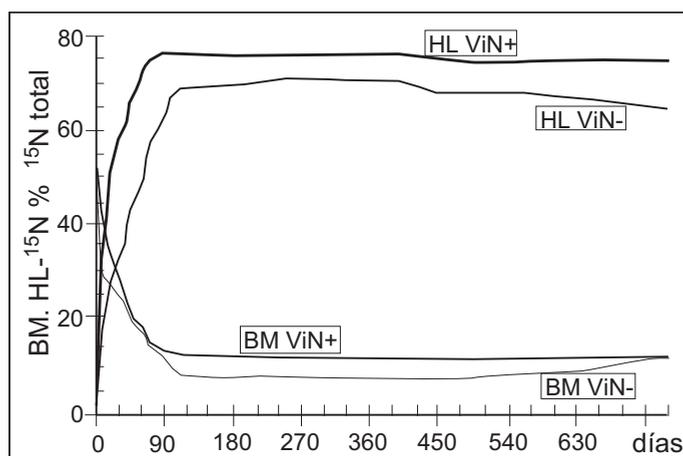


Fig. 6: ^{15}N de la biomasa microbiana (predicha) y del humus lábil (predicho) en porcentaje del ^{15}N total que queda en el suelo.

en menos de 10 días a 17, luego a 16 después de 150 días (Fig 4). Más allá, su disminución es lenta puesto que es aún aproximadamente de 16 después de 750 días. Para los dos tratamientos con N+, la tasa de mineralización de ^{14}C es pues claramente más importante que para ^{15}N durante los 10 primeros días; pero más allá de este tiempo las tasas para ^{14}C y ^{15}N son idénticas. La paja pobre tiene un elevado $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ de 130 (Tabla 1). Como para JoN+ y ViN+, en el

tratamiento ViN- la tasa disminuye mucho durante los 10 primeros días cayendo de 130 a 90. Pero, a diferencia de los dos tratamientos anteriores y más allá de este tiempo, $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ disminuye constantemente; alcanzando todavía 60 al final del experimento. El $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ procedente de la paja N+ y N- se comporta de manera muy distinta. La figura 4 presenta también el $(\text{C nativo del sol})/(\text{N nativo del suelo})$, es decir $(\text{C total} - ^{14}\text{C})/(\text{N total} - ^{15}\text{N})$

medido al momento de los muestreos y se sitúa a lo largo del experimento entre 5 y 6. Eso significa que después de los dos años de incubación para los tres tratamientos, el $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ dista mucho de haber alcanzado al C/N nativo del suelo. La diferencia es más importante para la paja N- que para la paja N+.

Biomasa microbiana, humus lábil y humus estable

La desaparición del ^{14}C y del ^{15}N del suelo se debe a la mineralización en $^{14}\text{CO}_2$ atmosférico y ^{15}N mineral utilizado por las raíces. La pérdida por percolación es probablemente escasa porque las precipitaciones son escasas. Las figuras 5 para ^{14}C y 6 para ^{15}N ilustran las predicciones para BM y HL. Como las predicciones para JoN+ y ViN+ son muy cercanas, estas figuras presentan solamente a ViN+ y ViN-. Desde los primeros días, BM- ^{14}C alcanza un 30% para ViN+ y un 12% para ViN- del ^{14}C total. Para BM- ^{14}C y ^{-15}N , así como para HL- ^{14}C y ^{-15}N , las curvas predichas presentan dos etapas muy distintas: una fase rápida de disminución para BM- ^{14}C y ^{-15}N y

simultáneamente una fase de aumento rápido para HL- ^{14}C y ^{-15}N , luego una fase de escasa actividad, durante la cual HL- ^{14}C y ^{-15}N disminuyen lentamente y BM- ^{14}C y ^{-15}N evolucionan poco. El límite entre ambas fases tanto para BM como para HL se sitúa entre 80 y 100 días. El comportamiento de estos dos compartimientos es explicado por las fracciones lábiles (VL) y estables (VS) de la paja (no presentadas en las figuras). Según el modelo, la paja N+ contiene inicialmente 90% y la paja N- 86% de VL, el complemento siendo VS. Después de 80 a 100 días, la fracción VL desapareció completamente. Más allá de este tiempo, solamente la fracción VS del material vegetal queda en el suelo y se descompone muy lentamente (Tabla 3). Es entonces la calidad del material vegetal (materializada por la proporción de VL y VS) que explica la dinámica de BM y HL. Durante la fase activa, la caída rápida de la biomasa acompaña el agotamiento rápido de VL y simultáneamente a la acumulación rápida de HL. Luego durante la fase de escasa actividad, HL disminuye lentamente. Durante la fase de evolución lenta, por encima de 80-100 días, la actividad del

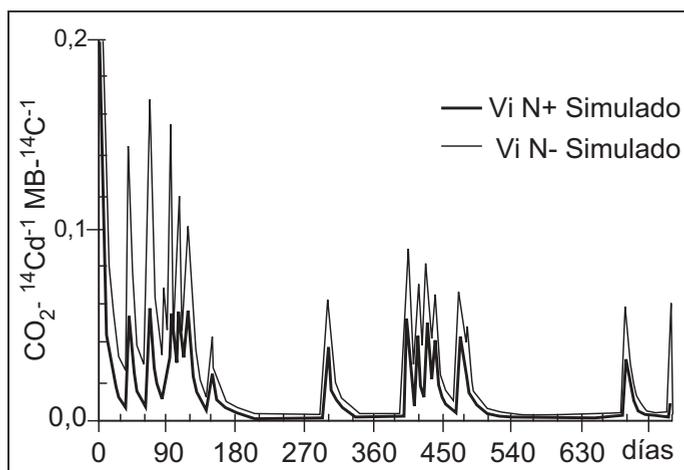


Fig. 7: Coeficiente respiratorio de la biomasa microbiana = CO_2 producido por unidad de biomasa microbiana por día = $q^{14}\text{CO}_2 = \text{CO}_2\text{-}^{14}\text{Cd}^{-1}$ biomasa microbiana- $^{14}\text{C}^{-1}$ (predicha).

suelo es debida esencialmente a la descomposición de la reserva de HL que se ha constituido a partir de VL. Para ^{15}N (Fig. 6) es VL durante el primer mes y luego HL que constituyen la fuente esencial de nitrógeno mineralizable. A principios de la fase de escasa actividad, HL- ^{14}C y HL- ^{15}N representan entre 55 y 65% del ^{14}C total y entre 65 y 75% del ^{15}N total. El humus estable (HS- ^{14}C et - ^{15}N) no se presentó en las figuras, pero aumenta de 0 a 2% del ^{14}C total al final del experimento y de 0 a 2.5% del ^{15}N total. Después de los dos años de experimento, este compartimento solo tiene una escasa fracción inmovilizada de ^{14}C y ^{15}N .

Cociente respiratorio de la biomasa microbiana ($q^{14}\text{CO}_2$)

La diferencia entre la evolución de la paja N+ y N- se ilustra por el cociente respiratorio de la biomasa microbiana (Fig. 7, la diferencia entre JoN+ y ViN+ es escasa, solo son presentadas ViN+ y ViN-), definida aquí por el $^{14}\text{CO}_2$ producido por unidad de biomasa microbiana en un día ($q^{14}\text{CO}_2 = ^{14}\text{CO}_2 \text{ día}^{-1} \text{ MB}^{-1} \text{ C}^{-1}$). Para la paja N- (ViN-), el ^{14}C total disminuye menos rápidamente (Fig. 2) y BM- ^{14}C es más escaso (Fig. 5) que para la paja N+ (ViN+). Con N-, la respiración- ^{14}C y la biomasa microbiana- ^{14}C son más bajas que con ViN+. Sin embargo, la biomasa microbiana es más activa, puesto que en ViN- el $q\text{CO}_2$ es más elevado que en ViN+ (Fig. 7). Esto significa que la biomasa gasta más energía para sobrevivir en este medio pobre en N. El comportamiento de la biomasa frente a ^{15}N es más difícil de interpretar, puesto que una parte del ^{15}N mineralizado es parcialmente inmovilizada.

Efecto de la edad del descanso sobre las velocidades de descomposición

Al comparar el descanso de tres años (JoV +) y de ocho años (ViN+) todo indica que el potencial de mineralización de C no fue muy alterado por la duración del descanso, puesto que la

mineralización del ^{14}C se modifica poco. Para ^{15}N , la mineralización es ligera pero significativamente más rápida en JoN+ que en ViN+, pero la diferencia es también escasa, puesto que $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ no es significativamente diferente entre ambos tratamientos. El modelo no prevé tampoco diferencia significativa entre JoN+ y ViN+ para los otros parámetros examinados en este trabajo. Los datos de Gavidia (que se encuentran en preparación) han logrado el mismo resultado.

Como lo mostraron Hervé *et al.* (1994) para Patacamaya y Abadin *et al.* (2002) para Gavidia, en ambos sitios la variabilidad del C y N total y del C/N es muy elevada, pero no permite detectar una variación en función de la edad del descanso y si hay una variación vinculada a la edad, es inferior a la variabilidad. El presente trabajo puso de manifiesto que para una contribución idéntica de paja de calidad idéntica, la edad del descanso poco o no interfiere sobre los procesos (en caso de la mineralización de N). Estos suelos conservan pues la parte fundamental de su capacidad biológica de descomposición, que sean resultantes de un período de descanso de ocho años o de una fase de cultivo abandonada desde tres años.

Papel del contenido en N de la necromasa

Dos criterios discriminan a los dos tipos de paja: (1) El C/N de la paja N- es 130, el de la paja N+ es 27; (2) Según las ecuaciones de Thuriès *et al.* (2002) y sobre la base de sus caracteres bioquímicos (Tabla 1) la paja N- contiene un 86% de los compuestos inestables mientras que la paja N+ contiene un 90%. En la diferenciación del efecto de ambos tipos de paja, el modelo asigna un papel claramente más importante al contenido en N que a la proporción de VL y VS en la paja. Las medidas ponen de manifiesto que con la paja N-, la mineralización de ^{14}C y ^{15}N totales se frena significativamente. En el modelo, las constantes de velocidad de mineralización

de ^{14}C (kVL, kVS, kHL) disminuyen linealmente en función del aumento de $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ de la paja inicial (Tabla 3). Así el aumento del $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ de la paja implica una disminución del ^{14}C y ^{15}N de la biomasa microbiana y del humus lábil y una desaparición más lenta de la necromasa (VL + VS). Finalmente, en presencia de la paja N-, el modelo predice una actividad de los organismos más elevada, revelada por $q^{14}\text{CO}_2$. El modelo explica entonces que la falta de N para los microorganismos frena la actividad de mineralización de la necromasa y de las materias humificadas. En el estado actual del modelo, la relación entre el $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ y las constantes de velocidad se supone lineal, puesto que en el experimento solamente se estudiaron dos valores extremos de C/N. En un estudio bibliográfico, Fog (1988) había demostrado que el estímulo de la mineralización de la materia orgánica por N se debía esencialmente a una aceleración de la mineralización de compuestos lábiles (como la celulosa) y no de los compuestos estables (como la lignina). Esto se comprueba en este modelo: el efecto del $^{14}\text{C}/^{15}\text{N}$ sobre kVS y kHS es desdeñable, comparado al efecto sobre kVL y kHL. Sin embargo, Fog avanza también otras explicaciones, como la competencia entre organismos por el N. El medio defectuoso en N implica un aumento del $q \text{CO}_2$, es decir que se incrementa la actividad microbiana por unidad de biomasa. Se sugieren varias explicaciones como un acortamiento de la duración de vida con una alta mortalidad o la mineralización de compuestos húmificados complejos que requiere una mayor diversidad enzimática. Anderson & Domsch (1993) pusieron de relieve efectos comparables para microorganismos que se desarrollaban en medios de pH ácido desfavorable. Concluyen que bajo tales condiciones se desvía una parte de la energía normalmente atribuida al crecimiento hacia una más importante demanda para el mantenimiento. A propósito de la nutrición nitrogenada de las plantas, conviene sacar a la luz la importancia del humus lábil que controla la parte fundamental del N como fuente de N

mineral. Es un stock que se constituye durante los 80-100 primeros días y luego disminuye lentamente. Su C/N es más elevado que el de la biomasa microbiana pero es menos elevado que el de la necromasa y del humus estable.

Ahora bien la separación entre el humus lábil y el humus estable es solamente predicha por el modelo, pero no se puede medir hasta ahora. Convendría en el futuro materializar las fracciones predichas por técnicas de fraccionamiento físicas o químicas con el fin de acercar lo mejor posible medidas y predicciones conceptuales.

La maduración de la materia orgánica

Después de dos años de incubación y según las predicciones del modelo, la proporción de ^{14}C y ^{15}N que está en el humus estable HS no sobrepasa al 2 y 2.5% de ^{14}C y ^{15}N total, respectivamente (HS no presentado en las figuras). La parte fundamental del material marcado humificado se encuentra en el humus lábil. Si se aplica el modelo Momos-6 al C y N nativo del suelo (C, N nativo del suelo = C, N total menos ^{14}C , ^{15}N), el modelo prevé una distribución muy diferente: más del 50% de C y N se encuentra en el humus estable (trabajo en preparación). Eso significa que el humus que deriva del material marcado, incubado *in situ*, está muy lejos de haber alcanzado su maduración. Esto es ilustrado también por la diferencia que subsiste entre ^{14}C total/ ^{15}N total y C nativo/N nativo del suelo (Fig. 4). El paso de HL hacia HS (Fig. 1) es un fenómeno muy lento, aunque el contenido en arcilla y limo probablemente no protege mucho al material humificado lábil. No se tienen en la actualidad datos sobre la edad de la materia orgánica de estos suelos.

Papel de las condiciones físico-químicas del suelo

Dos tipos de características físico-químicas distinguen al suelo de Gavidia del de Patacamaya. (1) Los suelos de Patacamaya son

ligeramente ácidos (pH = 6.1); los de Gavidia son más ácidos (pH = 4.5) y en altura, una fuerte acidez se acompaña generalmente con la presencia de aluminio libre procedente de los productos de alteración de los minerales primarios o secundarios (Abadin *et al.* 2002). Así en Gavidia, la fuerte acidez del medio y la presencia tóxica del Al libre probablemente frenan a la actividad biológica (Gonzales-Prieto *et al.* 1996); (2) Los suelos de Gavidia son limosos y estructurados, mientras que en Patacamaya son arenosos y de partículas. La textura arenosa de los suelos de Patacamaya favorece a la mineralización, porque facilita la circulación del oxígeno. Con bajos contenidos en arcilla y limo, la materia orgánica es poco protegida de la biodegradación y entonces es más accesible a los microorganismos. El clima diferencia también a estas dos situaciones. En Patacamaya las condiciones más secas y frías frenan a la mineralización durante algunos periodos del año (Fig.2). A pesar de ello, la mineralización de ^{14}C y ^{15}N total es más rápida que en Gavidia, donde probablemente son las condiciones de acidez, Al libre y granulometría las que frenan la descomposición. El modelo describe la influencia de las condiciones físico-químicas por una relación lineal negativa entre k_{resp} (la respiración de la biomasa microbiana) y la tasa de limo + arcilla. Fue puesto de manifiesto varias veces experimentalmente, por ejemplo por Ladd *et al.* (1995) y Saggar *et al.* (1999), que estas partículas finas tomadas en su conjunto frenan la mineralización. Como la mayoría de los modelos publicados, Momos-6 solo tiene en cuenta al efecto de la granulometría (arcilla + limo). Este efecto ejerce específicamente aquí sobre la constante de respiración k_{resp} , en vez de ejercer una acción global (Jenkinson 1990) o gradual (Molina 1998) sobre las constantes de velocidad de todos los compartimentos o solamente de los estables (Parton *et al.* 1987). Por otra parte, Saggar *et al.* (1996) han demostrado que el tipo de arcilla, expresado en superficie específica, controlaba estrechamente al tiempo de residencia del carbono. Pero es

actualmente difícil el integrar este factor, así como otros factores importantes como pH, Al libre o la hidromorfía. Sucede lo mismo con el efecto de la temperatura. En este trabajo, la respuesta a la temperatura fue definida por una relación, donde $Q_{10}=2$. Esto, que a menudo está admitido en los modelos, es arbitrario. En efecto, Dalías *et al.* (2002) han demostrado que el valor de Q_{10} puede variar con los tipos de suelo y en un mismo suelo con los tipos de mecanismos biológicos en juego (mineralización de la necromasa o compuestos humificados).

Conclusión

Este trabajo se llevó a cabo en un medio extremo de puna seca, relativamente poco explorado del Altiplano central de Bolivia. La productividad es baja tanto durante la fase de cultivo como durante el descanso, con escasos entrantes de residuos de cultivo, de necromasa natural o de estiércol animal. Por lo tanto, el suelo es muy pobre en materia orgánica. Además, en una gran parte de esta región, el suelo esencialmente arenoso es poco propicio para la retención del agua. Con el uso de trazadores y gracias a la modelización, este trabajo tenía por objeto examinar los flujos de C y N en la materia orgánica. A pesar de una larga temporada seca, la mineralización de C y N es rápida, con 75% y un 55% de C y N iniciales mineralizados, después de dos años de incubación con una necromasa de C/N bajo. Esta rápida descomposición se debe sobre todo a la textura arenosa del suelo, es decir, a la ausencia de protección física. Una fuerte actividad del suelo tiene lugar solamente durante los tres meses húmedos del año. El modelo divide a la necromasa en una fracción lábil y una estable y esto explica en parte la dinámica de descomposición: una fase rápida seguida de una fase lenta. El contenido en N de la necromasa es otro parámetro importante; que controla la mineralización no sólo del N total sino también del C total. El modelo explica

este control de una manera relativamente simple: por una modificación de la actividad mineralizadora de los microorganismos sobre las fracciones de la materia orgánica. En la gestión de la mineralización de N y en consecuencia de la nutrición nitrogenada de las plantas, el modelo asigna un papel importante al humus lábil, por el tamaño del compartimento y por su C/N relativamente bajo. En una próxima etapa de este trabajo, una buena valoración cuantitativa y cualitativa de los residuos de cultivo y de la necromasa natural, debería permitir una predicción a largo plazo del funcionamiento de estos sistemas de alternancia cultivo/descanso.

Agradecimientos

La comisión de la Unión Europea financió este trabajo incluido en el programa TROPANDES (contrato INCO-DC XII: ERBIC18CT98-0263). Los autores agradecen a la Dra. Tarsy Carballas quién garantizó eficazmente la coordinación del proyecto Tropandes, al Dr. Stephan Beck del Instituto de Ecología del Universidad Mayor de San Andrés de La Paz (Bolivia) y al Centro IRD de La Paz por haber facilitado las condiciones materiales de realización del trabajo. Los autores agradecen también a Bruno Buatois (Cefe-CNRS de Montpellier) y Md Peretti (SCA-CNRS Solaize) por haber garantizado los análisis de ^{14}C y ^{15}N .

Referencias

- Abadin, J., S.J. Gonzales-Prieto, L. Sarmiento, M.C. Villar & T. Carballas. 2002. Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 1739-1748.
- Anderson, T. H. & K. H. Domsch. 1993. The metabolic quotient for CO_2 ($q\text{CO}_2$) as a specific activity parameter to assess the effects of environment conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soils. *Soil Biology & Biochemistry* 25: 393-395.
- Bottner, P. & F. Warembourg. 1976. Method for simultaneous measurement of total and radioactive carbon in soils, soil extracts and plant materials. *Plant and Soil* 45: 273-277.
- Bradbury, N.J., A.P. Whitmore, P.B.S. Hart & D.S. Jenkinson. 1993. Modelling the fate of nitrogen in crop and soil in the years following application of ^{15}N labelled fertiliser to winter wheat. *Journal of Agricultural Science* 121: 363-379.
- Dalias, P., J.M. Anderson., P. Bottner & M.M. Coûteaux. 2002. Temperature responses of net nitrogen mineralization and nitrification in conifer forest soils incubated under standard laboratory conditions. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 691-701.
- Fog, K. 1988. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. *Biol. Rev.* 63: 433-462.
- Gonzales-Prieto, S.J., A. Cabaniero, M.C. Villar, M. Carballas & T. Carballas. 1996. Effect of soil characteristics on N mineralization capacity in 112 native and agricultural soils. *Biol. Fertil. Soils* 22: 252-260.
- Hervé, D. 1994. Respuestas de los componentes de la fertilidad del suelo a la duración del descanso. Pp. 155-170. En: Hervé, D., Genin D. & G. Rivière (eds.) *Dinámicas del Descanso de la Tierra en los Andes*, Ed., Orstom, Paris-La Paz.
- Jenkinson, D. S. 1990. The turnover of organic carbon and nitrogen in soil. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 329: 361-368.
- Joergensen, R. G. 1996. The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: calibration of the kEC value. *Soil Biology & Biochemistry* 28: 25-31.
- Joergensen, R. G. & T. T. Mueller. 1996. The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass:

- calibration of the k_{EN} value. *Soil Biology & Biochemistry* 28: 33-37.
- Kätterer, T., M. Reichstein, O. André. & A. Lomander. 1998. Temperature dependence of organic matter decomposition: a critical review using literature data analysed with different models. *Biol. Fert. Soils* 27: 258-262.
- Ladd, J.N., M. Amato, P.R. Grace & J.A. van Veen. 1995. Simulation of C-14 turnover through the microbial biomass in soils incubated with C-14-labelled plant residues. *Soil Biology & Biochemistry* 27: 777-783.
- Molina, J.-A.E., B. Nicolardot & H.H. Cheng. 1998. Influence of clay content and time on soil organic matter turnover and stabilization/Influence de la teneur en argile et du temps sur le taux de renouvellement et de stabilisation de la matière organique du sol. En: IUSS (ed.), 16th World Congress of Soil Science, Montpellier, <http://www.iuss.org>, symposium 7, scientific registration 1939, 8 p.
- Pansu, M., Z. Sallih & P. Bottner. 1998. Modelling of soil nitrogen forms after organic amendments under controlled conditions. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 19-29.
- Parton, W.J., D.S. Schimel, C.V. Cole & D.S. Ojima. 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. *Soil Science Society of America Journal* 51: 1173-1179.
- Penning de Vries, F. W. T., D.M. Jansen & H. F. M. ten Berge. 1989. Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. *Simulation monographs* 29, Wageningen Pudoc. 271 p.
- Saggar, S., A. Parshotam, G.P. Sparling, C.W. Feltham & P.B.S. Hart. 1996. 14C-labelled ryegrass turnover and residence times in soils varying in clay content and mineralogy. *Soil Biology & Biochemistry* 28: 1677-1686.
- Saggar, S., A. Parshotam, C. Hedley & G. Salt. 1999. 14C-labelled glucose turnover in New Zealand soils. *Soil Biology & Biochemistry* 31: 2025-2037.
- Thuriès, L., M. Pansu, C. Feller, P. Hermann & J.C. Rémy. 2001. Kinetics of added organic matter decomposition in a mediterranean sandy soil. *Soil Biology & Biochemistry* 33: 997-1010.
- Thuriès, L., M. Pansu, M.C. Larre-Larrouy & C. Feller. 2002. Biochemical composition and mineralisation kinetics of organic inputs in a sandy soil. *Soil Biology & Biochemistry* 34: 239-250.
- Van Soest, P.J., J.B. Robertson & B.A. Lewis. 1991. Symposium: Carbohydrate methodology, metabolism, and nutritional implications in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* 74: 3583-3597.

Construcción de un balance de nitrógeno en cultivos de papa bajo rotación con largo descanso

Building nitrogen balance in post-fallow potato crops

Dominique Hervé¹, Víctor Mita² & Marie-Madeleine Coûteaux³

¹Institut de Recherche pour le Développement, IRD, LER, BP 64501, 34394 Montpellier Cedex 5. Fax: 0467638778, E-mail: herve@mpl.ird.fr

²IRD, Casilla 9214, La Paz, Bolivia. e-mail: victormita@yahoo.es

³Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, Francia. email: marie-madeleine.couteaux @cefe.cnrs.fr

Resumen

En el Altiplano boliviano, el pequeño productor busca asegurar su cultivo de papa a pesar del clima sin gastar en insumos químicos. Tratamos con un balance de nitrógeno en planta dos preguntas del proyecto TROPANDES: ¿Cómo el cultivo de papa valoriza la ganancia de nitrógeno que resulta del descanso del suelo y qué fracción de este nitrógeno queda para un otro cultivo de papa? Analizamos después de tres a cinco años de descanso, la sucesión papa-papa (papa dulce: *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* y papa amarga: *Solanum x Juzepczukii*) en tres sitios del Altiplano central boliviano, durante dos ciclos 1998-2000. Se cultiva como el campesino, fertilizando con estiércol seco de ovino, incorporando al suelo los residuos de cultivo, pero con una prevención de plagas y enfermedades. La biomasa de hojas, tallos, raíces y tubérculos y su contenido en nitrógeno total fueron evaluados en la cosecha y el nitrógeno mineral del suelo, en la siembra y en la cosecha. Quedan establecidas las modalidades del cálculo del balance de nitrógeno en el cultivo de papa. La disponibilidad de nitrógeno a partir del estiércol es significativa solo en el segundo año y a partir de los residuos de papa es muy reducida. Las necesidades de la papa son muy bajas en comparación al stock de nitrógeno en el suelo. La variabilidad inter-anual de los rendimientos es alta y debida mayormente al clima. El balance de nitrógeno en el cultivo y en el suelo fue deficitario al final del primer ciclo y excedentario para todos los tratamientos al final del segundo. Este balance estático deduce de las exportaciones netas del cultivo lo que el suelo debe proveer. Para evaluar la disponibilidad de formas de nitrógeno asimilables por los cultivos, en sus épocas de mayor demanda, convendría realizar un análisis de flujos.

Palabras claves: Descanso, Balance de nitrógeno, Papa, Estiércol ovino, Altiplano boliviano.

Abstract

In the Bolivian Altiplano the small farmer aims to insure his production against climatic risks without costly chemical inputs. We exposed two questions studied in the European project TROPANDES: how to mobilize in the potato crop the soil nitrogen improvement due to fallowing and what fraction of this stock is still available for a second potato crop? The effect of fallowing on potato yields and of potato crop on its next yield are evaluated with a plant and soil nitrogen balance. Potato-potato rotation (with potato *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* and bitter potato *Solanum x Juzepczukii*) after 3 to 5 years fallowing, is evaluated in three sites near the Patacamaya experimental station during 1998-99 and 1999-2000. The plots with low initial soil nitrogen were

managed according to the peasant practices, applying ovine dung at potato planting and incorporating crop residues to soil. Treatments against pests and diseases were performed if necessary. Potato leaf, stem, root and tuber biomass, and total nitrogen of each compartment, were measured at harvest time; soil mineral nitrogen was measured at planting and harvesting. The basis for nitrogen balance calculation was defined in potato crops. Nitrogen availability from dung was significant only during the second year. Nitrogen availability from potato residues is very low. Potato needs are very low relatively to the total soil nitrogen. Yield variability is high, mainly due to climate. The crop and soil nitrogen balance was negative at the end of the first potato crop and positive in all treatments at the end of the second potato harvest. This static balance deduces from crop net exportation, the soil N contribution. To analyse the dynamic availability of nitrogen and its synchronisation with the plant requirements, flux analysis is needed.

Key words: Fallow, Nitrogen balance, Potato, Ovine dung, Bolivian high plateau.

Introducción

El descanso del suelo es un periodo no sometido a cultivo, limitado en el tiempo e incluido en un sistema de rotación de cultivos. En los Andes centrales la papa está cultivada en secano luego de un largo descanso (unos diez años), que permite al productor asegurar su producción sin gastar en insumos (Orlove *et al.* 1996). Los ecólogos estudian la evolución de la riqueza y la diversidad de las especies a lo largo de la sucesión secundaria en terrenos en descanso. Aquí estudiamos el componente nitrogenado de la fertilidad del suelo en el cultivo de papa que sigue este prolongado descanso. El agrónomo se pregunta

¿Cómo el cultivo de papa valoriza la ganancia de nitrógeno que resulta del descanso del suelo y qué fracción de este nitrógeno queda para los siguientes cultivos de la rotación? En efecto, queda por explicar ¿por qué en los Andes centrales el suelo descansado no soporta más de tres años sucesivos de cultivo?

En la puna central de Perú y Bolivia (400-600 mm de precipitación anual en el rango altitudinal 3.800-4.000 m), la papa se cultiva en primero después de un largo descanso, seguida por dos años de cultivo de cebada o quinua (Hervé *et al.* 1994). En el páramo ecuatoriano, con mayores precipitaciones (700-800 mm y entre 3.100-3.600 m), la sucesión papa-cebada se practica en suelos volcánicos ácidos de

pendiente pronunciada (Bossio & Cassman 1991, Nieto-Cabrera *et al.* 1997). En el páramo venezolano (1.000 mm), la sucesión original después de roturar el páramo era papa-trigo (De Robert & Monasterio 1993), pero se convirtió en varios años sucesivos de papa después de un descanso de duración variable, según los precios del mercado (Sarmiento *et al.* 1993). La modelización del sistema de cultivo: descanso-papa-cebada es una tarea prioritaria en la ecoregión andina.

Pestalozzi (2000) estudió la recuperación de la fertilidad del suelo durante el descanso en suelos ácidos ($\text{pH}_{\text{CaCl}_2} = 4.8$) entre 4.000 y 4.360 m (Japo, provincia Tapacari, Cochabamba). En estas condiciones, donde el nitrógeno total del suelo es relativamente alto ($\text{Nt} = 0.2\%$), el autor interpreta las variaciones del rendimiento de papa, cultivada en parcelas de descanso largo (9 a 20 años), con la biomasa incorporada en la labranza y la fertilización en fósforo. Después de nueve años de descanso, la vegetación natural alcanza 20 t ha⁻¹ y las biomásas incorporadas, 10 t ha⁻¹. Las condiciones que encontramos en el Altiplano boliviano (provincia Aroma, La Paz) son cercanas en altitud (3.800-3.900 m), pero con un suelo no ácido ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} = 6.7$ a 6.9) y un contenido de nitrógeno total muy bajo ($\text{Nt} = 0.063\%$ después de 20 años de descanso). Construimos un balance de nitrógeno en papa, para estudiar el efecto precedente del descanso - ya que la papa

está cultivada sin fertilización salvo estiércol de ovino, después de un descanso de 3-5 años - y el efecto siguiente del cultivo, en que repetimos el cultivo de papa durante dos años. En otros artículos, se interpreta los rendimientos de papa después del descanso (Hervé & Mita 2001) y se relacionan las características del suelo con la biomasa elaborada según la duración del descanso (Ortuño *et al.*, en este número especial).

Se describe en primer lugar la sucesión de cultivos practicada por el agricultor; luego se detalla el método adoptado para construir el balance de nitrógeno. De los aportes en nitrógeno de la semilla de papa y de la mineralización del estiércol y de los residuos de cultivo, se quita el nitrógeno absorbido por el cultivo de papa. Así se determina por diferencia lo que debería provenir del suelo y luego se compara con datos disponibles de nitrógeno en el suelo. De esta forma, se ilustra cómo construir un balance de nitrógeno en cultivos de papa, así como los problemas metodológicos que se presentan y el uso de este balance para comprender el ciclo del nitrógeno en el suelo (Janssen 1999, Haverkort & MacKerron 2000).

Metodología

Dispositivo de parcelas

Con la finalidad de garantizar una producción de papa frente a los riesgos de helada y de variar el contenido inicial de nitrógeno del suelo, se escogieron tres sitios del Altiplano central boliviano (Fig. 1) en suelos coluviales de textura franco-arenosa muy similar (Tabla 1). Los sitios de Patacamaya (P) después de tres años de descanso y de Patarani (I) después de cinco años de descanso, quedan referenciados con la estación meteorológica de la estación experimental de Patacamaya. Huaraco (H), después de cinco años de descanso, tiene una estación meteorológica propia más al Sur, cuyos datos de temperatura mínima se corrigen para

tomar en cuenta la diferencia de altura entre esta estación y la parcela.

Las parcelas, una en cada sitio, son designadas por la letra P, I o H, seguida de la letra D por papa dulce o A por papa amarga el primer año (1998-1999) y repitiendo esta letra para el segundo año de cultivo (1999-2000) (Tabla 2). La siembra de un segundo año de papa es raras veces practicada en el Altiplano boliviano, debido a mayores riesgos de plagas y enfermedades, pero es necesaria cuando no fue posible labrar las parcelas en descanso en el momento adecuado. Nos preguntamos qué cantidad de nitrógeno sigue disponible en el suelo luego de dos ciclos sucesivos de papa, comparando papa dulce y amarga, respectivamente sensible y resistente a heladas y sequías (Del Castillo 1995, Hijmans *et al.* 2003). La papa dulce (D) corresponde a *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* var. *imilla negra* en 1998-99 y var. *gendarme* en 1999-00, mientras que la papa amarga (A) pertenece a *Solanum x juzepczukii* var. *luki* en 1998-99 y var. *moroco luki* en 1999-00 (Ochoa 2001). Las parcelas estudiadas son parcelas cultivadas por los agricultores sin fertilización química, donde se impone una semilla de una sola variedad y de calidad conocida, así como tratamientos fitosanitarios adecuados (Tabla 2). Los ingresos (semilla, estiércol de ovino) y las salidas (papa, biomasa) son controlados, evaluando tres repeticiones por parcela y tres surcos de 20 plantas por repetición.

Condiciones climáticas

Las fechas de las operaciones culturales según los tratamientos (Tabla 2) posicionan a los ciclos de cultivo en relación a las precipitaciones y heladas (Tabla 3). El periodo vegetativo con precipitaciones y sin heladas es más largo en 1998-1999 (en Huaraco y luego en Patacamaya-Patarani) y más corto en 1999-2000. La única parcela en pendiente es la de Huaraco (4%), donde el impacto de las heladas es reducido. En 1998-99, en Patacamaya y Patarani, luego de

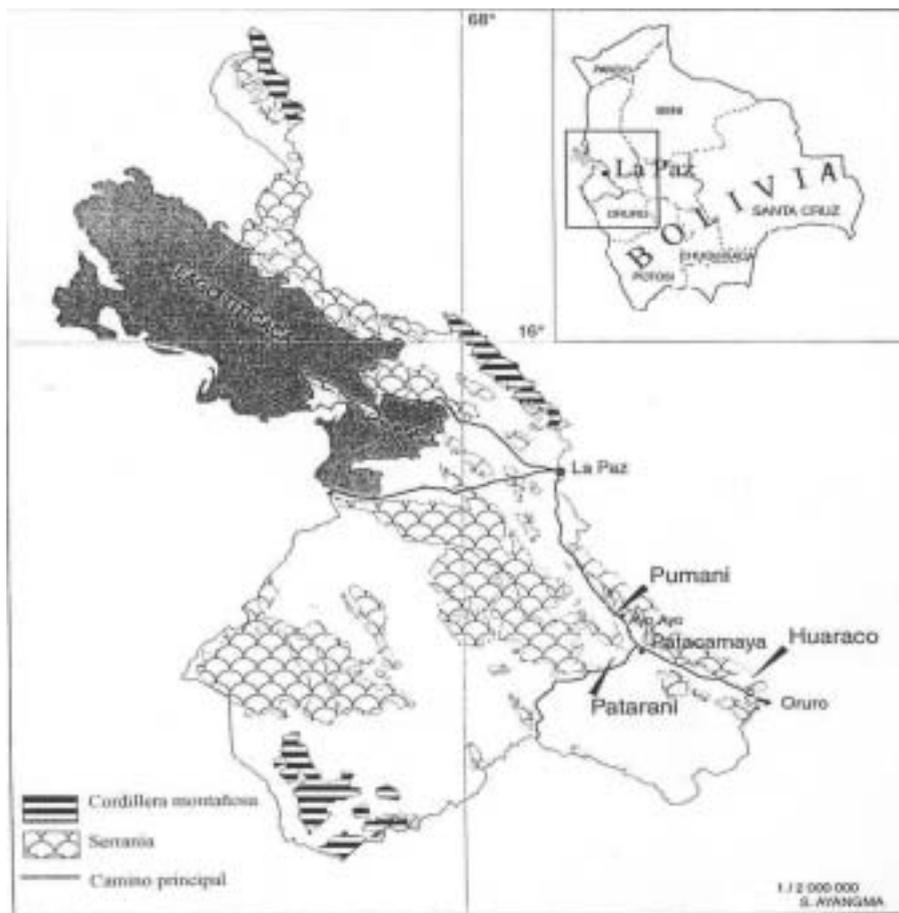


Fig. 1: Localización de las zonas de estudio.

precipitaciones en octubre, se tuvo que esperar el mes de enero para la emergencia y el crecimiento de la papa; el periodo libre de heladas y con precipitaciones duró 114 días (Tabla 3). En Huaraco, las precipitaciones fueron mejor repartidas desde el mes de octubre y más abundantes hasta febrero, totalizando 137 días con precipitaciones y sin heladas. Este alargamiento del ciclo vegetativo contribuye al rendimiento obtenido en papa este año en Huaraco. En 1999-2000, tanto en Patacamaya y Patarani como en Huaraco, las precipitaciones fueron reducidas y la última helada llegó

temprano; la época libre de heladas y con precipitaciones duró 100 días, como consecuencia los rendimientos fueron bajos.

Prácticas de cultivo

Con la labranza se incorpora el material vegetal desarrollado durante el descanso, o mejor dicho lo que queda después de extraer los arbustos para leña, siete meses previamente a la siembra. Este aporte de biomasa al suelo es sobre todo subterráneo. La descomposición de este material se refleja en el nitrógeno del suelo

Tabla 1: Textura del suelo.

Textura	Arena %	Limo %	Arcilla %
Patacamaya			
0-20 cm	64.5	24.0	11.5
20-40 cm	57.9	28.3	13.8
Patarani			
0-20 cm	81.8	4.6	13.6
20-40 cm	61.5	25.1	13.4
Huaraco			
0-20 cm	69.9	19.0	11.1
20-40 cm	72.8	16.1	11.1

Tabla 2: Tratamientos y fechas de ambos ciclos de cultivo de papa. Abreviaciones: I = Patarani, P = Patacamaya, H = Huaraco, D = Papa dulce, A = Papa amarga; DD = dos años de papa dulce, AA = dos años de papa amarga. Símbolos: *Karate 0.5 ml L-1, contra la polilla *Phthorimaea operculella* (dos tratamientos), **Mancoceb 5 gr L-1, contra *Alternaria solani* y *Phytophthora infestans*. Cultivares:

1998-1999 D : *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* "imilla negra"
A : *Solanum x juzepczukii* var. *luki*
1999-2000 D : *Solanum tuberosum* subsp. *andigena* "gendarme"
A : *Solanum x juzepczukii* var. *moroco luki*

Ciclo	1998 - 1999			1999 - 2000		
Sitio	Patarani	Patacamaya	Huaraco	Patarani	Patacamaya	Huaraco
Tratamiento	ID/IA	PD/PA	HD/HA	IDD/IAA	PDD/PAA	HDD/HAA
Siembra	24/11/98	11/11/98	12/11/98	05/11/99	05/11/99	24/11/99
Aporque	9/01/99	8/01/99	8/01/99	08/01/00	12/02/00	12/02/00
Insecticida*	9/02, 20/02	9/02, 20/02	13, 20/02	9/01, 9/02	9/01, 9/02	9/01, 9/02
Fungicida**				19/03		19/03
Cosecha	5-6/05/99	24/04/99	15/05/99	30/04/00	29/04/00	30/04/00

medido antes de la siembra. Se aplica el estiércol seco de ovino en chorro continuo a lo largo del surco, entre los tubérculos semilla que son luego tapados con el arado. El aporque, uno a dos meses después de la siembra, y la cosecha de papa son operaciones manuales. Los rastrojos de papa (raíces, tallos, hojas) resultan mezclados con la tierra en la cosecha, pero las

condiciones de descomposición no son óptimas durante la época seca y fría de abril a octubre. El trabajo del arado para la siguiente siembra de papa homogeniza esta mezcla en los 0-20 cm. En algunos años de déficit forrajero, estos rastrojos pueden ser consumidos por vacunos y ovinos durante la etapa entre cultivos. En la segunda siembra de papa, en noviembre, se aporta de nuevo estiércol de ovino.

Tabla 3: Precipitaciones mensuales y época húmeda libre de heladas durante los ciclos de cultivo (1998-1999 y 1999-2000).

Meses del ciclo de cultivo	11 desde siembra	12	01	02	03	04	Total 11 - 04 (mm)
1998-1999							
Patacamaya							
Patarani							
Lluvia (mm)	0	4.1	67.2	67.3	162.5	32.8	334
1 ^{era} lluvia		21/12	114 días				
Heladas	19/11					14/04	
Huaraco							
Lluvia (mm)	52.2	16.5	88.8	96.9	126.1	17.6	398
1 ^{era} lluvia	18/11						
Heladas	27/11			137 días		14/04	
1999-2000							
Patacamaya							
Patarani							
Lluvia (mm)	1.0	26.2	148.6	61.5	78.8	0	316
1 ^{era} lluvia		23/12	100 días				
Heladas		18/12				2/04	
Huaraco							
Lluvia (mm)	0	36.4	116.9	71.9	38.6	2.2	266
1 ^{era} lluvia		9/12					
Heladas		18/12		101 días		30/03	

Etapas del cálculo del balance de nitrógeno

Construimos un balance de nitrógeno en el cultivo de papa en tres etapas; las ecuaciones respectivas se enumeran con los números en corchetes.

Balance de N en el cultivo de papa

El balance de nitrógeno en cultivo de papa se mide por la diferencia entre ingresos (nitrógeno de la semilla de papa y nitrógeno liberado por los abonos orgánicos) y salidas (nitrógeno de los órganos de la papa), según las siguientes ecuaciones:

$$N \text{ papa absorbido} = N \text{ tubérculos} + N \text{ tallos} + N \text{ hojas} + N \text{ raíces} \quad [1]$$

$$N \text{ balance papa} = N \text{ tubérculo semilla} + (N_g + N_r) - N \text{ papa absorbido} \quad [2]$$

Donde, para N tubérculo semilla, se estima que la totalidad del nitrógeno de la papa semilla ha sido liberada en el suelo hasta la cosecha.

N_g = N liberado por el estiércol durante el ciclo del cultivo de papa. El nitrógeno liberado proviene del estiércol aportado en el cultivo precedente a la papa (si es el caso) y del estiércol aportado en la siembra el mismo año.

N_r = N liberado por los residuos de la primera cosecha de papa (hojas, tallos, raíces) durante el segundo año de cultivo de papa.

Se utilizaron evaluaciones realizadas en Patacamaya de las tasas de mineralización del estiércol ovino y de los residuos de cosecha de papa.

Balance de N en el suelo

La diferencia de nitrógeno mineral del suelo entre siembra y cosecha, que llamamos N balance suelo, mide el nitrógeno mineral potencial para el cultivo:

$$N \text{ balance suelo} = (N_i \text{ 0-20 cm} - N_f \text{ 0-20 cm}) + (N_i \text{ 20-40 cm} - N_f \text{ 20-40 cm}) \text{ [3]}$$

Donde, N_i = Nitrógeno inicial medido en la siembra, N_f = Nitrógeno final medido en la cosecha.

Analizamos muestras de suelo en dos profundidades: 0-20 cm para incluir la capa removida con el arado de palo (15-20 cm) y 20-40 cm para incluir el enraizamiento máximo observado en la papa (25-35 cm). En 1998-1999 se tuvo que aproximar el nitrógeno mineral del suelo solo con el análisis disponible de nitrato y en 1999-2000 con nitrato más amonio (determinación realizada por el Laboratorio de Calidad Ambiental-Instituto de Ecología, en La Paz). El nitrógeno mineral del suelo depende de varios procesos, aporte en las precipitaciones, mineralización, pérdida por lixiviación y extracción por el cultivo, pero es probable que la comparación del nitrógeno total, entre la siembra y la cosecha del cultivo, no hubiera dado diferencia significativa.

Balance de N en suelo y papa

El N balance suelo-papa resulta del balance entre los ingresos al suelo y las salidas netas del cultivo:

$$N \text{ balance suelo-papa} = (N \text{ balance papa [2]} + N \text{ balance suelo [3]}) \text{ [4]}$$

Si este balance es negativo, es que otro aporte del suelo y de origen orgánico ha

compensado este déficit. Si este balance es positivo, significa que constituye un aporte mineral al suelo, eventualmente disponible para el cultivo siguiente.

Resultados

Datos de biomasa

Algunos ajustes fueron necesarios para superar la falta de datos sobre biomasa fraccionada de los órganos de la papa; están señalados con una numeración entre paréntesis en el texto y en las tablas 4, 5 y 8. En 1998-99, la proporción de hojas sobre tallos en la biomasa aérea fue evaluada sobre nueve plantas en Huaraco: 3.57 para papa dulce (coeficiente de variación CV = 23%) y 3.15 para papa amarga (CV = 35%). Se utilizaron estas tasas para calcular las biomásas de hojas y tallos en función de la biomasa aérea en otros sitios y años, anotando (1) en las tablas 4 y 8.

El trabajo para evaluar la biomasa de raíz es muy pesado. Dizes (1992) nota en un ensayo de papa llevado a cabo en Belén, en el Altiplano norte boliviano, que el peso de raíces no sigue al peso de los tubérculos. Entonces se evaluó este peso en base a la biomasa aérea. La proporción de biomasa de raíz sobre biomasa aérea fue medida en la cosecha 1999 para cada tratamiento: 0.62 (ID), 0.61 (IA), 1.36 (PD), 1.21 (PA), 0.38 (HD), 0.42 (HA) (Tabla 4) y extrapolada en la cosecha 2000, indicando (2) en la tabla 8. En un mismo sitio, esta tasa varía muy poco entre papa dulce y amarga. Sus valores más altos en Patacamaya se deben a una biomasa radicular favorecida por una remoción del suelo más profunda con arado de discos y una producción de biomasa aérea muy baja.

Se conoce el peso fresco de tubérculo-semilla por unidad de superficie. La papa amarga tiene más materia seca que la papa dulce. Se asume para cada cultivar el mismo valor de la humedad del tubérculo que el promedio de lo cosechado en los tres sitios: Patarani, Patacamaya y

Tabla 4: Ingresos y salidas de biomasa en un primer ciclo de papa dulce y papa amarga (1998 – 1999). Abreviaciones: I = Patarani, P = Patacamaya, H = Huaraco, D = papa dulce, A = papa amarga. (1) La MS de tallos y hojas se deduce de la biomasa aérea por cálculo en base a la proporción hojas/tallos medida en Huaraco.

Tratamientos	ID	PD	HD	IA	PA	HA
Ingresos (MS kg ha-1)						
Estiércol	1290	2152	2118	1087	1984	1923
Tubérculo						
Semilla	1001	285	305	1086	249	282
Salidas (MS kg ha-1)						
Tubérculos	1494	1368	9892	1394	1783	7892
Tallos	(1) 55.6	(1) 65.4	159.5	(1) 62.4	(1) 80.3	161.7
Hojas	(1) 198.4	(1) 233.6	569.5	(1) 196.6	(1) 252.8	509.3
Raíces	157.5	407	274.8	156.7	402.8	281.5
Profundidad raíz (cm)	23.7	35.3	35	23.3	30.1	33.6

Tabla 5: Contenido en nitrógeno de ingresos y salidas de biomasa (1998-1999). Leyenda: (a) CHN (Laboratorio de Calidad Ambiental, Instituto de Ecología, Bolivia); (b) Nirs, datos corregidos sin agua ni ceniza, CHN (Carbo – Erba), CEFÉ-CNRS, Francia; (1) Para Patarani (ID), se tomó el promedio entre los datos de Patacamaya (PD) y Huaraco (HD); (2) El mismo contenido en nitrógeno esta adoptado por los tres sitios; (3) El contenido en nitrógeno de raíz, medido en Patacamaya (PD), se aplicó a Patarani (ID).

Tratamientos	ID	PD	HD	IA	PA	HA
Ingresos (% MS)						
Estiércol (a)	1.3	1.4	1.5	1.3	1.4	1.5
Tubérculo semilla	0.7	0.7	0.7	0.8	0.8	0.8
Salidas (% MS) (b)						
Tubérculos	0.67	0.65	0.82	0.82	0.65	1.04
Tallos	(1) 0.64	0.61	0.67	(2) 0.71	(2) 0.71	(2) 0.71
Hojas	(1) 1.65	1.63	1.68	1.29	1.34	1.24
Raíces	(3) 0.81	0.81	1.10	0.47	0.59	1.18

Huaraco con 73% para papa dulce y 71% para papa amarga en el ciclo 1998-99, 69% para papa dulce y 58% para papa amarga en el ciclo 1999-2000. No se toma en cuenta en el cálculo el peso de tubérculo-semilla que pudo sobrar hasta la cosecha, por ser muy variado. En la cosecha 1999, los tubérculo-semillas que quedaban en algunas plantas pesaban entre 1-55 gramos de materia fresca.

Datos de nitrógeno

Los valores de nitrógeno total del estiércol entre 1.3-1.8 % de materia seca (Tablas 5 y 9) son coherentes con los análisis de estiércol de ovino hechos en Huaraco por Ruíz & Bustamante (1988): materia orgánica = 63.3%, nitrógeno total = 1.28%, materia seca = 32% y con los valores promedios que el programa FAO-SNAG (1995) indica para el estiércol de ovino en Bolivia: pH = 7.5; N = 1.35%, C/N = 25.2.

Los contenidos en nitrógeno total de los órganos de papa (Tablas 5 y 9) son muy bajos en comparación con las referencias en papa dulce, sean generales o específicas de cultivares andinos (Tabla 12). Los contenidos en nitrógeno del tubérculo y de las hojas se acercan a los valores mínimos citados en la tabla 12, con 0.8% MS y 1.5% MS, respectivamente; el nitrógeno de las raíces es más variable y más cercano a la composición de los tallos que de las hojas.

Para el nitrógeno del suelo, se estima a partir de los datos de 1999-2000 (Tabla 10 a, b) la proporción de nitrato (Nt) sobre el nitrógeno mineral (Nm) en 55.5% (promedio entre 26-76%) y se aplica al contenido en nitratos del suelo en 1998-99 para evaluar el nitrógeno mineral (Tabla 7). Morales (1994) encontró en lugares semi-naturales de Huaraco un porcentaje de nitrato sobre el nitrógeno total del suelo que fluctúa alrededor de 50%, entre 20-80%, pudiendo alcanzar hasta 100% en suelo cultivado.

Balance de nitrógeno

El balance de nitrógeno consiste en comparar los ingresos y salidas en el sistema suelo durante el ciclo de cultivo de papa y estimar las cantidades en stock. Este balance estático, basado principalmente en la biomasa vegetal y secundariamente en los datos de suelo disponibles, permite formular preguntas iniciales sobre las fuentes de nitrógeno movilizadas en el suelo.

Balance de N en el cultivo de papa

Con los ingresos y salidas de biomasa en cada tratamiento (Tablas 4 y 8) y su contenido en nitrógeno (Tablas 5 y 9), se realizó un balance de nitrógeno en suelo y plantas de papa en cada ciclo de cultivo (Tablas 7 y 11). La papa amarga tenía más tallos y menos hojas que la papa dulce. Obviamente, las salidas de N por tubérculos son las más altas. Coûteaux *et al.* (2003) han evaluado las tasas de descomposición de deyecciones ovinas y de residuos de cultivo de papa durante dos años con la técnica de *litter-bags*. Las bolsas de descomposición enterradas con estiércol o con residuos vegetales en un cultivo de papa son desenterradas antes de cada operación cultural y luego enterradas de nuevo. No se toma entonces en cuenta el efecto que podrían tener las operaciones culturales sobre la dinámica de mineralización de la materia orgánica. En base a las fechas de extracción de las bolsitas de descomposición, se han extrapolado las tasas de liberación de nitrógeno en función del nitrógeno inicial. El estiércol ovino ha liberado a los seis meses (177 días) 35.4% del nitrógeno inicial en papa dulce y 32.2% en papa amarga y a los 18 meses (535 días) 62.4% del nitrógeno inicial en papa dulce y 45.7% en papa amarga, respectivamente. Se recalca una diferencia significativa entre papa dulce y papa amarga en el aprovechamiento del estiércol, sobre todo durante el segundo año que ha sido más seco. No se ha liberado más nitrógeno a los 24 meses

Tabla 6: Balance de nitrógeno del suelo entre la siembra y la cosecha (1998-1999). Abreviaciones: Nm* = nitrógeno mineral del suelo, estimado en base a nitrato, según el coeficiente medido de Nt/Nm.

Nitrógeno del suelo	Nitrato siembra (mg kg ⁻¹)	Nitrato cosecha (mg kg ⁻¹)	Balance nitrato (mg kg ⁻¹)	Balance Nm* (mg kg ⁻¹)	Densidad aparente (g/cm ³)	Balance Nm (kg/ha)
Patarani						
				ID		
0-20 cm	1.05	0.84	0.21	0.42	1.51	1.27
20-40 cm	1.05	1.69	- 0.64	- 1.28		- 3.86
Patacamaya						
				PD		
0-20 cm	2.03	-	-		1.49	
20-40 cm	1.05	-	-			
Huaraco						
				HD		
0-20 cm	9.24	1.04	8.2	16.4	1.53	50.18
20-40 cm	1.33	1.19	0.14	0.28		0.86
Huaraco						
				HA		
0-20 cm	9.24	0.3	8.94	12.77	1.4	35.76
20-40 cm	1.33	0.88	0.45	0.75		2.1

o sea que solo queda el efecto físico de esta materia orgánica estable para un tercer año de cultivo.

Los residuos del cultivo de papa, medidos en 1999, se distinguen por su composición en nitrógeno entre las hojas y los tallos con las raíces. Después de 12 meses de incorporar estos residuos al suelo, que incluyen seis meses del periodo inter-cultivo entre cosecha y siembra así como los seis meses del cultivo siguiente de papa, ha sido liberado 72.4% del nitrógeno inicial de las hojas de papa dulce y 69.3% de la papa amarga; 53.2% de los tallos y raíces de papa dulce y 75.4% de los de papa amarga. Para el segundo año, estos porcentajes se aplican solo al saldo del nitrógeno inicial, no liberado durante el primer cultivo de papa. Las hojas se descomponen más rápidamente que los tallos y raíces (Tabla 11). Las hojas de papa amarga se mineralizan menos que las de la papa dulce y sucede lo inverso para tallos y raíces. Se sabe que la papa amarga acumula glicoalcaloides en sus tubérculos, pero no se

sabe si se forman en sus hojas antes de la tuberización y si pueden tener influencia sobre una menor descomposición de estos tejidos que en la papa dulce.

Por otro lado, no se toma en cuenta el trabajo del arado en la siembra ulterior, que vuelve a mezclar estos residuos con el suelo y debería activar su descomposición. Se puede considerar entonces que estas cifras corresponden a una estimación mínima del nitrógeno liberado. Si se considera un cultivo ulterior al segundo año de papa - a los 18 meses - los tallos y raíces de papa liberan 58% del nitrógeno inicial en papa dulce y 54% en papa amarga. Solamente un poco más de la mitad resulta asimilable y el saldo de materia seca tiene entonces solo un efecto físico en el suelo.

Balance de N en el suelo

Las tablas 6 y 10 (a, b) indican los valores de nitrato en 1998-99 y de nitrato y amonio en 1999-2000. Se observan tres rangos de variación

Tabla 7: Balance de nitrógeno en papa (1998-1999). Abreviaciones: N = nitrógeno total, Ng = nitrógeno liberado por el estiércol incorporado en la siembra durante los 6 meses del cultivo; N balance papa = (N tubérculo semilla + Ng) – N papa absorbido; Nm balance suelo = variación del nitrógeno mineral entre siembra y cosecha, sumando 0-20 cm y 20-40 cm; N balance suelo-papa = Nm balance suelo + N balance papa.

Tratamientos	ID	PD	HD	IA	PA	HA
Salidas (kg ha⁻¹)						
N tubérculos	10	8.89	81.11	11.43	11.59	82.08
N tallos	0.36	0.4	1.07	0.44	0.57	1.15
N hojas	3.27	3.81	9.57	2.54	3.39	6.32
N raíces	1.28	3.3	3.02	0.74	2.38	3.32
N papa absorbido	14.92	16.4	94.77	15.15	17.93	92.87
Ingresos (kg ha⁻¹)						
N tubérculo Semilla	7.01	2	2.14	8.69	1.99	2.26
N estiércol	16.77	30.13	31.77	14.13	27.78	28.85
Ng liberado	5.94	10.67	11.25	4.55	8.95	9.29
Balance (kg ha⁻¹)						
N balance papa	- 1.97	- 3.73	- 81.38	- 1.89	- 6.99	- 81.32
Nm balance suelo	0-40 cm	- 2.59	-	51.04	-	- 37.86
N balance suelo-papa	- 4.56	-	-30.34	-	-	-43.46

Tabla 8: Ingresos y salidas de biomasa en un segundo ciclo de papa dulce y amarga (1999-2000). Leyenda: (1) La proporción de tallo/hoja se deduce de Huaraco (cosecha 1999); (2) La biomasa de raíz se deduce de la biomasa aérea usando los ratios medidos en 1999.

Tratamientos	IDD	PDD	HDD	IAA	PAA
Ingresos (MS kg ha⁻¹)					
Estiércol	3465	3952	2807	3341	4254
Tubérculo semilla	633	834	887	443	526
Salidas (MS kg ha⁻¹)					
Tubérculos	3562	688	1949	2307	657
Tallos (1)	135.2	30.4	100	102.3	33.6
Hojas (1)	482.8	108.6	357	322.7	105.8
Raíces (2)	383.2	189	173.7	254.8	168.7

Tabla 9: Contenido en nitrógeno de ingresos y salidas de biomasa (1999-2000). Leyenda: (a) CHN (LCA, IE, Bolivia), (b) Nirs, adoptado por el cálculo del total extraído (CEFE-CNRS, Francia).

Tratamientos	IDD	PDD	HDD	IAA	PAA
Ingresos (% N)					
Estiércol (a)	1.82	1.82	1.87	1.82	1.82
Tub. Semilla	0.7	0.7	0.7	0.8	0.8
Salidas (% N)					
Tubérculo (a)	0.64	2.28	1.37	0.67	1.05
Tallos (b)	0.5	1.04	0.81	0.66	0.98
Hojas (b)	1.59	2.24	2.06	1.47	1.61
Raíces (b)	0.95	1.33	1.26	0.9	1.1

Tabla 10: a) Balance de nitrógeno del suelo entre la siembra y la cosecha (1999-2000). Abreviaciones: Ni = Nitrógeno inicial (siembra), Nf = Nitrógeno final (cosecha), Nt = Nitrato, Nm = Nitrógeno mineral (nitrato + amonio). b) Las densidades aparentes están dadas para el cambio de mg kg⁻¹ a kg ha⁻¹.

a)		Ni	Nf	Ni - Nf	Ni	Nf	Ni - Nf
Nitrógeno (mg kg ⁻¹) Siembra		Cosecha	Balance	Siembra	Cosecha	Balance	
Patarani	IDD	IAA					
	0-20 cm Nt	4.9	2.51	2.39	5.9	1.34	4.56
	Nm	9.4	3.28	6.12	7.4	1.54	5.86
20-40 cm	Nt	1.8	0.79	1.01	4.9	1.58	3.32
	Nm	2.6	1.58	1.02	6.9	2.57	4.33
Patacamaya	PDD	PAA					
	0-20 cm Nt	3.8	2.06	0.74	3.2	2.26	0.94
	Nm	6.5	7.87	- 1.37	5	5.46	- 0.46
	20-40 cm Nt	6.6	5.23	1.37	2.3	2.43	- 0.13
Nm	12.7	12.88	- 0.18	3.4	6.36	- 2.96	
Huaraco	HDD	-	-	-	-	-	-
	0-20 cm Nt	4.3	1.62	2.68	-	-	-
	Nm	6.95	2.38	4.57	-	-	-
	20-40 cm Nt	2	1.82	0.18	-	-	-
Nm	4.55	2.69	1.86	-	-	-	
b)							
Densidad aparente	IDD	IAA	PDD	PAA	HDD		
0-20 cm	1.4	1.3	1.44	1.52	1.53		
20-40 cm	1.37	1.39	1.53	1.38	1.53		

del stock de nitrógeno mineral del suelo (0-20 cm), entre el momento de la siembra y de la cosecha; los tratamientos se clasifican en el mismo orden para la variación del stock de nitrógeno y para el rendimiento de tubérculo de papa:

- positiva o negativa inferior a 3 mg kg⁻¹ en Patarani (ID) y Patacamaya (PDD y PAA);
- positiva superior a 4 mg kg⁻¹ (0-20 cm) en Patarani (IDD, IAA) y Huaraco (HDD);
- positiva superior a 8 mg kg⁻¹ (0-20 cm), en Huaraco (HD, HA).

A cabo del inter-cultivo seco, entre mayo y noviembre, el contenido en nitrógeno al inicio del segundo ciclo (Tabla 10) logra en el horizonte 0-20 cm un valor muy superior al nitrógeno final del primer ciclo (Tabla 6). No se puede explicar esta situación por la mineralización de los residuos de cosecha antes de la siembra del segundo año, ni por lo que queda del estiércol aportado al inicio del primer ciclo. Las condiciones secas y frías del intercultivo no parecen óptimas para esta descomposición, pero la humedad del suelo no disminuye en profundidad durante este periodo (Vacher *et al.* 1994). Puede seguir entonces activo el componente microbiano del suelo y no se descarta la posibilidad de una liberación de nitrógeno a partir de este componente microbiano.

Balance de N en el sistema suelo-papa

Los cuadros 7 y 11 presentan el balance de nitrógeno final en papa y suelo. Cifras inferiores a 5 kg ha⁻¹ se consideran del mismo orden que los errores de evaluación. Se concluye que la reserva del suelo no ha sido movilizada en Patarani. Es el caso del tratamiento ID en 1998-1999 (Tabla 7) y supuestamente de los otros tratamientos de Patarani y Patacamaya que obtuvieron balances muy similares de nitrógeno en el cultivo (IA, PD, PA). En Huaraco donde el balance final de nitrógeno es negativo en 1999,

las cantidades de 35 kg ha⁻¹ (HD) y 32 kg ha⁻¹ (HA) fueron entonces movilizadas a partir del suelo durante los seis meses de cultivo de papa, resultando en un rendimiento de aproximadamente 10 T/ha de MS de papa (Figura 2). En 1999-2000, el balance de nitrógeno da un saldo positivo en todos los tratamientos entre 21 y 34 kg ha⁻¹, que corresponde a un nivel bajo de exportación por la papa (0.7 a 3.5 T/ha para 100 días de ciclo vegetativo con precipitaciones y sin heladas).

Discusión

Discutimos en primer lugar sobre los otros ingresos y salidas que no fueron incluidos en el balance. No se ha incluido el aporte de nitrógeno por las aguas de lluvia, por el bajo nivel de las precipitaciones y la ausencia de referencias correspondientes al Altiplano boliviano. Existen muchas controversias sobre las cantidades de N depositadas de esta manera en los suelos. Los valores indicados en clima templado fluctúan entre 0.74 y 21 kg N ha⁻¹ año⁻¹ (Fassbender 1986), con una medición de 15 kg N ha⁻¹ año⁻¹ reportada por Wolf & van Keulen (1989), que se podría considerar como un promedio. Estas cantidades serían más altas en climas tropicales (6.5-72 kg N ha⁻¹ año⁻¹, Fassbender *op. cit.*). En el Altiplano boliviano, las descargas eléctricas pueden ser intensas, pero la cantidad de lluvia es mucho más baja; no se descarta que el aporte por aguas de lluvia sea significativo sobre el balance de nitrógeno del suelo.

No se tiene tampoco evaluaciones de la lixiviación del nitrógeno en el Altiplano de Bolivia. En Alemania, Mengel & Kirkby (2000) encontraron pérdidas de 0-27 kg N ha⁻¹ año⁻¹ en un suelo franco arenoso con 16% de arcilla. En España, Ortuzar *et al.* (2003) han medido el nitrato y amonio lixiviados en el cultivo de trigo, con una pluviometría de 779 mm de diciembre a junio. Observaron variaciones del contenido de nitratos y de amonio en lixiviados con 18.8 kg ha⁻¹ de nitrógeno lixiviado en el

Tabla 11: Balance de nitrógeno en papa (1999-2000). Abreviaciones: N estiércol 1998 = N del estiércol incorporado en 1998 - N liberado durante los seis meses de cultivo. Se trata entonces del saldo del estiércol aplicado en 1998. Ng 1998 = N liberado por el saldo del estiércol 1998 durante seis meses entre cosecha y siembra y seis meses de cultivo en 1998-1999; N estiércol 1999 = N del estiércol incorporado en 1999; Ng 1999 = N liberado por el estiércol en 1999 durante seis meses de cultivo; Nr = N liberado por los residuos de cultivo de papa durante seis meses entre cosecha y siembra y seis meses de cultivo; Norg = Ng + Nr = total del nitrógeno liberado por estiércol y los residuos de cultivo. N balance papa = (N tubérculo semilla + Norg) - N papa absorbido; N balance suelo-papa = Nm balance suelo + N balance papa.

Tratamientos	IDD	PDD	HDD	IAA	PAA
Salidas (kg ha⁻¹)					
N tubérculos	22.8	15.69	26.7	15.46	6.9
N tallos	0.68	0.32	0.81	0.67	0.33
N hojas	7.68	2.43	7.35	4.74	1.7
N raíces	3.63	2.51	2.19	2.29	1.86
N papa absorbido	34.79	20.95	37.05	23.16	10.79
Ingresos (kg ha⁻¹)					
N tub.semilla	4.43	5.84	6.21	3.54	4.21
Nestiércol 1998	10.83	19.46	20.52	9.58	18.83
Ng 1998	6.76	12.14	12.8	4.38	8.61
N estiércol 1999	63.06	71.93	52.49	60.81	77.42
Ng 1999	22.32	25.46	18.58	19.58	24.93
N residuos hojas	3.28	3.79	9.57	0.8	1.07
Nr hojas	2.37	2.74	6.93	0.55	0.74
N tallos+raíces	1.64	3.7	4.1	2.12	4.18
Nr tallos+ raíces	0.87	1.97	2.18	1.6	3.15
N org	32.32	42.31	40.49	26.11	37.43
Balance (kg ha⁻¹)					
N balance papa	1.96	27.2	9.65	6.49	30.85
Nm balance suelo 0-40 cm	19.93	- 4.5	19.67	27.28	- 9.57
N balance suelo-papa	21.89	22.7	29.32	33.77	21.28

Tabla 12: Referencias sobre el nitrógeno total en órganos de papa dulce (% MS). Fuentes: (1) Rowe & Secor (1993: p. 37), (2) Haverkort & MacKerron (2000: p. 38), (3) Ezeta & McCollum (1972): *Solanum andigena*, cv. Renacimiento, con fertilización 160N-160P-160K, Mantaro, Perú, (4) Carmen del Castillo (1995): cultivar mejorado Alpha y cultivar nativo Runa, Patacamaya, Bolivia.

Cultivares		Tubérculos	Hojas	Tallos	Raíces
General	(1)	0.85 – 2.2	1.5 – 4		
	(2)	1.59 (135 días)	2.23 (120 días)	1.3 (120 días)	
Renacimiento Alpha	(3)	0.89 (195 días)	2.84 (172 días)	0.81 (172 días)	0.95 (172 días)
	(4)	1.4 (deficit hídrico)	2.88 (deficit hídrico)		
Alpha Runa	(4)	1.7	3.13		
	(4)	2.05 (deficit hídrico)	2.7 (deficit hídrico)		
Runa	(4)	2.2	2.6		

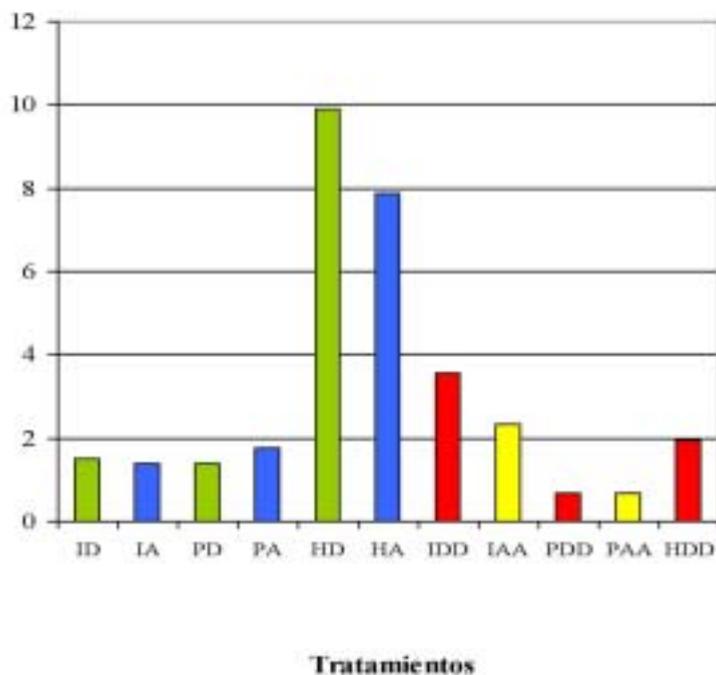


Fig. 2: Rendimientos de papa según cultivar, sitio y año.

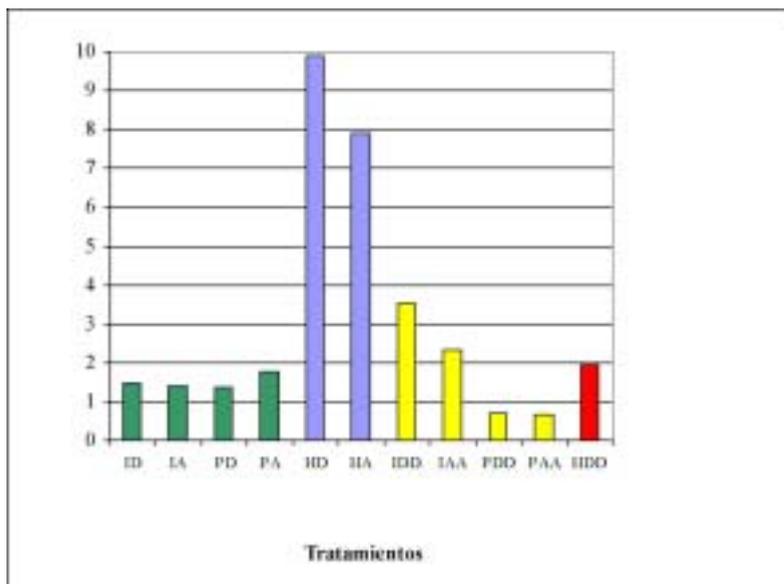


Fig. 3: Rendimientos de papa según el año climático (mm, precipitaciones y dsh, días sin helada).

tratamiento sin fertilizante. Salm (1983) señala que el riesgo de pérdida de nitrógeno mineral por lixiviación es bajo en el Altiplano semiárido, porque la mineralización neta en las mejores condiciones climáticas de la primavera es inmediatamente aprovechada en el crecimiento de las plantas y en aportes a los microorganismos.

Analizamos en segundo lugar las respuestas del cultivo de papa. Hervé & Mita (en prensa) compararon los rendimientos de papa dulce y amarga para ambas campañas agrícolas 1998-99 y 1999-00. El rendimiento en papa aparece condicionado por (1) la duración del ciclo útil de cultivo y (2) la cantidad de nitrógeno mineral inicial y la cantidad liberada en el suelo (Figura 2). En 1998-99, los aportes de estiércol son comparables entre Patacamaya y Huaraco. Los rendimientos en Huaraco superan los de tubérculos (factor 4 a 7) y de biomasa aérea (factor 2) de Patacamaya, por un mayor contenido inicial de nitrógeno en el suelo, un mes de noviembre lluvioso y un ciclo vegetativo

prolongado de un mes sin heladas (Tabla 3). La absorción de nitrógeno que le corresponde no ha sido compensada por la mineralización lenta del estiércol (no se nota el primer año un efecto marcado del estiércol de ovino), ni por el nitrógeno mineral presente en el suelo (Tabla 6). Dizes (1992) no nota tampoco un efecto claro de bostas de vacuno, aplicadas en el primer año de cultivo de papa. En base a una estimación del nitrógeno mineral, se obtiene en Huaraco un déficit de nitrógeno de aproximadamente 35 kg ha⁻¹ en papa dulce y 32 kg ha⁻¹ en papa amarga (Tabla 7), que deberá ser compensado por la mineralización del nitrógeno orgánico del suelo. Dos fuentes son posibles: la biomasa vegetal incorporada en la labranza o el componente microbiológico del suelo alimentado por ella. Otras investigaciones permitirán confirmar cuales fueron estas fuentes. En este sentido, Coûteaux *et al.* (en este número) han evaluado en los terrenos en descanso la biomasa, necromasa y velocidad de mineralización de las principales especies

representativas de los grupos funcionales.

Se toma en cuenta el intercultivo de seis meses en los cálculos de liberación de nitrógeno por el estiércol del año anterior y de los residuos de papa incorporados en la cosecha, con la misma tasa de liberación que durante la fase de cultivo. Como se volvió a aportar estiércol en la segunda siembra de papa, se cuenta con un aporte orgánico total mayor que en el primer año. El balance de nitrógeno después de la cosecha de papa en 2000 deja un aporte al suelo en todos los sitios (Tabla 11). Se recalca en Huaraco un aporte al suelo de 29 kg ha⁻¹ en papa dulce, que no compensa totalmente el déficit del año anterior (35 kg ha⁻¹). Cabe notar que el balance de nitrógeno sería reducido a 11 kg ha⁻¹ al cabo del segundo año si no se hubiera aportado este año también estiércol a la siembra. En los tratamientos IDD, PDD y PAA el balance sería nulo a ligeramente negativo en el caso de no aplicar estiércol en el segundo año. Se puede considerar este aporte como una fertilización de seguridad, sobre todo si la rotación es de tres años de cultivo.

Una evaluación de los dos años sucesivos de cultivo fue solamente posible para la papa dulce. El saldo acumulado de nitrógeno es positivo en Patarani (+ 18 kg ha⁻¹), donde el rendimiento en papa fue bajo los dos años y ligeramente negativo en Huaraco (- 6 kg ha⁻¹), donde el rendimiento fue mucho más alto. El saldo promedio de todos los tratamientos (26 kg ha⁻¹) posibilita que se cultive en un tercer año, pero con un cultivo muy poco exigente en nitrógeno.

Se discute a continuación el posible uso del nitrógeno total, en vez del contenido más variable de nitrógeno mineral del suelo. La única medición de la tasa de mineralización neta anual en el Altiplano central boliviano proviene de Salm (1983), quien muestra entre enero 1981 y mayo 1982 que esta tasa varía según la zona topográfica y la humedad y profundidad del suelo. En el tholar con gramíneas de la planicie de Huaraco, la mineralización varía entre 2% (25-30 cm) y 5% (0-5 cm) del N total. En las colinas con vegetación

arbustiva, fluctúa alrededor del 1% del N total hasta 15 cm de profundidad. En áreas de cultivo de la planicie, varía entre 3-4% del N total (papa con estiércol de ovino en 1980-1981 y quinua en 1981-1982). Adoptaremos la tasa de 1% del N total para nuestra parcela de Huaraco y 2% para la planicie de Patacamaya y Patarani.

Disponemos de mediciones del nitrógeno total en parcelas de Patarani estudiadas para microbiología (Carballas 1999), en función de la duración del descanso: $N_t = 0.055$ (%) después de tres años, $N_t = 0.0515$ (%) promedio de dos parcelas de cinco años de descanso. Consideramos una densidad aparente promedio de 1.5 g cm⁻³ para 0-40 cm y aplicamos la tasa de mineralización anual más baja (1%) a los seis meses de cultivo y / o a los seis meses de descanso correspondiente al periodo intercultivo. En la parcela de cinco años de descanso de Huaraco, se obtuvo 30.9 kg ha⁻¹, un monto un poco inferior al déficit promedio estimado a 34 kg ha⁻¹ en 1999 (Tabla 7). La incertidumbre del nitrógeno total de referencia y de la tasa de mineralización adoptada no nos permite un análisis más preciso. Estas cantidades confirmarían la hipótesis que la mayor fuente de nitrógeno proviene de la mineralización del nitrógeno orgánico. Para validar estas estimaciones en base a los datos obtenidos por Salm en Huaraco (1981-1982), habría sido interesante determinar las tasas de mineralización en las parcelas estudiadas, enterrando bolsitas con suelo y midiendo el nitrógeno mineral producido.

Conclusiones

Al productor le interesa el terreno en descanso, en primer lugar como fuente de forraje para el pastoreo de ovinos y vacunos; en segundo lugar como precedente del cultivo de papa y en tercer lugar como fuente de leña. Dentro de las diferentes funciones del descanso, está la reconstitución de un estado del suelo apto para la producción en un contexto de uso bajo a nulo de insumos químicos.

Quedan establecidas las modalidades del cálculo del balance de nitrógeno en el cultivo de papa y el peso respectivo de las biomásas, aérea y subterránea. El aporte de nitrógeno por el estiércol es significativo solo a partir del segundo año. El aporte en nitrógeno de los residuos del cultivo de papa es muy reducido. No cambiarían mucho los términos del balance si se exportan estos residuos de cultivo para la alimentación de ovinos, como suelen hacer los agricultores durante los años de déficit forrajero. El seguimiento de parcelas campesinas ha demostrado la gran variación de aportes de estiércol ovino en el cultivo de papa (hasta de 1-4). Las limitaciones climáticas explican en parte por qué los mayores aportes de estiércol no se traducen siempre en aumento de rendimiento. Falta también analizar el efecto de las prácticas agrícolas sobre la tasa de mineralización final del estiércol ovino en el suelo y entender con más precisión lo que ocurre durante el periodo del inter-cultivo, seco y frío.

Limitaciones en la profundidad de enraizamiento pueden reducir el nitrógeno total disponible. Hemos trabajado en 0-40 cm para respetar la profundidad máxima de enraizamiento observada en Huaraco, pero muchos suelos del Altiplano central tienen la mayor parte de sus raíces en el horizonte arado a 15-20 cm de profundidad.

En el Altiplano boliviano, Vacher & García (1992) y Vacher *et al.* (1995, 1998), han comparado la resistencia a sequías y heladas de papa dulce y amarga, pero se tiene poca referencia sobre su capacidad respectiva en extraer nitrógeno del suelo (Hervé & Mita 2001). Se sabe que la respuesta a los niveles de fertilización de las especies nativas expresada en peso de tubérculos por hectárea es inferior a la de genotipos mejorados de papa. La mayor profundidad del sistema radicular de papas amargas comparado con papas dulces, tendría consecuencias sobre la alimentación hídrica, el potasio y el fósforo, pero no sobre una mejor captación del nitrógeno mineralizado a partir del estiércol.

Se planteó la hipótesis de un aporte de nitrógeno movilizable en el suelo a cabo del primer año de papa y de un saldo negativo a cabo del segundo año de papa. El resultado obtenido es el inverso, pero por otras razones: un ciclo vegetativo más largo en el primer año y una mayor mineralización de estiércol y residuos en el segundo. No se puede contar con un modelo explicativo sencillo basado sobre el agotamiento de un stock de nitrógeno constituido en el suelo durante el descanso. En este caso, intervienen las condiciones climáticas y la lenta mineralización de la materia orgánica en el suelo, que generan resultados al cabo del segundo año. Además, conviene recalcar que el stock de nitrógeno en el suelo es muy elevado, pero en gran parte no movilizado. La cantidad de nitrógeno mineral movilizada por la vegetación es una mínima parte de este stock de nitrógeno en el suelo y, como tal, es difícilmente detectable y entonces comparable. Por lo tanto, convendría pasar de balances estáticos a análisis de flujos. La mineralización es un flujo continuo. Nuestro balance estático está calculado en base a la cosecha de papa, considerando los montos mineralizados durante seis meses de cultivo. No da cuenta entonces de las posibilidades de sincronización entre la liberación de nitrógeno y los periodos de mayor extracción por los cultivos.

La interpretación de las diferencias en el stock de nitrógeno mineral entre la cosecha y siembra siguiente es delicada porque (1) la fracción mineral del nitrógeno del suelo es muy variable y (2) durante el ciclo, el nitrógeno orgánico se ha podido mineralizar y reorganizar en las plantas sin aparecer en este balance. Se confirma entonces el interés (1) de evaluar los flujos de nitrógeno en forma dinámica y (2) de construir este balance a la escala de la sucesión completa, incluyendo el último año de cebada, lo que permitiría controlar el efecto del saldo de nitrógeno estimado al final del segundo cultivo.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado en el programa europeo Tropandes titulado "Fertility management in the tropical Andean mountains: agroecological bases for a sustainable fallow agriculture" (INCO-DC IC18CT98-0263), liderizado por la Prof. Tarsy Carballas de la Universidad Santiago de Compostela (España). Agradecemos los propietarios de las parcelas estudiadas en Patarani y Huaraco por su paciencia y comprensión y a Claudio Rosales (Instituto de Ecología, La Paz, Bolivia) por sus contactos y apoyo.

Referencias

- Bossio, D.A. & K.G. Cassman. 1991. Traditional rainfed barley production in the Andean highlands of Ecuador: soil nutrient limitations and other constraints. *Mountain Research and Development* 11 (2): 115-126.
- Carballas, T. 1999. First individual annual report 1/10/98 - 30/09/99, Tropandes European Project (ERBIC18CT98-0263), Partner 1, 11 p.
- Coûteaux M.-M., D. Hervé & V. Mita. 2004. Dynamique du carbone et de l'azote des résidus de pomme de terre et de fumier ovin dans une culture de pomme de terre en rotation sur deux ans de l'altiplano bolivien. VI^{ème} journées de l'Ecologie Fonctionnelle, 10-12/03/04, Rennes (Poster). [El resumen está publicado en la versión electrónica accesible en el siguiente sitio internet <http://jef2004.univ-rennes1.fr/resumes.asp?extract=1>]
- Del Castillo, C. 1995. Comportamiento hídrico y fotosíntesis de variedades de papa amarga y dulce en el altiplano central. Tesis de licenciatura de Ingeniería Agronómica, Facultad Agronomía, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, 165 p.
- De Robert, P. & M. Monasterio. 1993. Prácticas agrícolas campesinas en el Páramo de Apure, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Pp.37-54 En: Rabey, M. (ed.). *El Uso de Recursos Naturales en Montañas: Tradición y Transformación*. UNESCO-Orcyt, Montevideo.
- Dizes, J. 1992. Fertilisation minérale et fertilisation organique en conditions d'irrigation minimum. Rapport miméo IRD, La Paz, 11 p.
- Ezeta, F.N. & R.E. McCollum. 1972. Dry-matter production, and nutrient uptake and removal by *Solanum andigena* in the Peruvian Andes. *America Potato Journal* 49 (4): 151-163.
- FAO-SNAG. 1995. Fertisuelos. Soil management and plant nutrition in farming systems. Fertisuelos project - GCPF / BOL / 018 / NET, Field document N° 16, La Paz, 103 p.
- Fassbender, H.W. 1986. Química de suelos con énfasis en suelos de América Latina. IICA, San José. 398 p.
- Haverkort, A.J. & D.K.L. MacKerron (eds.). 2000. Management of nitrogen and water in potato production. Wageningen Press, Wageningen, 353 p.
- Hervé, D., D. Genin & G. Rivière (eds.). 1994. Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes. Instituto Boliviano de Tecnología Agropecuaria-Orstom, La Paz. 356 p.
- Hervé, D. & V. Mita. 2001. Comparación de rendimiento y respuesta al nitrógeno del suelo de variedades de papa amarga y dulce en el altiplano central boliviano. Resúmenes del X Congreso Cultivos Andinos, 4-7/07/01, Jujuy, Argentina, Fundandes-Cip-Condesan-FAO-IDRC-CFI.
- Hijmans, R.J., B. Condori, R. Carrillo & M.J. Kropff. 2003. A quantitative and constraint-specific method to assess the potential impact of new agricultural technology: the case of frost resistant

- potato for the Altiplano (Peru and Bolivia). *Agricultural Systems* 76(3):895-911.
- Janssen, B.H. 1999. Basics of budgets, buffers and balances of nutrients in relation to sustainability of agroecosystems. Pp. 27-56. En: Smaling, E.M.A., O. Oenema & L.O. Fresco (eds.). *Nutrient Desequilibria in Agroecosystems. Concept and Case Studies*. CABI Publishing, Wallingford.
- Mengel, K. & E. Kirby. 2000. Principios de nutrición vegetal. Trad. R. Melgar & M. Ruiz Gallud. Traducción al español de la 4ta. edición (1987). Ed. International Potash Institute, Basel. 692 p.
- Morales, C. (ed.) 1994. Huaraco, comunidad de la puna. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés. Artes Gráficas Latina, La Paz, Bolivia. 261 p.
- Nieto-Cabrera, C., C. Francis, C. Caicedo, P. Gutierrez & M. Rivera. 1997. Response of four Andean crops to rotation and fertilization. *Mountain Research and Development* 17: 273-282.
- Ochoa, C.M. 2001. Las papas de Sudamérica: Bolivia. IFEA-CIP, Lima. 535 p.
- Orlove B., R. Godoy & P. Morlon. 1996. Sistemas de barbecho sectorial. Pp. 86-117. En: Morlon, P. (Ed.). *Comprender la Agricultura Campesina en los Andes Centrales Perú - Bolivia*. Institut Français d'Etudes Andines – Centro de Estudios Regionales Andinos Bartolomé de Las Casas, Lima.
- Ortuzar, M.A., A. Aizpurua, A. Castellón, A. Alonso & J.M. Estavillo. 2003. Evolución del contenido de nitrato y amonio en lixiviados bajo diferentes formas de fertilización nitrogenada en trigo. Pp. 45-49. En: Álvarez-Benedí, J. & P. Marinero (eds.). *Actas de las VI Jornadas sobre Investigación de la Zona no Saturada del Suelo*. Estudios de la Zona No Saturada del Suelo Vol. VI, Valladolid.
- Pestalozzi, H. 2000. Sectoral fallow systems and management of soil fertility: the rationality of indigenous knowledge in the high Andes of Bolivia. *Mountain Research and Development* 20(3):64-71.
- Rowe, R.C. & G.A. Secor. 1993. Managing potato health from emergence to harvest. Pp. 35-40. En: Rowe, R.C. (ed.). *Potato Health Management*. The American Phytopathological Society Press, St. Paul, Minnesota.
- Ruiz, M. C. & Z. Bustamante. 1988. Descomposición de la materia orgánica bajo condiciones controladas. *Ecología en Bolivia* 11: 47-64.
- Salm, H. 1983. La mineralización de nitrógeno en suelos del altiplano central de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 4: 59-72.
- Sarmiento, L., M. Monasterio & 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.
- Vacher, J.-J. & M. García. 1992. Uso consuntivo y comportamiento hídrico de la papa amarga (*Solanum juzepczukii*) y de la papa dulce (*Solanum tuberosum* spp. *andigena*) en el altiplano boliviano. Pp. 69-76. En: Rea, J. & J. J. Vacher (eds.). *La Papa Amarga*. I Mesa redonda: Perú - Bolivia, La Paz, 7-8 Mayo 1991, ORSTOM, La Paz.
- Vacher, J.-J., I. Brugioni & Th. Fellman. 1994. Evolución del balance hídrico invernal en diferentes parcelas de descanso en el Altiplano boliviano. Pp. 127-139. En: Hervé, D., D. Genin & G. Rivière (eds.). *Dinámica del Descanso en los Andes*. IBTA-ORSTOM, La Paz.
- Vacher, J.-J., C. del Castillo & J. Dizes. 1995. Comportamiento hídrico de diferentes especies de papa frente a la sequía en el Altiplano central boliviano. Pp. 180-198. En: *Memorias de la Primera Reunión Internacional de Recursos Genéticos de*

- Papa, Raíces y Tubérculos Andinos, 7-10 de febrero 1994, IBTA-PROINPA, Convenio IBTA-CIP-COTESU, Cochabamba.
- Vacher, J.-J., C. del Castillo, J. Dizes & R. Bosseno. 1998. Une pratique paysanne face aux risques de sécheresse sur l'altiplano bolivien. L'utilisation d'une diversité de *Solanum*. Pp. 55-74. En :
- Biarnès, A. (ed.). La Conduite du Champ Cultivé. Points de vue d'Agronomes. ORSTOM, Col. Colloques et Séminaires, Paris.
- Wolf, J. & H. van Keulen. 1989. Modelling long-term crop response to fertilizer and soil nitrogen. I. Model description and application. Plant and Soil 120: 11-22.

Efecto de leguminosas nativas en terrenos en descanso sobre la microbiota del suelo durante un cultivo de papa (Altiplano central boliviano)

Effects of native legumes from fallow land on soil microbiota during potato crop in central Bolivian Altiplano

R. Sivila de Cary¹ & D. Hervé²

¹Instituto de Ecología, Casilla 10077, La Paz, Bolivia, email: rsivila@caryglobal.com

²Institut de Recherche pour le Développement, IRD, BP 64501, 34394 Montpellier Cedex 5, Francia, email: herve@mpl.ird.fr

Resumen

Pese a los riesgos climáticos, en el Altiplano boliviano el productor campesino valoriza para su subsistencia un suelo pobre mediante un sistema de cultivo con descanso largo y sin usar insumos. La fijación natural del nitrógeno del suelo por las leguminosas nativas que colonizan el descanso podría ser una solución poco costosa para mejorar la producción de papa, que es el primer cultivo de la rotación y base de la alimentación. A partir de la incorporación de esta vegetación al suelo en el momento de la roturación, el componente microbiológico del suelo puede tener un papel decisivo como fuente de nitrógeno disponible para el cultivo de papa. Durante el ciclo agrícola 1999-2000 comparamos en una misma parcela con cinco años de descanso, roturada para papa, dos subparcelas con antecedentes diferentes: una dominada por gramíneas y la otra por leguminosas nativas (*Lupinus otto-buchtienii*, *Trifolium amabile*, *Astragalus micranthellus*). Comparamos entre la roturación, la siembra y la cosecha de papa (*Solanum tuberosum* var. *gendarme*): la biomasa microbiana, el NMP de la población total microbiana y el recuento de bacterias, hongos, actinomicetos y de esporas de micorrizas arbusculares. Durante el cultivo, se evaluó la cobertura del suelo y la altura de las plantas, mientras que en la cosecha se analizó el rendimiento de papa (peso de tubérculo, número de tubérculos por planta, biomasa aérea). La incorporación al suelo de las leguminosas nativas contribuye al componente microbiano del suelo y duplica la producción de papa. Las condiciones de colonización de los terrenos en descanso por las leguminosas nativas y el componente microbiológico del suelo merecen mayor atención investigativa.

Palabras claves: Descanso del suelo, Leguminosas nativas, Microbiota del suelo, Papa, Altiplano boliviano.

Abstract

In the Bolivian Altiplano, peasants manage for subsistence long fallow cropping systems in poor soils with climatic risks. Natural nitrogen fixation during fallowing may be a low cost solution to improve the yield of potato, which is head of rotation and basis of local diet. After ploughing this vegetation into soil, and in low fertility environments, soil microbiological component may play a key function in nitrogen cycling. During the agriculture cycle 1999-2000, in a five-years-fallowing plot, ploughed to crop potato, we have compared two natural vegetation covers, grass and native legumes (*Lupinus otto-buchtienii*, *Trifolium amabile*, *Astragalus micranthellus*). The article

compares the change of soil microbiota population between the ploughing, sowing and harvesting times of potato crop (*Solanum tuberosum* var. *gendarme*). The evaluated components of soil microbiota are firstly microbial biomass and NMP of total microbiota population, and secondly bacteria, fungi, actinomycetes, and mycorrhiza spores. During potato cultivation soil cover, plant height, and final production (tuber weight, number of tubers per plant, above-ground biomass) were evaluated. The incorporation of native legumes to soil contributes to the microbial soil component and duplicates the potato production. Both the spreading conditions of native legumes in fallow land, and soil microbiological component, should be more investigated.

Keywords: Fallow, Native legumes, Soil microbiota, Potato, Bolivian Altiplano.

Introducción

La fertilidad del suelo es un tópico complejo en el que intervienen varios factores en interacción: elementos físicos y químicos, factores biológicos del suelo y limitantes climáticos. En el Altiplano central boliviano, la agricultura campesina valoriza un suelo pobre para su subsistencia, mediante un sistema de cultivo con descanso y sin uso de insumos. La recuperación de la fertilidad del suelo es una de las razones para que las parcelas agrícolas sean sometidas a largos periodos de descanso (Hervé *et al.* 1994, Hervé & Sivila 1997). Pestalozzi (2000) señaló el importante papel de la cobertura vegetal que logra colonizar el descanso en la recuperación de la fertilidad para el primer cultivo de la rotación que es la papa. La calidad de la materia verde incorporada influye en la velocidad de mineralización (Handayanto *et al.* 1997, Heal *et al.* 1997, Vanlauwe *et al.* 1997). Incorporando al suelo hojas de leguminosas, Reyes & Vargas (1999) incrementaron el valor de la biomasa microbiana.

La preocupación por una recuperación natural de la fertilidad en suelos cultivados ha dado lugar en el Altiplano boliviano a propuestas orientadas a incrementar la producción bajo una perspectiva agroecológica. La fijación biológica del nitrógeno (FBN) durante el descanso podría ser una manera de mejorar la calidad del material vegetal incorporado como abono verde o como subproducto agrícola. En cuanto a las leguminosas, el interés científico se ha

concentrado de manera general en una serie de experimentaciones sobre leguminosas cultivadas (Pijnenborg *et al.* 1996). Así Villarroel & Augstburger (1986) estudiaron la fijación de nitrógeno por el tarwi (*Lupinus mutabilis*) y su efecto residual en la cebada (*Hordeum vulgare*). Pérez (1996) midió el efecto de la incorporación de residuos de haba (*Vicia faba*) en el rendimiento del cultivo subsiguiente. Otros autores han experimentado el efecto de leguminosas forrajeras sobre el nitrógeno mineral del suelo y la respuesta del cultivo de papa: Neeteson (1989) con trébol rojo (*Trifolium pratense*) y alfalfa (*Medicago sativa*), Griffin & Hesterman (1991) y Honeycutt *et al.* (1995) con varias leguminosas forrajeras. No se tienen referencias similares de leguminosas nativas.

El aporte de nitrógeno al suelo por la incorporación de leguminosas depende, por una parte, de las interacciones entre el potencial de la leguminosa para fijar el N atmosférico, las características físico-químicas del suelo y las condiciones climáticas (Allen & Allen 1981, Medeiros 1985, MacColl 1989, Giller *et al.* 1994) y por otra parte de la calidad química de los residuos de leguminosas (Reyes & Vargas 1999). Reyes y Vargas concluyeron que las leguminosas con mayor contenido de lignina proveen de nutrientes a la biomasa microbiana a largo plazo. Toomsan *et al.* (1995) cuantificaron la contribución al nitrógeno del suelo por la incorporación de subproductos de cacahuete y soya.

El exudado radicular es considerado como una fuente de energía para la microbiota del

suelo y se conoce que las leguminosas estimulan positivamente la rizósfera. Así Cardoso *et al.* (1992) han encontrado un mayor número de bacterias en la rizósfera del trébol rojo que en la de gramíneas. Los conocimientos locales sobre este aspecto son mucho más reducidos en la zona andina.

Proponemos apreciar también esta disponibilidad adicional de nitrógeno a través de la determinación de la biomasa microbiana del suelo, considerada como un almacén potencial de nutrientes. Sarmiento (1995) relacionó fases de absorción del nitrógeno por el cultivo de papa con la evolución de la biomasa microbiana en terrenos en descanso. Sustentados en la hipótesis que los microorganismos del suelo llegan a constituir un reservorio lábil de elementos nutritivos que puede incrementarse con la incorporación de leguminosas al suelo, analizamos las variaciones que experimenta la microbiota del suelo y controlamos el efecto obtenido en la producción de papa. Para ello se compara, en la parcela de un campesino (Altiplano central boliviano), dos coberturas del suelo claramente diferenciadas: una con leguminosas nativas y otra con gramíneas. Presentamos sucesivamente los resultados del análisis microbiológico y de la producción de papa antes de proponer una interpretación.

Metodología

Área de estudio

Este estudio de caso se realizó en la parcela de un agricultor de la comunidad de Patarani (provincia Aroma del departamento de La Paz, Bolivia), el sitio en Bolivia del programa europeo Tropandes (INCO DC N° IC18-CT98-0263). Se ubica a 3.800 m, al lado de la estación experimental de Patacamaya (17° 15'S, 67° 55'W), en una puna semiárida del Altiplano central boliviano.

La precipitación promedio anual en Patacamaya es de 403 mm, 80% cae entre

noviembre y abril (Vacher 1998). Durante el periodo de crecimiento del cultivo (diciembre a marzo), las precipitaciones son de 285 mm (89-485 mm) y las heladas frecuentes dejan solamente una probabilidad del 20% de obtener una época de 120 días sin temperatura debajo de 2°C (Le Tacon *et al.* 1992). La frecuencia de heladas es casi diaria en la época seca. La figura 1 presenta las precipitaciones diarias desde abril hasta octubre 99 (época seca), tomando en cuenta que los meses de junio y julio no tuvieron precipitación. La figura 2 presenta las precipitaciones diarias desde noviembre 1999 hasta marzo 2000, que fueron casi continuas entre el 30/12/99 y el 27/03/00. El mes de abril 2000 no tuvo precipitaciones y el mes de mayo registró solamente 12 mm el 8/05/00.

Las últimas heladas después de la siembra ocurrieron entre el 1 y el 5 de diciembre 1999 (hasta -5°C) y el 18/12 (-2°C). La ocurrencia de heladas dentro del ciclo de cultivo se indica con flechas en la figura 2; la distribución de las precipitaciones ha minimizado este daño. Las heladas interrumpieron el ciclo al principio del mes de abril, de -1°C a -2°C entre el 2-4/04/00 y menos de -2°C a partir del 16/04/00. Las leguminosas nativas se han adaptado a estas condiciones climáticas, que son adversas para leguminosas cultivadas como el tarwi o las habas. La época del periodo vegetativo, con lluvias y entre heladas, está limitada a menos de cuatro meses (entre el 19 de diciembre y fines de marzo).

Características de la parcela en estudio

La parcela estudiada de cinco años de descanso tiene una textura franco-arenosa a 0-20 cm: arena 65.1%, limo 24.4% y arcilla 10.5%. Las dos subparcelas que guardaremos como tratamientos son colindantes, miden aproximadamente 150 m² cada una, presentan la misma historia cultural, pero una vegetación claramente diferenciada (S. Beck 1999, com. pers., según observación del 24/03/99):

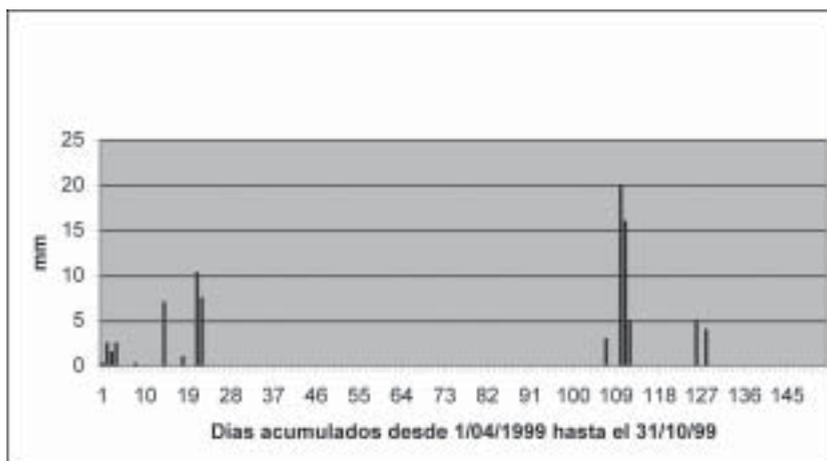


Fig. 1: Precipitaciones diarias entre roturación y siembra (Patacamaya).

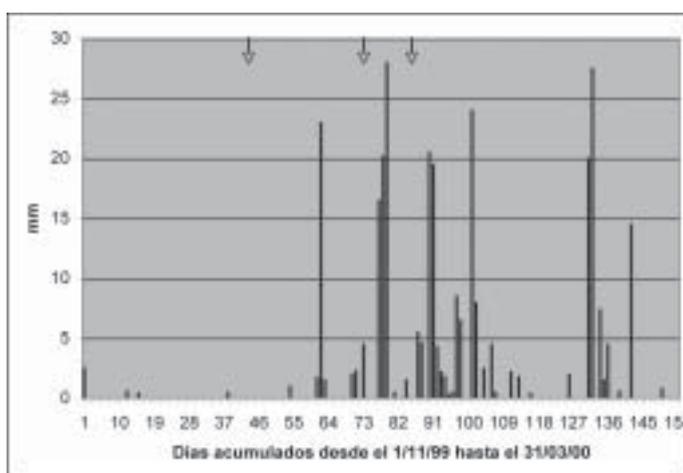


Fig. 2: Precipitaciones diarias, ciclo 1999-2000 (Patacamaya).

- La subparcela denominada L presenta entre herbáceas típicas del descanso (*Oxalis bisfracta*, *Cardionema ramosissima*, *Schkuhria multiflora*) un alto porcentaje de leguminosas nativas (20% de *Lupinus otto-buchtienii*, 10% de *Trifolium amabile* y 3% de *Astragalus micranthellus*);
- La subparcela denominada S carece de leguminosas; presenta 30% de cobertura del suelo con gramíneas (*Nassella pubiflora*,

Chondrosium simplex, *Aristida asplundii*) y una herbácea (*Oxalis bisfracta*).

Esta diferencia de vegetación se debe a una mayor profundidad del suelo en la parte colonizada por las raíces de las leguminosas nativas (Mita 2006). Las leguminosas nativas encontradas son conocidas en Bolivia:

Trifolium amabile (Alemán 1996a), *Lupinus otto-buchtienii* (Alemán 1996b) y *Astragalus* cf. *micranthellus* (Atahuachi & Arrázola 1996).

Ambas coberturas vegetales fueron incorporadas al suelo por una roturación con arado de discos realizada entre el 24/03/99 y el 19/04/99 a una profundidad de 26 cm (promedio de profundidad medido en el corte de suelo dejado por la maquinaria). El terreno quedó así abierto durante siete meses hasta la siembra de papa (4 de noviembre de 1999). Estos meses son secos y fríos (con una temperatura mínima bajo 0°C), pero el suelo no pierde humedad en profundidad por un efecto de *self-mulching* observado por Orsag (1991) y Vacher *et al.* (1994). La cosecha de papa tuvo lugar el 1 de mayo de 2000.

Diseño

Tratándose de un estudio de caso y acompañando el calendario agrícola de la comunidad campesina, se aplicó una encuesta agronómica a una parcela campesina controlada con el siguiente diseño de colecta de datos: dos tratamientos (L y S) de la vegetación precedente al cultivo de papa y tres repeticiones por tratamiento, con 20 plantas de papa en cada repetición. El manejo de las dos subparcelas L y S fue idéntico. El agricultor sembró su parcela el 4/11/99, incorporando en la siembra 3 t/ha de estiércol de ovino, con la variedad de papa *gendarme* (peso promedio de 65.5 g por tubérculo), a una profundidad promedio de 16 cm y una densidad de siembra de 2 t/ha. Con surcos distantes de 70 cm y una distancia entre tubérculos-semilla de 40 cm, se obtuvo una densidad de 35.714 plantas/ha (Tabla 1). Las diferencias de área y pesos entre

las subparcelas fueron controladas al realizar la siembra el mismo agricultor (Tabla 1).

Observación del cultivo

Durante el cultivo de papa se evaluó la cobertura del suelo por follaje en 20 plantas por repetición mediante un cobertor metálico con subdivisiones de 5 x 5 cm y 1 m de altura. Las lecturas toman en cuenta los cuadrantes que tienen más del 50% de follaje. Se evaluó también la altura de las mismas 20 plantas una vez que la brotación de la papa fue generalizada. En la cosecha, se sacaron tres surcos de 20 plantas en cada repetición, midiendo la biomasa aérea, el número de tubérculos por planta y el peso de tubérculos. Posteriormente se determinó la materia seca tanto del tubérculo como de las hojas y tallos y el contenido de nitrógeno del tubérculo.

Análisis microbiano

Para analizar la dinámica de la microbiota del suelo durante el cultivo de papa, se obtuvieron muestras compuestas de suelo en cada subparcela en estudio hasta 20 cm de profundidad, en tres etapas del cultivo: después de la roturación (19/04/99), en la siembra pero antes de la incorporación del estiércol de ovino (4/11/99) y en la cosecha de papa (1/05/2000). Se determinó en ambas subparcelas la población microbiana total (PT), la biomasa microbiana del suelo (N-BMS), la estructura de la microbiota compuesta por bacterias (B), hongos (H), actinomicetos (Act) y las micorrizas arbusculares (MA).

Tabla 1: Características de la siembra de papa en las parcelas con y sin leguminosas nativas.

Tratamiento	Superficie (m ²)	Estiércol (t/ha)	Densidad de siembra (t/ha)	Profundidad (cm)
Con leguminosas	144.3	3.465(63 kg N)	1.975	15.75
Sin leguminosas	159.6	3.026(55 kg N)	2.068	16.75

Para la biomasa microbiana, el muestreo fue realizado en tres sectores (a, b, c) de cada subparcela. De cada sector se tomó cinco submuestras de suelo hasta 20 cm de profundidad, de aproximadamente 250 g cada una, para formar una muestra única de 1-1.5 kg. Las muestras compuestas de suelo se llevaron al laboratorio en una bolsa estéril, evitando el recalentamiento y la desecación. Las muestras se procesaron en el mismo día, luego de tamizarlas a 2 mm y homogeneizarlas. Se tomaron submuestras para determinar el contenido de humedad.

El método químico de fumigación-extracción se usó para determinar la biomasa microbiana (BMS) de acuerdo a Brooks *et al.* (1985), adaptado por Acevedo (1994) y detallado en Sivila & Angulo (en este número). El valor del nitrógeno de la biomasa microbiana es la diferencia entre el nitrógeno determinado en la muestra fumigada y el nitrógeno de la muestra sin fumigar.

En la determinación de la población total microbiana (PT), se utilizó medios líquidos incubados a 28°C por 15 días, estimando su valor por el método del número más probable (NMP) (De Man 1983). Los medios utilizados para el cultivo de esta microbiota fueron descritos por varios autores (Díaz-Raviña *et al.* 1993, Vázquez *et al.* 1993, Sivila 1994, Acea & Carballas 1996). El índice del NMP de la población total (PT) no es muy utilizado en análisis de suelo como lo es el recuento de bacterias, hongos y actinomicetos (Cattelan & Vidor 1990a, b).

La valoración de esporas de hongos formadores de micorrizas arbusculares (MA) se realizó con la metodología de decantación y tamizado. Una muestra de 100 g de suelo se suspende en 1.000 ml de agua, se agita y luego se tamiza el sobrenadante en una serie de tamices (0.71 mm, 0.205 mm, 0.105 mm, 0.053 mm). Esta operación se repite varias veces y las fracciones colectadas se observan al estereoscopio para su valoración en la placa de Doncaster (Sieverding 1983).

Para la determinación de los tres componentes clásicos de la microbiota del suelo, bacterias, hongos y actinomicetos, se utilizó el método del recuento en placa. Con 10 g de la muestra tamizada se realizaron diluciones entre 10^{-1} y 10^{-9} en agua estéril. Se sembró en medios sólidos específicos para cada grupo: los hongos (H), bacterias (B) y actinomicetos (A) y se hizo el recuento de las colonias hasta 5 a 7 días después de incubar a 28°C. Los resultados se expresan en unidades formadoras de colonias (UFC/gramo de suelo seco).

Resultados

El contenido de C y N del suelo es diferente entre ambas subparcelas antes de ser roturadas (Tabla 2). El suelo de la subparcela con leguminosas nativas (L) tiene 1.8 veces más carbono y 1.6 veces más nitrógeno que el suelo de la subparcela sin leguminosas (S). En consecuencia, puede esperarse que la subparcela (L) tenga un comportamiento diferente a lo largo del cultivo de papa.

Comparación de la microbiota del suelo entre ambos tratamientos

La microbiota del suelo se ha valorado con los diferentes métodos descritos anteriormente: 1) la valoración de la biomasa microbiana (BMS) es un método propiamente químico, considerado en los últimos años como más sensible para estudios de la microbiota del suelo; 2) el análisis del NMP de la población total microbiana (PT) es un método microbiológico estandarizado; 3) el recuento de colonias de bacterias, hongos y actinomicetos (B, H, A) permite apreciar la cantidad y la diversidad sin llegar a la identificación de las especies; 4) el recuento directo de esporas de micorrizas arbusculares (MA) ha demostrado ser un indicador interesante en los terrenos agrícolas en descanso (Sivila & Hervé 1994). La tabla 3 sintetiza los valores de la microbiota del suelo en las tres épocas: después de la

Tabla 2: Estado del suelo antes de la roturación en ambos tratamientos. Análisis realizado por Acea J.M. en IIAG (CSIC, España).

Tipo de análisis	Subparcela con leguminosas (L)	Subparcela sin leguminosas (S)
pH	6.9 +- 0.1	6.9 +- 0.1
C %	0.47 +- 0.1	0.26 +- 0.04
N %	0.064 +-0.007	0.039 +- 0.003

roturación, en la siembra y en la cosecha de papa.

Los valores de la microbiota en la parcela L son superiores frente a la parcela S. En la siembra de papa, después de siete meses de haber incorporado el material vegetal al suelo, los resultados de BMS y PT son más altos en la subparcela L. Entre roturación y siembra, la BMS se incrementa del doble en ambos tratamientos y la PT se incrementa por un factor 10 en el tratamiento con leguminosas y un factor 3 sin leguminosas. Entre siembra y cosecha, la BMS sigue creciendo y la PT cae drásticamente, llegando cerca de su valor inicial. Al final del cultivo de papa, en la época de cosecha, se tiene un valor de la BMS menor en la subparcela L, pero un valor de PT diez veces mayor que en la S.

La tabla 3 presenta los valores promedio de recuento en placa de los tres componentes clásicos de la microbiota del suelo: bacterias (B), hongos (H) y actinomicetos (A) para las tres épocas analizadas. Las poblaciones de bacterias y hongos suben entre la roturación, la siembra y la cosecha, siendo las cantidades en la subparcela L superiores a las cantidades en la S, en cada fecha. El caso de los actinomicetos (A) difiere en que el aumento entre roturación y siembra es muy reducido y mucho mayor durante el cultivo de papa. El recuento de actinomicetos presenta valores oscilantes y sin tendencia definida, indicándonos probablemente un error en el recuento de este grupo.

La cantidad de esporas de micorrizas (MA) disminuye entre la roturación y la siembra por ausencia de especies huéspedes y vuelve a crecer entre la siembra y la cosecha de papa. La amplitud de variación es mayor en el tratamiento L, pero la cantidad medida al final es la misma.

Evaluación del cultivo de papa

Durante el cultivo, se evaluó la altura de las plantas en dos fechas y la cobertura en tres fechas, con tres repeticiones. El 8 de enero, la brotación estaba escasa y muy irregular en la parcela sin leguminosas y más avanzada, pero también irregular en la parcela con leguminosas. Esta situación hizo inútil la medición de la altura de plantas en esta fecha. Es la razón por la cual tenemos dos fechas de medición de la altura de plantas, pero tres fechas de medición de la cobertura del suelo por el follaje. Con la tabla 4 se puede interpretar el crecimiento del cultivo en ambos tratamientos.

La cobertura del suelo es muy baja y excesivamente variable en la parcela S. Se debe a un brote incompleto y entonces más tardío que en la parcela L. Pero las diferencias de cobertura entre ambos tratamientos se reducen durante el cultivo (tabla 4): a los 65 días de la siembra la relación es de 1-2.6 y luego, a los 97 y 135 días, esta relación disminuye a una proporción de 1-1.3. La cobertura lograda en la tercera evaluación es mayor y menos variable

Tabla 3: Biomasa y población microbiana del suelo en tres épocas: roturación, siembra y cosecha. * Poblaciones microbianas expresadas en UFC/g suelo seco.

Tratamientos	BMS mgN/kg suelo	MA Nº esp. / g suelo	PT *10 ⁷	B *10 ⁶	H *10 ⁴	Act *10 ⁵	Humedad 0-20 cm %
L Con leguminosas							
Roturación	3.9	9.5	25	4.9	2	0.4	2.9
Siembra	9	2.08	310	11	3.2	60.2	5.1
Cosecha	12.9	10.9	31	13	6.4	26	3.8
S Sin Leguminosas							
Roturación	2.9	8.4	4.5	3.8	1.1	1.6	5.6
Siembra	5.9	6.9	16.6	3.3	3.2	1.1	6.5
Cosecha	15.1	10.9	2.8	10.7	5.6	12	2.7

Tabla 4: Valores promedio de altura y cobertura de plantas en el cultivo de papa en ambos tratamientos (el coeficiente de variación va entre paréntesis).

Fechas de control	Tratamiento con leguminosas L	Tratamiento sin leguminosas S
Días desde la siembra	Altura (cm)	Altura (cm)
9/2/00	38.1 (10.3%)	36.7 (9.7%)
8/3/00	42.6 (20.5%)	38.1 (10.3%)
	Cobertura (cm ²)	Cobertura (cm ²)
65 días 8/01/2000	140 (36%)	53 (94%)
97 días 9/02/2000	745 (16.7%)	563 (20%)
135 días 18/03/2000	1158 (21.2%)	918 (29%)

en la subparcela L. Con una distancia entre plantas de 40 cm, la cobertura máxima de una planta de papa, hasta que se toquen los follajes de dos plantas vecinas, es de 1256 cm². Se puede considerar entonces que la cobertura máxima del suelo fue lograda a fines de marzo en el tratamiento con leguminosas.

El mayor crecimiento en altura ocurrió tarde, principalmente desde enero, después que el brote esté generalizado. Comparando las alturas entre las dos fechas de observación, aparece que se estará llegando a una altura

máxima en marzo, al mismo tiempo que se logra una cobertura casi continua entre plantas. En todo caso, la diferencia de altura de plantas entre ambos tratamientos es reducida y el coeficiente de variación más elevado cuando la altura es mayor. El crecimiento durante las fases de emergencia e instalación del follaje ha podido variar por la movilización de una cantidad desigual de nutrientes.

El mayor crecimiento inicial de la papa en el tratamiento con leguminosas se traduce por una tuberización más precoz y un mayor

número de tubérculos por planta en la cosecha (Tabla 5). Las diferencias del crecimiento foliar observadas en la tabla 4 se traducen en la cosecha por una biomasa aérea cuatro veces más importante, una materia seca de tubérculos tres veces más alta y finalmente un rendimiento y un índice de cosecha dobles para el tratamiento L. El precedente con leguminosas nativas no aumenta significativamente el contenido en nitrógeno del tubérculo.

Discusión

El contenido en C y N de la parcela L antes de la roturación es un indicador de la capacidad de las leguminosas nativas para fijar el N atmosférico y enriquecer el suelo. Se observa entre la roturación y la siembra que la incorporación al suelo de la vegetación nativa desarrollada durante el descanso ha aumentado la población microbiana total del suelo (PT) en ambas parcelas, en mayor proporción en la parcela con leguminosas. La biomasa microbiana (BMS) crece desde la roturación hasta la siembra y luego desde la siembra hacia la cosecha. El crecimiento observado es mayor en la subparcela con leguminosas que en la que presentaba gramíneas.

Los datos de la cosecha (tabla 3) indican por una parte que la biomasa microbiana continúa

formándose más allá de los siete meses sin vegetación (abril a noviembre) y para los cultivos subsiguientes. Por otra parte, la disminución de la PT se traduce por una mortalidad de microorganismos que probablemente contribuyen a la reserva de nutrientes del suelo.

En cuanto a la valoración de bacterias (B) y hongos (H), la diferencia en cada época entre ambos tratamientos - L y S - es mayor para bacterias que para hongos. Cattelan & Vidor (1990a, b) establecen que los microorganismos son estimulados por exudados y tejidos radiculares de las leguminosas, siendo más claro el efecto para bacterias que para hongos.

La disminución del número de esporas de MA entre la roturación y la siembra puede atribuirse a la ausencia de vegetación hospedera de estos hongos simbióticos y a las condiciones desfavorables durante los siete meses secos y fríos.

El control del crecimiento y de la producción de papa tiene la finalidad de verificar el efecto en la elaboración del rendimiento de papa de las diferencias constatadas entre ambos tratamientos. Las diferencias se notan desde el inicio del posible periodo de crecimiento (definido por la época libre de heladas) y le siguen durante todo el cultivo. Esto dejaría entender que la liberación de nutrientes también

Tabla 5: Rendimiento de la producción de papa en ambas parcelas del estudio. Leyenda: *IC = peso tubérculos cosechados/peso tubérculos semilla; **Análisis realizado en el Laboratorio de Calidad Ambiental (LCA), Instituto de Ecología en La Paz.

Variables evaluadas en la cosecha	Con leguminosas L	Sin leguminosas S
Rendimiento (MV) (t.ha ⁻¹)	20.86	9.89
Índice de cosecha*	10.6	4.8
Materia seca tubérculo (t.ha ⁻¹)	5.9	2.1
Materia seca aérea (t.ha ⁻¹)	1.18	0.32
Nº tubérculos/planta	18.7	13.7
N en el tubérculo (mgN kg ⁻¹)**	0.63	0.6

es continua y siempre desigual, favoreciendo al tratamiento L.

Entre la siembra y la cosecha, sigue creciendo la biomasa microbiana del suelo, que se puede relacionar con su función de reservorio de nutrientes potencialmente disponible para el siguiente cultivo (Smith & Paul 1990, García & Morón 1992). Solamente un análisis dinámico permitiría comprobar a lo largo del desarrollo del cultivo y de la sucesión de cultivos la sincronización entre oferta y demanda de nitrógeno. Además, no conocemos el ritmo de liberación de nutrientes por la biomasa microbiana.

Conclusiones y recomendaciones

De los resultados obtenidos y por las interpretaciones efectuadas, se llegan a las siguientes conclusiones:

1. La incorporación al suelo de la vegetación colonizadora del descanso por la roturación del suelo favorece a la microbiota del suelo.
2. Las leguminosas nativas *Lupinus otto - buchtienii*, *Trifolium amabile* y *Astragalus micranthellus* que colonizaron a cabo de cinco años una parcela de descanso, al ser incorporadas al suelo por la roturación, hacen una contribución mayor que las gramíneas al componente microbiano de la fertilidad del suelo.
3. El incremento del rendimiento de papa en las parcelas con incorporación de leguminosas nativas es muy importante, en comparación a las expectativas de aumento de la producción conocidas en las condiciones del Altiplano boliviano.
4. Este análisis microbiológico preliminar abre muchas perspectivas sobre la relación entre la microbiota del suelo y la liberación de nutrientes para el cultivo, cuyo efecto se puede apreciar con un diagnóstico de la elaboración del rendimiento. Su estudio

aplicado a las leguminosas nativas del descanso es una manera original de combinar la dinámica del nitrógeno en el suelo durante el descanso y durante el primer año de cultivo.

5. Para profundizar este análisis, se recomienda inventariar las leguminosas nativas aptas para colonizar los terrenos en descanso y estudiar sus condiciones de instalación en terrenos con relativamente pocos años de descanso.
6. La siembra de leguminosas nativas, luego de una recolección adecuada de semilla, puede ser una práctica a difundir en la agricultura con descansos largos con la finalidad de acortar la duración del descanso. Se recomienda cosechar semillas, estudiar su poder germinativo y sembrar en zanjas filtrantes estas leguminosas nativas, previamente al cultivo de papa.

Agradecimientos

Este estudio fue financiado por la Comunidad Europea dentro del proyecto Tropandes (INCO-DC IC18CT98-0263). Los autores agradecen al Sr. Ignacio Patzi, dueño de la parcela estudiada en la comunidad de Patarani, al Dr. Stephan Beck por sus determinaciones botánicas y al Msc. Victor Mita por su colaboración en los muestreos y seguimiento del cultivo.

Referencias

- Acea, M.J. & T. Carballas. 1996. Changes in physiological groups of microorganism in soil following wildfire. *FEMS Microbiology Ecology* 20: 33-39.
- Acevedo, D. 1994. Metodología para la determinación del nitrógeno en materiales ecológicos. Universidad de los Andes. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales, Mérida. 26 p.
- Alemán, F. 1996a. Layu-layo (*Trifolium amabile* H.B.K.). Otras leguminosas forrajeras de la zona andina. Pp. 347-350. En: Meneses,

- R., H. Waaijenberg & L. Piérola (eds.). Las Leguminosas en la Agricultura Boliviana: Revisión de Información. Proyecto Rhizobiología Bolivia, Cochabamba.
- Alemán, F. 1996b. Otras leguminosas forrajeras de la zona andina. Pp. 365-370. En: Meneses, R., H. Waaijenberg & L. Piérola (eds.). Las Leguminosas en la Agricultura Boliviana. Proyecto Rhizobiología Bolivia, Cochabamba.
- Allen, O.N. & E.K. Allen. 1981. The leguminosae – A source book of characteristics, uses and nodulation. The University of Wisconsin Press, Wisconsin. 812 p.
- Atahuachi, M. & S. Arrázola. 1996. Catálogo de leguminosas nativas en Cochabamba. Pp. 409-423. En: Meneses, R., H. Waaijenberg & L. Piérola (eds.). Las Leguminosas en la Agricultura Boliviana. Proyecto Rhizobiología Bolivia, Cochabamba.
- Brooks, P.C., A. Ladman, G. Prudent & D.S. Jenkinson. 1985. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil. Soil Biol. Biochem. 17: 837-842.
- Cardoso, E.J., S.M. Tsai & M.C. Neves. 1992. Microbiología do solo. Sociedad Brasileira de la Ciencia do Solo, Campinas. 360 p.
- Cattelan, A.J. & C. Vidor. 1990a. Sistemas de culturas e a população microbiana do solo. R. Bras. Ci. Solo. Campinas 14: 125-132.
- Cattelan, A.J. & C. Vidor. 1990b. Fluctuações na biomassa, atividade e população microbiana do solo, em função de variações ambientais. R. Bras. Ci. Solo. Campinas 14: 133-142.
- De Man, J.C. 1983. MNP tables, corrected. Eur. J. Appl. Microbiol. Biotechnol. 17: 301-305.
- Díaz-Raviña, M., M.J. Acea & T. Carballas. 1993. Seasonal fluctuations in microbial populations and available nutrients in forest soils. Biol. Fertil. Soils 16: 205-210.
- FAO, 1985. Manual técnico de la fijación simbiótica del nitrógeno. ONU-FAO, Roma. 155 p.
- García, M. & A. Moron. 1992. Estudios de C, N y P en la biomasa microbiana del suelo en tres sistemas de rotación agrícola. Rev. INIA Inv. Agr. 1 (1): 111-126.
- Giller, K.E., J. F. McDonagh & G. Cadisch. 1994. Can biological nitrogen fixation sustain agriculture in the tropics? Pp. 167-174. En: Syers J.K. & Rimmer D.L. (eds.). Soil Science and Sustainable Land Management in the Tropics. University of Newcastle, Cambridge University Press, Cambridge.
- Griffin, T.S. & O.B. Hesterman. 1991. Potato response to legume and fertilizer nitrogen sources. Agronomy Journal 83(6): 1004-1012.
- Handayanto, E., G. Cadish & K.E. Giller. 1997. Regulating N-mineralization from plant residues by manipulation of quality. Pp. 175-185. En: Cadish, G. & K.E. Giller (eds.). Driven By Nature: Plant Litter Quality and Decomposition. C.A.B. International, Cambridge University Press, Cambridge.
- Heal, O.W., J.M. Anderson & M.J. Swift. 1997. Plant litter quality and decomposition: an historical overview. Pp. 3-30. En: Cadisch, G. & K.E. Giller (eds.). Driven By Nature: Plant Litter Quality and Decomposition, C.A.B. International, Cambridge University Press, Cambridge.
- Hervé, D., D. Genin & G. Rivière. 1994. Dinámicas del descanso de la tierra en los Andes. ORSTOM-IBTA, La Paz. 356 p.
- Hervé, D. & R. Sivila. 1997. Efecto de la duración del descanso sobre la capacidad de producir en las tierras altas de Bolivia. Pp. 189-199. En: Liberman, M., Baied, C. (eds.). Desarrollo Sostenible en Ecosistemas de Montaña: Manejo de Áreas Frágiles en los Andes. Universidad de las Naciones Unidas, La Paz.

- Honeycutt, C.W., W.M. Clapham & S.S. Leach. 1995. Influence of crop rotation on selected chemical and physical properties in potato cropping systems. *American Potato Journal* 72 (12): 721-735.
- Le Tacon, Ph., J.J. Vacher & E. Imaña. 1992. Los riesgos de heladas en el Altiplano boliviano. Pp. 287-291. En: Morales D., J.J. Vacher (eds.). *Actas del VII Congreso internacional sobre cultivos andinos*. IBTA-CIID, La Paz.
- MacColl, D. 1989. Studies on maize (*Zea mays*) at Bunda, Malawi. II Yield in Short Rotation with Legumes. *Expl. Agric.* 25: 367-374.
- Medeiros, J.C. 1985. Sistemas de culturas adaptadas a productividad, recuperação e conservação do solo. Tesis de grado, Faculdade de Agronomia, UFRCS, Porto Alegre.
- Mita, V. 2006. Calibración de un modelo de simulación en sistemas de cultivo con descanso largo en el altiplano boliviano. Tesis Msc. Agronomía UNALM, Lima. 84 p.
- Neeteson, J.J. 1989. Effect of legumes on soil mineral nitrogen and response of potatoes to nitrogen fertilizer. En: Vos, J. C.D. Van Loon, G.J. Bollen (eds.). *Effects of Crop Rotation on Potato Production in the Temperate Zones*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. *Developments in Plant and Soil Sciences* 40: 89-93.
- Orsag, V. 1991. Perspectivas del manejo de suelos en el Altiplano central como alternativa para mejorar su régimen hídrico. Pp. 303-310. En: D. Morales & J.J. Vacher (eds.). *Actas del VII Congreso Internacional de Cultivos Andinos*, La Paz.
- Pérez, C. 1996. Leguminosas en sistemas de cultivo de la zona andina. Pp. 97-122. En: R. Meneses, H. Waaijenberg, L. Piérola (eds.). *Las Leguminosas en la Agricultura Boliviana, Proyecto Rhizobiología Bolivia, Cochabamba*.
- Pestalozzi, H. 2000. Sectoral fallow systems and management of soil fertility: the rationality of indigenous knowledge in the high Andes of Bolivia. *Mountain research and development* 20 (3): 64-71.
- Pijnenborg, J., V. Oller, J. Jiménez & R. Barba. 1996. Fijación biológica de nitrógeno (FBN). Pp. 67-96. En: Meneses, R., H. Waaijenberg, L. Piérola (Eds.). *Las Leguminosas en la Agricultura Boliviana, Proyecto Rhizobiología Bolivia, Cochabamba*.
- Reyes, R. G. & S.E. Vargas 1999. Leguminosas: calidad, mineralización y efecto sobre la biomasa microbiana del suelo. *Ciencia Ergo Sum.* 5 (3): 305-311.
- Sarmiento, L. 1995. Restauration de la fertilité dans un système agricole à jachère longue des hautes Andes du Vénézuéla. Ph.D. dissertation. Université de Paris – Sud, Paris. 237 p.
- Sieverding, E. 1983. Manual de métodos para la investigación de micorrizas V.A. en el laboratorio. CIAT, Cali. 121 p.
- Sivila, R. 1994. Comportamiento de la microflora del suelo bajo un agroecosistema de rotación de cultivos en la región de Huaraco, Altiplano Central. *Ecología en Bolivia* 23: 33-47.
- Sivila, R. & D. Hervé. 1994. El estado microbiológico del suelo, indicador de la restauración de la fertilidad. Pp. 185-197. En: Hervé, D., D. Genin & G. Rivière (eds.). *Dinámicas del Descanso de la Tierra de los Andes*, IBTA-ORSTOM, La Paz.
- Smith, L. J. & E. A. Paul. 1990. The significance of soil microbial biomass estimations. P. 357-396. En: Bollag, J.M. & G. Stotzky (eds.). *Soil Biochemistry* 6. Marcel Dekker, Nueva York.
- Toomsan, B., J.F. McDonagh, V. Limpinuritana & K.E. Giller. 1995. Nitrogen fixation by groundnut and soybean and residual nitrogen benefits to rice in farmers' field

- in Northeast Thailand. *Plant and Soil* 175: 45-46.
- Vacher, J.J., 1998. Responses of two main Andean crops, quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) and papa amarga (*Solanum juzepczukii* Buk.) to drought on the Bolivian Altiplano: Significance of local adaptation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 68: 99-108.
- Vacher, J.J., I. Brugioni & Th. Fellman. 1994. Evolución del balance hídrico invernal en diferentes parcelas de descanso en el Altiplano boliviano. Pp. 141-153. En: Hervé, D., D. Genin, G. Rivière (Eds.). *Dinámica del Descanso en los Andes*. ORSTOM-IBTA, La Paz.
- Vanlauwe, B., J. Diels, N. Sanginga & R. Merckx. 1997. Residue quality and decomposition: an unsteady relationship. Pp. 157-166. En: Cadisch, G. & K.E. Giller (eds.). *Driven by Nature: Plant Litter Quality and Decomposition*. C.A.B. International, Cambridge University Press, Cambridge.
- Vázquez, F., M.J. Acea & T. Carballas. 1993. Soil microbial populations after wildfire. *FEMS Microbiology Ecology* 13: 93-104.
- Villaroel, J. & F. Augstburger. 1986. El tarhui (*Lupinus mutabilis* Sweet), fijación y aporte de nitrógeno al suelo y su efecto residual en cebada (*Hordeum vulgare*). V Congreso Internacional de Agricultura Andina, Puno. 20 p.

“Ecología en Bolivia” agradece profundamente a quienes actuaron como revisores de los capítulos que conforman este número especial de TROPANDES:

Gehard Gerold	Instituto Geográfico, Göttingen, Alemania
Pierre Morlon	INRA, Dijon, Francia
Eduardo Palenque	Instituto de Investigaciones Físicas, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia
Hansueli Pestalozzi	Instituto de Geobotánica, Universidad de Berna, Suiza
Barbara Ruthsatz	Universidad Trier, Trier, Alemania
Jean-Joinville Vacher	IRD, La Paz, Bolivia



UNIÓN EUROPEA



CONTENIDO

Homenaje a Pierre Bottner

Prefacio

Tarsy Carballas1

Introducción - Balance de investigaciones sobre la reconstitución de la fertilidad del suelo en el Altiplano central Boliviano (TROPANDES - Bolivia)

Dominique Hervé & Stephan Beck1

Evolución del sistema de aynuqa durante una década en cuatro comunidades del Altiplano boliviano

Claudia Chumacero Moscoso & Magda Camacho19

Dinámica sucesional de la vegetación en un sistema agrícola con descanso largo en el Altiplano central boliviano

Teresa Ortuño, Stephan Beck & Lina Sarmiento40

El ciclo global del carbono y sus consecuencias en el Altiplano boliviano

Bernard Saugier & Jean-Ives Pontauiller71

Descomposición de la hojarasca y raíces en un sistema de descanso largo (Altiplano boliviano)

Marie-Madeleine Coûteaux, Dominique Hervé & Stephan Beck85

Efecto del descanso agrícola sobre la microbiota del suelo (Patarani - Altiplano central boliviano)

Ruth Sivila de Cary & Wilma Angulo103

Modelización de la evolución de la materia orgánica en suelos en descanso (Altiplano seco boliviano)

Pierre Bottner, Dominique Hervé, Ruben Callisaya, Klaas Metselaar & Marc Pansu116

Construcción de un balance de nitrógeno en cultivos de papa bajo rotación con largo descanso

Dominique Hervé, Víctor Mita & Marie-Madeleine Coûteaux133

Efecto de leguminosas nativas en terrenos en descanso sobre la microbiota del suelo durante un cultivo de papa (Altiplano central boliviano)

Ruth Sivila de Cary & Dominique Hervé154

Este número especial ha sido posible gracias al financiamiento de la Unión Europea, MOSANDES, IRD y el Instituto de Ecología.