

# Formación de doseles con *Lupinus mutabilis* y *Vicia benghalensis* para la restauración ecológica de zonas semiáridas en el Macizo de Iguaque (Villa de Leyva, Colombia)

Canopy formation with *Lupinus mutabilis* and *Vicia benghalensis* for the ecological restoration of semi-arid zones in the Macizo de Iguaque (Villa de Leyva, Colombia)

Luis Alejandro Angulo-D<sup>1\*</sup>, Orlando Vargas-R<sup>2</sup>, Leonor Nieves-De la Hoz<sup>3</sup>

- Recibido: 24/Oct/2020
- Aceptado: 28/Jul/2022
- Publicación en línea: 11/Ene/2023

**Citación/Citation:** Angulo-D LA, Vargas-R O, Nieves-De La Hoz L. 2023. Formación de doseles con *Lupinus mutabilis* y *Vicia benghalensis* para la restauración ecológica de zonas semiáridas en el Macizo de Iguaque, Villa de Leyva (Colombia). *Caldasia* 45(3):296-309. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v45n3.91010>

## RESUMEN

La restauración ecológica de zonas áridas y semiáridas presenta múltiples retos por las complejas interacciones entre los factores bióticos y abióticos, que afectan las dinámicas del ecosistema. En este trabajo se evaluó la formación de doseles con dos especies de leguminosas de ciclo corto, *Lupinus mutabilis* y *Vicia benghalensis*, para desarrollar núcleos de regeneración que permitan superar las barreras bióticas y abióticas a la restauración. Se hicieron seis parcelas para cada especie con densidades de siembra de 40 y 60 cm. Las variables medidas para los tratamientos fueron: altura, supervivencia, porcentaje de cobertura y análisis fisicoquímicos y microbiológicos del suelo. Se presentó una supervivencia del 54 %, no se alcanzaron las alturas esperadas (< 30 cm), los porcentajes de coberturas fueron bajos (< 15 %) y no hubo diferencias significativas entre las tasas de crecimiento de los tratamientos ( $p > 0,05$ ). Los resultados más importantes se reportan en el suelo con cambios en el N, K, Mg, Ca y la actividad microbiana. El estrés hídrico de la época del experimento es la principal restricción al crecimiento. Los cambios a nivel de suelo respaldan el uso de estas especies para la conformación inicial de núcleos herbáceos, por ello se recomienda utilizar técnicas que permitan superar la barrera del déficit hídrico, para mejorar la efectividad de esta estrategia en la restauración ecológica del Sur del Macizo de Iguaque.

**Palabras clave:** Leguminosas, facilitación, estrategias de restauración, gramíneas invasoras.

<sup>1</sup> Universidad Nacional de Colombia (Sede Bogotá). Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. [laangulod@unal.edu.co](mailto:laangulod@unal.edu.co).

<sup>2</sup> Universidad Nacional de Colombia (Sede Bogotá). Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. [jovargasr@unal.edu.co](mailto:jovargasr@unal.edu.co).

<sup>3</sup> Universidad Nacional de Colombia (Sede Bogotá). Facultad de Ciencias, Departamento de Biología. [lcnievesh@unal.edu.co](mailto:lcnievesh@unal.edu.co).

\* Autor para correspondencia.



## ABSTRACT

Ecological restoration of arid and semi-arid zones involves several challenges due to the complex interactions between biotic and abiotic factors, that affect successional processes and the dynamics of these ecosystems. In this work we evaluated the formation of canopies with two short-cycle species of legumes, *Lupinus mutabilis* and *Vicia benghalensis*, to create regeneration nuclei that will overcome biotic and abiotic barriers to restoration. Six plots were made for each species with different sowing densities at distances of 40 and 60 cm. The variables measured for the treatments were: height, survival rate, percentage of coverage and physicochemical and microbiological soil analysis. Survival rate was 54 %, expected heights were not reached (< 30 cm), coverage percentages were low (< 15 %) and there were no significant differences between growth rates of the treatments ( $p > 0.05$ ). The main results are reported in soil with changes in N, K, Mg, Ca and microbial activity. Water stress at the time of the experiment is the main growth restriction. Changes at soil support the use of these species for the initial formation of herbaceous nuclei, so it is recommended the use of techniques to overcome the water deficit barrier, to improve the effectiveness of this strategy in the ecological restoration of the southern part of Macizo de Iguaque.

**Keywords:** legumes, facilitation, restoration strategies, invasive grasses.

## INTRODUCCIÓN

La restauración ecológica de áreas degradadas en zonas áridas y semiáridas es un desafío actual en muchas regiones del planeta por las complejas interacciones entre los factores bióticos y abióticos, que afectan los procesos sucesionales y las dinámicas del ecosistema, limitando el avance y el éxito de la restauración ecológica (Castro *et al.* 2002, Bochet *et al.* 2007, Brown *et al.* 2008, James *et al.* 2013, Busso y Pérez 2018, Pérez *et al.* 2019b). Esto ha promovido las investigaciones relacionadas con el manejo de este tipo ecosistemas, con el fin de revertir los procesos de degradación y pérdida de la biodiversidad, elementos importantes en la economía y el bienestar humano (Aerts *et al.* 2007, Bainsbridge 2007, Pérez *et al.* 2019a).

El Macizo de Iguaque ha sido escenario de múltiples disturbios que han afectado la estructura y los atributos funcionales de sus ecosistemas. La erosión, los incendios forestales y la invasión de especies exóticas, son actualmente una gran amenaza y por esta razón es necesario implementar técnicas que permitan contrarrestarlas. Los suelos de la zona sur del macizo presentan características de ecosistemas secos degradados como: baja fertilidad, baja disponibilidad de nitrógeno y fósforo, baja capacidad de retención de agua, pH bajos, escasa materia orgánica, poca profundidad y pedregosidad (Molano 1990, Thomas

*et al.* 2006). La invasión de la gramínea *Melinis minutiflora* Beauv. es un escenario relevante en la restauración del Macizo, debido a que las gramíneas son especies que tienen una capacidad competitiva capaz de desplazar las especies nativas, generar efectos geomorfológicos y microclimáticos negativos, pérdida de nutrientes y capacidad para interrumpir la sucesión ecológica (D'Antonio y Vitousek 1992). Además, *M. minutiflora* tiene la capacidad de invadir zonas perturbadas en un periodo de corto tiempo (Martins *et al.* 2011). Sin embargo, el principal impacto de las gramíneas invasoras es la alteración de los regímenes de fuego de los ecosistemas, al cambiar la frecuencia, intensidad y velocidad de propagación de los incendios (D'Antonio y Vitousek 1992, Smith y Tunison 1992, Williams y Baruch 2000).

Una técnica de restauración efectiva en zonas donde la pérdida de capa vegetal ha permitido el establecimiento de invasoras, es la formación de doseles (León *et al.* 2007, Díaz-Espinosa y Vargas 2009, Ammondt y Litton 2012, Castiblanco-Álvarez 2012, Thaxton *et al.* 2012, Ávila 2014). Es una alternativa para disminuir la erosión, mejorar el suelo y modificar las condiciones microambientales del ecosistema, que tiene como propósito sobrepasar las barreras bióticas y abióticas que limitan su recuperación natural (León *et al.* 2007, Gómez-Aparicio 2009). Una vez formado un dosel, se inicia una nucleación o parche

de regeneración, donde las condiciones de estrés hídrico son menores. Esto facilita el establecimiento de plántulas y otros beneficios como: facilitar refugio para la fauna que busca una fuente de alimento o huir de los depredadores; reducir la competencia con gramíneas y mejorar el suelo en términos de fertilidad y productividad de la microbiota (Castro et al. 2002, Corbin y Holl 2012, Navarro-Cano et al. 2019). La formación de doseles es la base para la nucleación y la facilitación.

Esta estrategia consiste en introducir especies de crecimiento rápido, formadoras de dosel y resistentes a condiciones extremas, rasgos que poseen las leguminosas. Son especies idóneas en este tipo de estrategias por su capacidad de mejorar las condiciones microclimáticas y del suelo, poseer rasgos de historia de vida como la fijación de nitrógeno, ser tolerantes al estrés, formar de banco de semillas y la generar de doseles en corto tiempo (Ávila y Vargas 2009, Díaz-Espinosa y Vargas 2009, Gómez-Ruiz et al. 2013, Ávila 2014).

Las propiedades fisicoquímicas y microbiológicas del suelo han sido utilizadas para monitorear los avances en actividades de restauración en zonas semiáridas degradadas (García et al. 1998, Bastida et al. 2009, Barrera y Valdés 2007). La disponibilidad de nutrientes, el pH, la materia orgánica y las interacciones microbianas en suelo, son importantes para mejorar su capacidad de almacenamiento de agua, potenciar los ciclos biogeoquímicos y acelerar el restablecimiento de la vegetación (Barbaro et al. 2014, Cheng y An 2015, Abril 2003), por lo que son variables claves para garantizar la sostenibilidad de las prácticas de restauración asistida en dichas zonas.

El objetivo del presente estudio fue evaluar la formación de doseles usando las especies *Lupinus mutabilis* Sweet y *Vicia benghalensis* L., con dos densidades de siembra y analizando el desarrollo de los individuos, el porcentaje de cobertura y los cambios fisicoquímicos y microbiológicos en el suelo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDIO

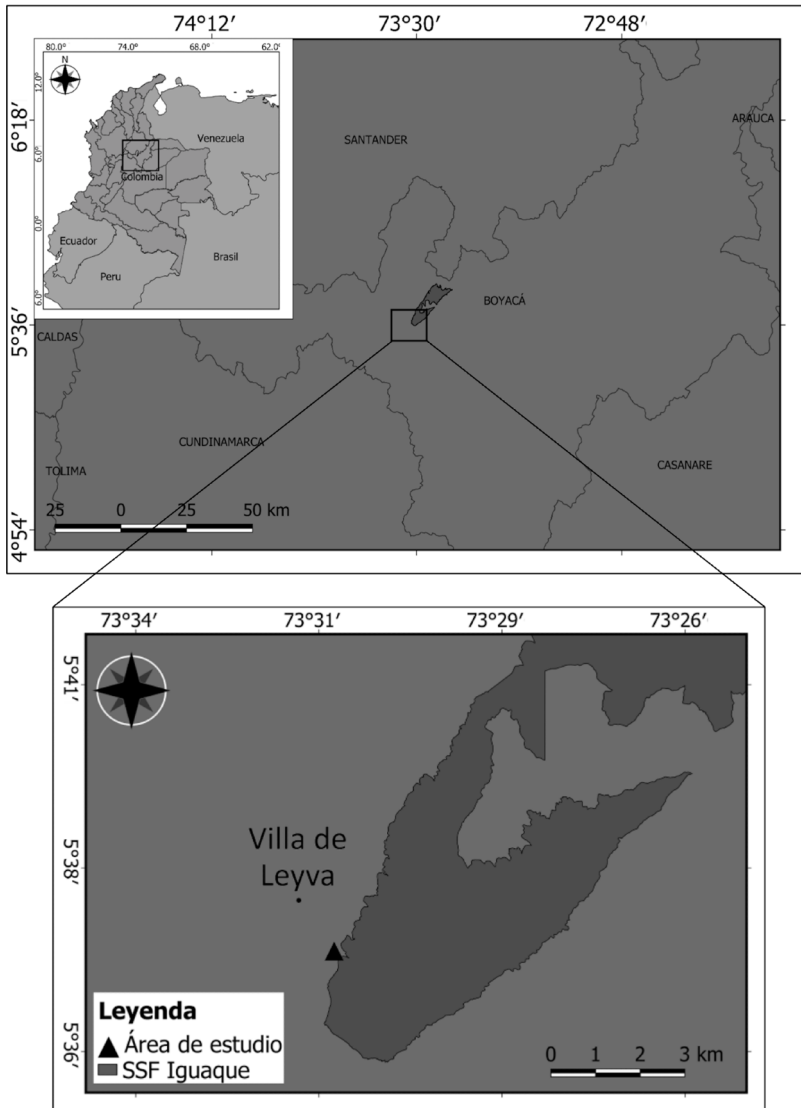
El estudio se desarrolló en El Macizo de Iguaque, Vereda Ritoque Alto, Villa de Leyva, Boyacá (5°37'18,7" Norte y 73°31'0,5" Oeste a 2306 m) (Fig. 1). El área se encuentra ubicada al suroriente del Santuario de Flora y Fauna de

Iguaque (SFFI), dentro de su zona de amortiguación, sector propuesto para llevar a cabo labores de conservación y restauración ecológica (Villarreal et al. 2017, Martelo 2019). El clima es frío semiárido con un régimen de precipitación tipo bimodal, con las mayores precipitaciones entre marzo-mayo y octubre-noviembre, mientras que en los meses secos se puede evidenciar déficit hídrico (Fig. 2a). De acuerdo con la variabilidad interanual de precipitación del 2000 al 2018 (Fig. 2b), durante el desarrollo de la investigación la zona se encontraba en un periodo de años secos (precipitación por debajo de la media interanual). Cabe mencionar, que la zona suroriente del macizo es la más seca y aquella con el periodo más largo de días con estrés hídrico para la vegetación (Fandiño 1996, Martelo 2019).

Los paisajes actuales de Villa de Leyva son producto de una larga historia de explotación intensiva de materias primas que se remonta a la época hispánica (Mora 2012). Molano (1990) menciona que el impacto ecológico generado principalmente por la tala de bosque, ganadería y el auge de la agricultura, es tan significativo que no tiene comparación con otra área de asentamiento humano en los Andes colombianos. El recurso más afectado por este uso intensivo ha sido el edáfico, por su alta susceptibilidad a la erosión, aridización y a la desertificación (Molano 1990). Los suelos de esta parte del macizo presentan afloramientos rocosos entre 25 % a 90 % de cobertura, son oxidados, con bajo contenido de bases totales, ácidos y con bajo contenido de materia orgánica (Molano 1990, Fandiño 1996, Instituto Geográfico Agustín Codazzi 2005). Otro factor que ha alterado el suelo y la cobertura vegetal son los incendios forestales, siendo esta la principal amenaza para el municipio de Villa de Leyva (Martelo 2019, Villarreal et al. 2017). Se ha clasificado el sector suroriental como el más vulnerable por la combinación de varios factores como cobertura vegetal, clima, relieve, historia, riesgos sociales, ecosistémicos y económicos (Martelo 2019, Farfán y Jiménez 2005). En el año 2015, un incendio en el área de estudio consumió 887 hectáreas de la vegetación original en el área de estudio. Este último incendio, y los otros disturbios mencionados, han favorecido la colonización de especies exóticas invasoras como *Melinis minutiflora*, especie con mayor cobertura en esta área.

### ESPECIES DE ESTUDIO

Se seleccionaron dos especies de leguminosas: *Vicia benghalensis*, herbácea de hábito trepador y crecimiento rastrero de ciclo corto, que logra conformar doseles her-



**Figura 1.** Ubicación geográfica de las parcelas experimentales sobre El Macizo de Iguaque.

báceos densos en poco tiempo; posee follaje resistente a la sequía y a las heladas; mejora las condiciones microclimáticas y del suelo, favoreciendo el establecimiento de especies que continúen el proceso de sucesión; es fijadora de nitrógeno y forma banco de semillas (Patterson et al. 1984, Cáceres-Ardila 2006, Díaz-Espinosa y Vargas 2009, Gómez 2011). Según experimentos realizados en laboratorio, las semillas tienen un porcentaje de germinación mayor a 90 % para varios tratamientos pregerminativos (imbibición, agua caliente, temperaturas bajas, luz y oscuridad), siendo afectada solamente en su totalidad por bajas temperaturas. Su porcentaje de viabilidad también fue cercano al 100 %. (Autor datos no publ.).

La segunda especie es *Lupinus mutabilis*, un arbusto anual de rápido crecimiento, que alcanza alturas entre 80 cm y 2

m dependiendo de la variedad (INIAP 2006). Es cultivada en algunas zonas de los Andes ya que sus semillas son un alimento de alto valor nutricional. Las especies del género *Lupinus* se caracterizan por poseer rasgos de historia de vida beneficiosos para los proyectos de restauración ecológica como: mejorar la disponibilidad de nutrientes en el suelo por ser fijadora de nitrógeno; son tolerantes al estrés abiótico en condiciones de sequías, suelos ácidos y pobres en nutrientes, salinos o con metales pesados; forman bancos de semillas tolerantes a sequías y heladas; conforman doseles densos al ramificarse temprano y son facilitadoras de especies pioneras y de árboles altoandinos (Ávila y Vargas 2009, Díaz-Espinosa et al. 2007, Barney-Duran 2011, Blanco-García et al. 2011). En el laboratorio se evaluaron diferentes tratamientos pregerminativos (imbibición, agua caliente, temperaturas bajas, luz y oscuridad) y se

Tabla 1. Descripción de los tratamientos realizados en el estudio.

| Tratamiento | Especie leguminosa     | Distancia de siembra (cm) | # Individuos | # Parcelas |
|-------------|------------------------|---------------------------|--------------|------------|
| 1           | <i>L. mutabilis</i>    | 40                        | 22           | 3          |
| 2           | <i>L. mutabilis</i>    | 60                        | 18           | 3          |
| 3           | <i>V. benghalensis</i> | 40                        | 22           | 3          |
| 4           | <i>V. benghalensis</i> | 60                        | 18           | 3          |
| Total       |                        |                           | 240          | 12         |

encontró que las semillas presentan porcentajes de germinación entre el 70 al 75 %, siendo sensible a la ausencia de luz y a las altas temperaturas. Presenta una viabilidad por encima del 80 % (Autor datos no publ.).

DISEÑO EXPERIMENTAL Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO

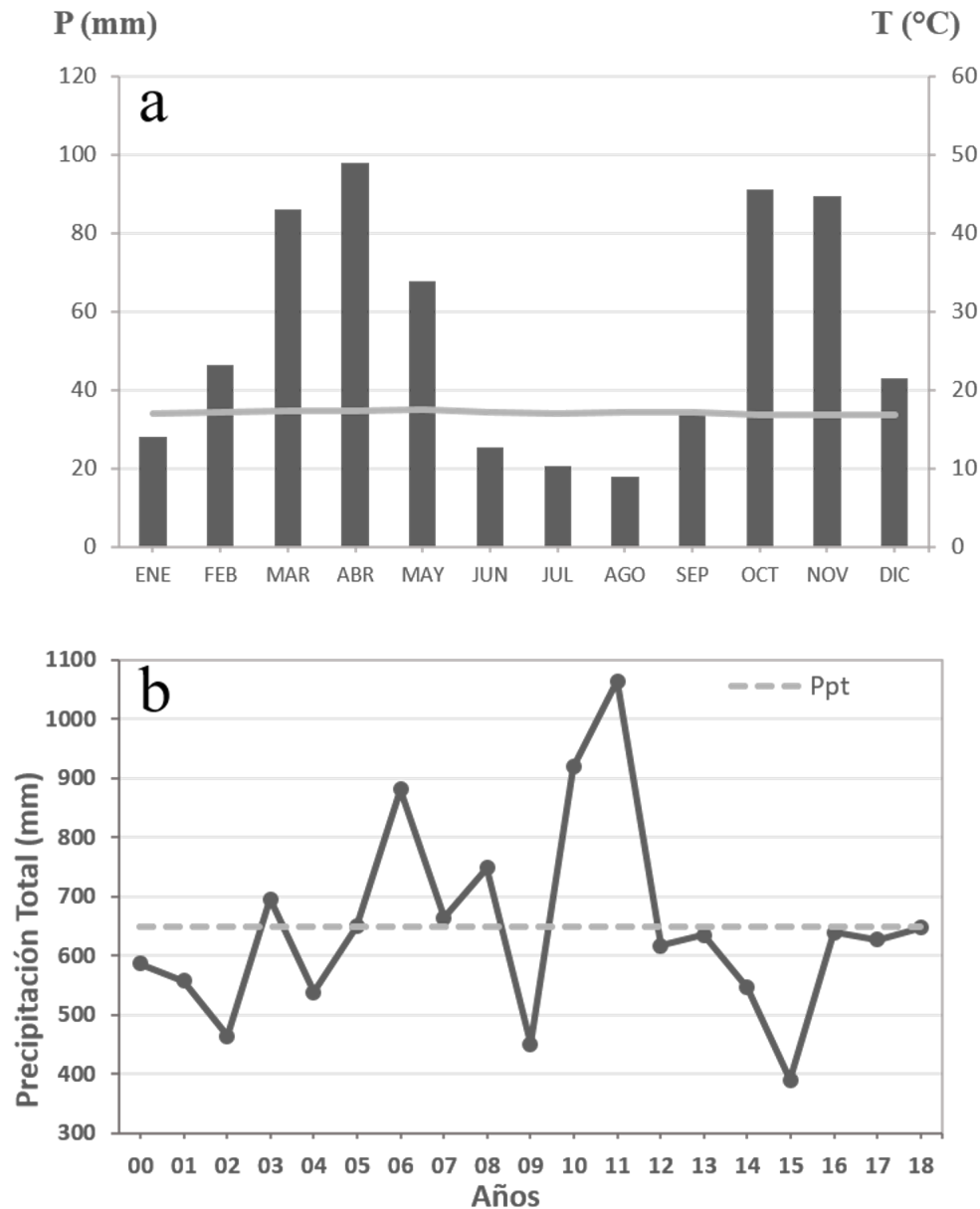
Se establecieron doce parcelas de 4 m². Se retiró en su totalidad la cobertura de la especie invasora de *Melinis minutiflora* y se midieron dos covariables relacionadas con la microheterogeneidad del terreno: la pendiente de inclinación y el número de rocas presentes dentro y en un radio de 50 cm a su alrededor. Esta microheterogeneidad influye en las condiciones de temperatura, humedad, nutrientes y retención de agua, que pueden contribuir en el desarrollo inicial de las especies (Díaz-Espinosa y Vargas 2009, Van Andel y Aronson 2012). Se realizaron dos tratamientos por especie, utilizando dos distancias de siembra, 40 y 60 cm, para un total de cuatro tratamientos. Para cada uno se establecieron tres réplicas (véase Tabla 1).

Las semillas fueron imbibidas durante 24 horas y se sembraron según el diseño para cada tratamiento. Se registraron datos quincenales durante un periodo de seis meses (nov 2017 – abr 2018). A los individuos de *Vicia benghalensis* y *Lupinus mutabilis* se les registraron variables de supervivencia y altura (cm) desde la base del tallo al ápice de la hoja más alta. Por parcela se realizó una estimación del porcentaje de cobertura utilizando un cuadrante de 50 x 50 cm, con divisiones cada 5 cm. Se calcularon las tasas de crecimiento relativo (TCR) para el promedio de altura y para la cobertura de cada una de las parcelas, con la ecuación:  $TCR = (\ln Variable_{final} - \ln Variable_{inicial}) / (tiempo_{final} - tiempo_{inicial})$  (Hunt 1990).

En el análisis estadístico se realizó un modelo de riesgo proporcional de Cox (Cox y Oakes 1984) para la super-

vivencia y una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para evaluar las diferencias entre tratamientos según las TCR, las variables de altura y los porcentajes de cobertura. Se utilizó la prueba de correlación de Spearman para evaluar la relación entre covariables de microheterogeneidad, la supervivencia y las TCR. El análisis descrito se realizó mediante el software RStudio versión 1.3.959.

Para examinar los cambios a nivel de suelo, se realizaron dos análisis: 1) Para el fisicoquímico se colectaron tres muestras; una de referencia al inicio del estudio y dos al finalizar (una para las parcelas de *Lupinus mutabilis* y otra para las de *Vicia benghalensis*). Para cada muestra se recolectaron entre 20 a 30 submuestras en zigzag con una pala entre los 15 a 30 cm de profundidad. Estas se homogenizaron en un balde y se almacenaron en bolsas de cierre zip. Se analizaron como variables pH, materia orgánica, fósforo, potasio, calcio, magnesio, sodio, capacidad de intercambio catiónico, textura y nitrógeno total. Este análisis se realizó en el Laboratorio de Aguas y Suelos de la Facultad de Ciencia Agrarias de la Universidad Nacional de Colombia. 2) Para el análisis microbiológico se colectaron muestras para las parcelas con *L. mutabilis* y con *V. benghalensis* siguiendo el mismo procedimiento que en el análisis fisicoquímico, pero se mantuvieron condiciones de asepsia durante el procedimiento, se usaron bolsas estériles y se transportaron las muestras en un hielera hasta el laboratorio. Este análisis se realizó con el fin de observar diferencias en la comunidad microbiana del suelo entre especies. Se evaluaron las bacterias fijadoras de nitrógeno usando como medio NFB y bacterias solubilizadoras de fosfatos usando como medio SRS; se contaron las unidades formadoras de colonias (UFC); se realizaron descripciones microscópicas y se enumeraron los morfotipos presentes en cada medio, para conocer la diversidad de la comunidad microbiana. El análisis se hizo en el labo-



**Figura 2.** Análisis climático de la zona de estudio. a) Diagrama climático. b) Variabilidad interanual de precipitación desde el año 2000 al 2018. Ppt: Media interanual de precipitación. Fuente: Datos de las estaciones climáticas del IDEAM: Villa de Leyva y Hacienda El Emporio.

ratorio de microbiología del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia.

## RESULTADOS

La supervivencia a los seis meses fue de 63 % para *Lupinus mutabilis* y del 42 % para *Vicia benghalensis*, la cual disminuyó progresivamente en el transcurso de los últimos tres meses (Fig. 3). La supervivencia de *V. benghalensis* fue mayor a distancias de siembra de 60 cm (48 %) y menor a 40

cm (38%), mientras que para *L. mutabilis* se registró lo contrario, 68 % para 40cm y 60 % para 60 cm. La supervivencia para todos los individuos del experimento fue del 54 %.

De acuerdo con el modelo de riesgos proporcionales de Cox, existen diferencias significativas entre ambas especies (Valor  $p = 0,002$ ), siendo *Lupinus mutabilis* la que presenta valores mayores de supervivencia. Por otro lado, las distancias de siembra no influyeron en la mortalidad (Valor  $p = 0,68$ ), y no hay una relación entre las covariables de microheterogeneidad y la supervivencia. ( $r_s = 0,037$ ,  $p =$



0,90 para el número de rocas y  $r_s=0,010$ ,  $p=0,97$  para la inclinación).

Los promedios de altura no sobrepasaron los 30 cm en ninguno los tratamientos (Fig. 4a). El promedio de altura más alto se presentó en el tratamiento dos (23,53 cm) y en el tratamiento tres el menor (19,95 cm). Para *Lupinus mutabilis* ambos tratamientos presentaron un crecimiento exponencial en los primeros meses, alcanzando el valor máximo entre enero y febrero (segundo y tercer mes), para luego descender. En el caso de *Vicia benghalensis*, los tratamientos muestran una tendencia similar con crecimiento lento progresivo en el tiempo. Cabe mencionar que algunos individuos de *V. benghalensis* crecieron hasta una longitud mayor a 50 cm y florecieron, situación que no se observó en *L. mutabilis*.

El porcentaje de coberturas para cada tratamiento fue bajo, pues ninguno superó el 15 % de cobertura (Fig. 4b). El valor promedio más alto lo presentó el tratamiento uno (11,71 %) y el menor en el tratamiento tres (5,69 %). Los valores promedio más alto se presentaron para *Lupinus mutabilis* en enero (segundo mes) y para *Vicia benghalensis* en marzo (cuarto mes). En todos los tratamientos se observa un periodo de crecimiento del porcentaje de cobertura durante los primeros meses, luego llega a un punto máximo y comienza a descender en los últimos meses.

Al comparar las TCR de las alturas entre los tratamientos (Fig. 5a), no se encontraron diferencias significativas

( $X^2=2,37$ ,  $df=3$ ,  $p=0,499$ ). El tratamiento cuatro presenta la media más alta (0,0039 cm/día), el tratamiento dos la media más baja (0,0006 cm/día) y el tratamiento tres la menor variabilidad. Las covariables no influyeron sobre las TCR de las alturas ( $r_s=0,09$ ,  $p=0,77$  para el número de rocas y  $r_s=-0,04$ ,  $p=0,90$  para la inclinación).

De igual forma para TCR de las coberturas, no se encontraron diferencias significativas ( $X^2=0,189$ ,  $df=3$ ,  $p=0,979$ ) (Fig. 5b). El tratamiento tres presentó la media más alta (0,0017 m<sup>2</sup>/día), la mayor variabilidad y el valor promedio más alto (0,0109 m<sup>2</sup>/día); el tratamiento uno la media más baja (-0,00125 m<sup>2</sup>/día). Las covariables tampoco influyeron sobre estas TCR ( $r_s=-0,06$ ,  $p=0,85$  para el número de rocas y  $r_s=-0,13$ ,  $p=0,68$  para la inclinación).

En el análisis fisicoquímico del suelo (Tabla 2), se observa en las parcelas de ambas especies un aumento en el pH, el nitrógeno total, el calcio, el potasio y el magnesio. En las parcelas con *Vicia benghalensis*, se destaca el aumento de la capacidad de intercambio catiónico efectivo (CICE) y un incremento muy significativo del fósforo disponible. Para las parcelas con *Lupinus mutabilis*, se destaca la disminución de los valores del CICE y del fósforo disponible. Otro de los cambios en los parámetros a resaltar es la disminución del carbono orgánico para ambas especies. En el sodio y la textura del suelo no se presentaron cambios.

En el análisis microbiológico, el conteo de bacterias solubilizadoras de fosfatos para las parcelas con *Vicia bengha-*

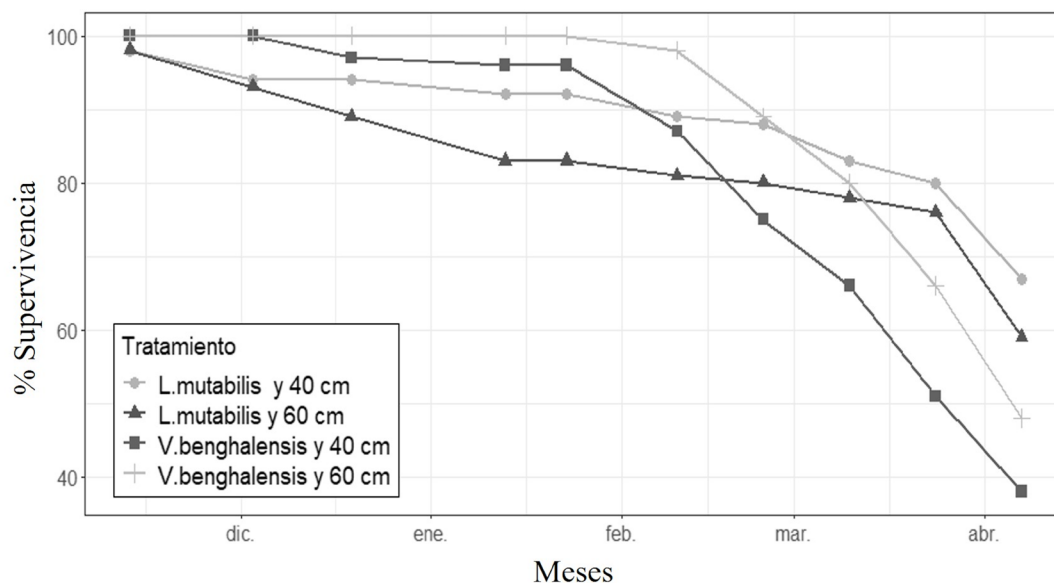


Figura 3. Porcentaje de supervivencia durante los meses de muestreo para cada uno de los tratamientos.

*lensis* fue de  $2,35 \times 10^6$  UFC.g<sup>-1</sup> y para las parcelas con *Lupinus mutabilis* de  $4,15 \times 10^4$  UFC.g<sup>-1</sup>. Se contaron nueve y diez morfotipos respectivamente, lo que indica que hay una diversidad similar. Con respecto a las bacterias fijadoras de nitrógeno, para las parcelas con *V. benghalensis* el conteo fue de  $2,65 \times 10^7$  UFC.g<sup>-1</sup> y para las parcelas con *L. mutabilis* fue de  $7,25 \times 10^4$  UFC.g<sup>-1</sup>. Se contaron siete y ocho morfotipos respectivamente, que muestra de igual forma una diversidad similar. Cabe resaltar que los medios cambiaron de color para ambas muestras, cambio que puede estar relacionado con la presencia de metabolitos secundarios característicos de bacterias promotoras de crecimiento vegetal (PGPB, por sus siglas en ingles).

## DISCUSIÓN

Al agrupar los resultados de porcentajes de supervivencia, alturas, coberturas y sus TCR, se infiere que las condiciones climáticas tienen un impacto importante en el crecimiento de ambas especies. En condiciones ambientales adecuadas, sin sequía prolongadas, se reportan para ambas especies alturas mayores a 50 cm (Díaz-Espinosa y Vargas 2009, Gómez 2011); porcentajes de cobertura cercanos al 50 % (Gómez 2011) y porcentajes de supervivencia superiores a 70 % (Gómez 2011). Aunque los procesos de facilitación han sido importantes en proyectos de

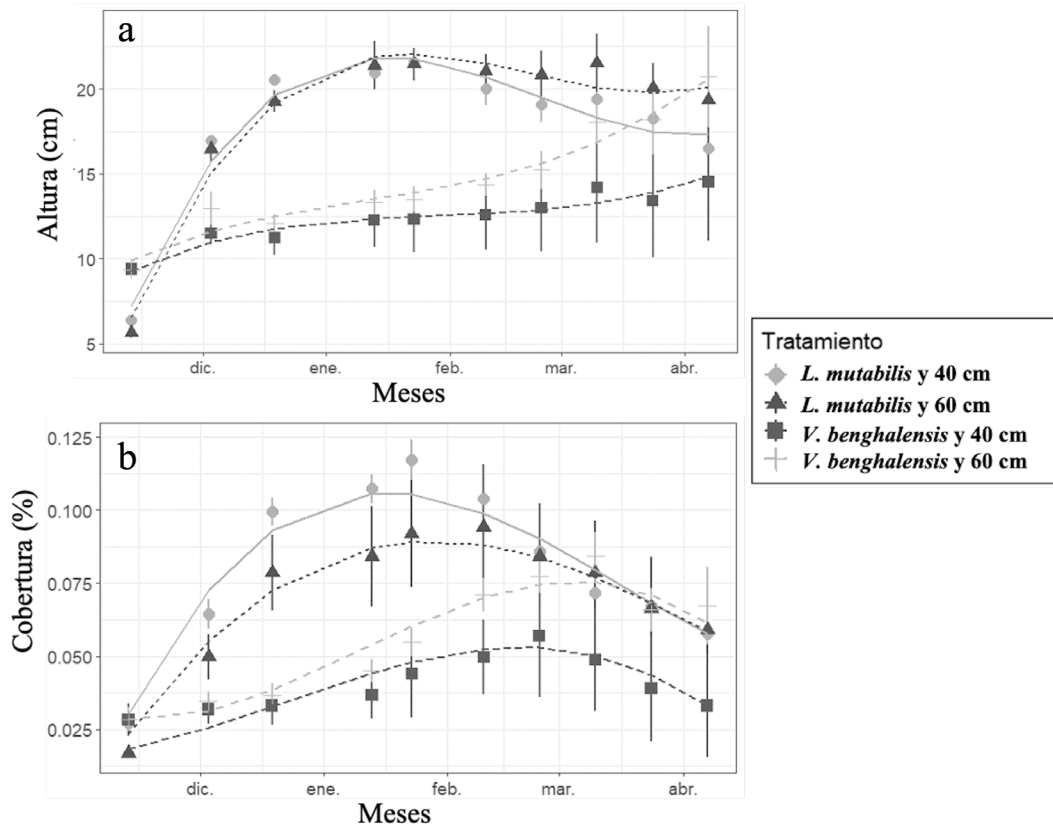
restauración ecológica, precipitaciones por encima de la media pueden ser cruciales para el desarrollo adecuado de la biomasa vegetal en zonas semiáridas (Aerts et al. 2007, Busso y Perez 2018, Pérez et al. 2019a).

Las especies que se introducen en zonas secas deben superar los filtros abióticos y bióticos presentes en estas (Gómez-Aparicio et al. 2005, Aerts et al. 2007), requisito que cumplan ambas especies. Sus rasgos de historia de vida les permiten superar filtros como la ausencia de nutrientes, restricciones climáticas, ausencia de micrositios, suelos erosionados y competir con la gramínea *Melinis minutiflora*. Sin embargo, una explicación a estos resultados es el posible aumento del déficit hídrico en la zona, ya que el estudio se realizó en un periodo con un número de años secos seguidos (véase Fig. 2b) y además en una de las temporadas secas (diciembre a febrero). Este hecho podría explicar las respuestas ecofisiológicas observadas en los individuos de ambas especies, como lo fueron los efectos sobre el crecimiento y la disminución de la biomasa, relacionados con la disminución de la expansión foliar, la longitud del tallo y un posible aumento del crecimiento radicular, respuestas vinculadas con el estrés por déficit hídrico (Potters et al. 2007, Shao et al. 2008, Moreno 2009). Estas respuestas indican una priorización de la supervivencia por encima del desarrollo y la reproducción (Moreno 2009), y puede ser esta la razón que solo aquellos

Tabla 2. Análisis fisicoquímico del suelo de la zona de estudio.

| Parámetro   | Muestra de referencia | Muestra parcelas          |                          |
|---|-----------------------|---------------------------|--------------------------|
|   |                       | <i>Vicia benghalensis</i> | <i>Lupinus mutabilis</i> |
| pH  | 4,9                   | 5,5                       | 5,5                      |
| Carbono Orgánico (%)                                    | 3,91                  | 3,68                      | 3,56                     |
| Nitrógeno Total (%)                                     | 0,25 (bajo)           | 0,33 (medio)              | 0,32 (medio)             |
| Calcio (meq/100 g)                                      | 0,93                  | 1,82                      | 1,23                     |
| Potasio (meq/100 g)                                     | 0,2                   | 0,25                      | 0,26                     |
| Magnesio (meq/100 g)                                    | 0,35                  | 0,46                      | 0,45                     |
| Sodio (meq/100 g)                                       | 0,03                  | 0,04                      | 0,04                     |
| Acidez intercambiable (meq/100 g)                       | 1,94                  | 1                         | 1                        |
| Capacidad de intercambio catiónico efectivo (meq/100 g) | 3,44                  | 3,97                      | 1,99                     |
| Fósforo disponible (mg/kg)                              | 5,07                  | 29,2                      | 2,86                     |
| Textura   | Franco Arenosa        | Franco Arenosa            | Franco Arenosa           |





**Figura 4.** Curvas medias de crecimiento para cada tratamiento. a) Altura y b) Porcentaje de Cobertura.

individuos de *V. benghalensis* que lograron adaptarse y crecer, alcanzaron un estado reproductivo durante el muestreo.

Respecto al análisis de suelos se conoce que, en procesos de formación de un dosel donde ocurren procesos de revegetalización, los valores del carbono y el nitrógeno aumentan (Cao et al. 2008, Beltrán et al. 2017). Sin embargo, en los tratamientos con ambas especies el carbono orgánico (CO) disminuyó, relacionado probablemente con la perturbación realizada al remover la capa de *Melinis minutiflora*, especie que acumula gran cantidad de necromasa (Williams y Baruch 2000). Estos valores de CO en el suelo deben monitorearse, dado que es buen indicador de procesos de desertificación (Bastida et al. 2009). El incremento de nitrógeno desde un valor medio a un valor alto evidencia el papel de estas especies como fijadoras de nitrógeno y como ingenieras ecosistémicas modificando el suelo. Esto beneficia el crecimiento de tallos y hojas, la producción de proteínas en frutos y granos, y promueve la utilización de otros nutrientes como fósforo y potasio (Barrera et al. 2010). Este cambio positivo es importante debido a que gramíneas invasoras como *M. minutiflora*, afectan los contenidos de nitrógeno del suelo en épocas secas (Mark y

D'Antonio 2003). Se presentó también incremento del potasio en el suelo, que parece aumentar la resistencia de las plantas a la sequía (Egilla et al. 2001, Gómez-Aparicio et al. 2005), así como incrementos de calcio y magnesio que benefician a las plantas en su formación de tejido vegetal, crecimiento y desarrollo (Barrera et al. 2010).

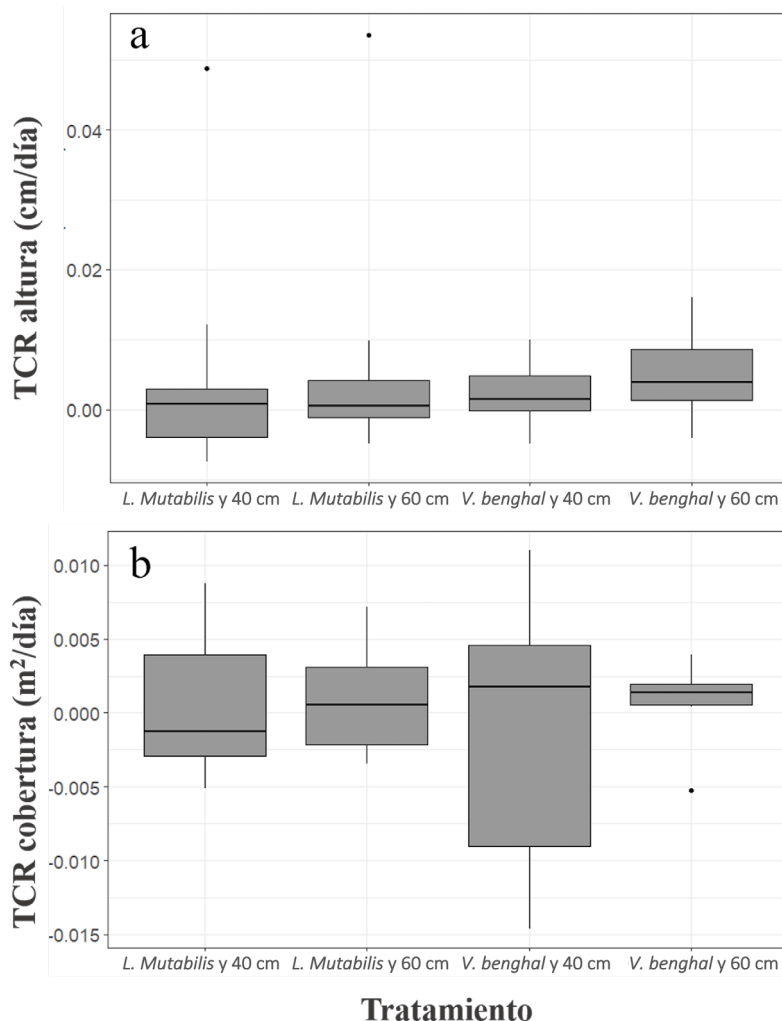
En las parcelas de *Vicia benghalensis* se evidenció también un aumento del fósforo disponible, esencial en la síntesis proteica, el desarrollo radicular y el crecimiento de las plantas (Barrera et al. 2010). El CICE también incrementó, aspecto que aumenta la retención e intercambio de nutrientes en el suelo (Pérez et al. 2010), rectificando el valor de esta especie como abono verde en zonas con baja disponibilidad de nutrientes (Meyer et al. 2012). En las parcelas con *Lupinus mutabilis* se observa lo contrario, el CICE disminuye probablemente por un menor aporte de materia orgánica y el fósforo debido a una menor actividad microbiana de bacterias solubilizadoras de fosfatos.

Con respecto al análisis microbiológico, la diferencia en el número de UFC entre ambas muestras podría explicar las diferencias en el análisis fisicoquímico, debido a que los

microorganismos tienen un papel importante en la mejora de la estructura del suelo, en el aumento de la disponibilidad de nutrientes, en el control biológico y en la formación de agregados del suelo (Uribe 1999). En las parcelas con *Vicia benghalensis* se contaron mayor número de bacterias solubilizadoras de fosfatos, microorganismos que tienen la capacidad de transformar el fósforo insoluble en formas asimilables para las plantas, con lo que contribuye a su disponibilidad en el suelo (Restrepo-Franco 2015). También se contaron mayor número de bacterias fijadoras de nitrógeno, que mejoran la disponibilidad de este elemento necesario para el crecimiento, al reducir el nitrógeno atmosférico a la forma asimilable  $\text{NH}_4$  (Calvo-García 2011). No obstante, a pesar de las diferencias de UFC de estas bacterias, el nitrógeno en el suelo para ambas muestras fue similar, demostrando el papel importante de ambas especies en la fijación de nitrógeno en suelos pobres. Por otro lado, se observó un cambio de color en los medios,

cambio relacionado con la presencia de bacterias promotoras de crecimiento (PGPB), las cuales comúnmente están asociadas con leguminosas y tienen efecto positivo en el incremento de la disponibilidad de nutrientes (nitrógeno y fósforo), en la síntesis de hormonas vegetales y en la resistencia a condiciones de estrés como sequía, salinidad sódica o presencia de metales pesados (Compant *et al.* 2010, Glick 2012). Estudios microbiológicos detallados pueden ser relevantes en el proceso de restauración del área de estudio, pues la estructura de la comunidad microbiana tiene la capacidad de servir como indicador temprano y de gran sensibilidad de la degradación o empobrecimiento del suelo (Abril 2003, Carrasco *et al.* 2009).

Estos resultados apoyan el uso de especies de leguminosas para el mejoramiento del suelo, al igual que otras investigaciones (Ávila y Vargas 2009, Díaz-Espinosa y Vargas 2009, Gómez 2011, Ávila 2014), obteniendo mejores re-



**Figura 5.** Valores promedio de la TCR para cada tratamiento. a) altura de las plantas y b) porcentaje cobertura para las parcelas

sultados en los tratamientos con *Vicia benghalensis*. Sin embargo, es necesario utilizar técnicas que mejoren la filtración y retención de agua en el suelo para disminuir el efecto del déficit hídrico y de esta manera mejorar los resultados de crecimiento de las plantas y de las coberturas de las parcelas. Aun así, es importante resaltar el uso de especies no nativas para formar un dosel, que, aunque tiene la desventaja de ser susceptible a los filtros abióticos de la zona, son convenientes para áreas secas, degradadas y ocupadas por especies invasoras, ya que en muchos casos las especies nativas se ven altamente afectadas por la competencia (Brown *et al.* 2008).

Teniendo en cuenta que el déficit hídrico fue el factor limitante en la restauración de zonas áridas (Cao *et al.* 2008, Tormo *et al.* 2008, Busso y Perez, 2018, Pérez *et al.* 2019b) se recomienda utilizar enmiendas que modifiquen características del suelo como la retención de agua. En la zona de estudio se han realizado pruebas piloto con este tipo de enmiendas y se ha observado un desarrollo óptimo de los individuos de *Vicia benghalensis* y *Lupinus mutabilis*. La enmienda se aplicó con base en la técnica Zai, que consiste en realizar pequeños pozos de siembra rellenos de material orgánico como estiércol, compost o biomasa vegetal seca. Esta técnica desempeña un papel importante en la recolección de agua ya que, en lugar de perderse por la escorrentía, el agua de lluvia queda atrapada en los pozos Zai cerca de las raíces de las plantas (Danjuma y Mohammed 2015). Además, estos pozos mejoran la captación de nitrógeno, fósforo y potasio, aumentan la descomposición de materia orgánica, atraen fauna edáfica, aumentan la liberación de nutrientes y generan condiciones más favorables para la descomposición microbiana (Fatondji *et al.* 2006, 2009). Es recomendable el uso de enmiendas en zonas semiáridas para mejorar las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, con el fin de facilitar el establecimiento de las especies vegetales (Kowaljow y Mazzarino 2007, Bastida *et al.* 2008, Busso y Perez 2018) y con ello lograr con éxito estrategias como la formación de doseles.

Finalmente, es necesario seguir investigando las interacciones de estas leguminosas con especies nativas bajo condiciones de estrés abiótico, donde se espera que técnicas como la formación de doseles faciliten su establecimiento y su capacidad competitiva frente a *Melinis minutiflora*, al igual que proponen otras investigaciones con diversas especies invasoras (Gómez 2011, Ávila 2014, Cabin *et al.* 2002, León *et al.* 2007). Esta estrategia también puede

contribuir a reducir el estrés hídrico, al disminuir las tasas de transpiración, incrementar la disponibilidad de agua en el suelo y favorecer el crecimiento radicular (Holmgren *et al.* 1997, Gomez-Aparicio *et al.* 2005). Cuando las leguminosas cumplan su ciclo de vida, las especies beneficiadas se adaptan al medio y de esta forma se puede reactivar naturalmente una dinámica sucesional. Por último, con la sobrevivencia de las especies de interés, se podría crear un mosaico de núcleos de regeneración dentro de la matriz de la gramínea invasora y de esta forma avanzar en la restauración ecológica de El Macizo de Iguaque.

## CONCLUSIONES

El uso de *Vicia benghalensis* y de *Lupinus mutabilis*, para formar doseles que favorezcan el establecimiento de especies nativas y que además le compitan a *Melinis minutiflora*, puede ser efectivo si se usan técnicas que permitan superar el estrés por déficit hídrico del área de estudio. Se observaron cambios a nivel de suelo relevantes para el desarrollo y establecimiento de plantas, que apoyan el uso de estas leguminosas como facilitadoras. Sin embargo, reconocemos que es necesario realizar estudios sobre las interacciones entre estas leguminas y las enmiendas que disminuyen el estrés hídrico, así como con las especies nativas, con el fin de conocer la efectividad de esta estrategia como núcleo de regeneración y de esta manera potenciar la restauración ecológica del Macizo de Iguaque.

## PARTICIPACIÓN DE LOS AUTORES

LAAD Concepción, toma y análisis de datos, escritura del documento; OVR Concepción, diseño y escritura del documento; LND toma de datos en campo y revisión del documento.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la División de Investigación sede Bogotá (DIB) de la Universidad Nacional de Colombia., por el apoyo al proyecto “Definición de escenarios de restauración ecológica con participación de las comunidades locales para la integración de variables sociales y culturales en la restauración del Santuario de Fauna y Flora Iguaque (Boyacá, Colombia)” en la “Convocatoria nacional de proyectos para el fortalecimiento de la investigación, creación e innovación de la Universidad Nacional de Colom-

bia 2016-2018". A la Fundación Ecohumana por el apoyo logístico y a la Alcaldía de Villa de Leyva por permitirnos trabajar en la zona. Al Grupo de Restauración Ecológica (GREUNAL) por su colaboración en el trabajo de campo.

## LITERATURA CITADA

- Abril A. 2003. ¿Son los microorganismos edáficos buenos indicadores de impacto productivo en los ecosistemas? Ecol. Austral. 13:195-204. doi: [http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia\\_Austral/article/view/1532/866](http://ojs.ecologiaaustral.com.ar/index.php/Ecologia_Austral/article/view/1532/866)
- Aerts R, Negussie A, Maes W, November E, Hermy M, Muys B. 2007. Restoration of dry Afriomontane Forest using pioneer shrubs as nurse-plants for *Olea europaea* spp. *cuspidata*. Restor. Ecol. 15(1): 129-138. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00197.x>
- Ammond SA, Litton CM. 2012. Competition between Native Hawaiian Plants and the Invasive Grass *Megathyrsus maximus*: Implications of functional diversity for ecological restoration. Restor. Ecol. 20(5):638-646. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00806.x>
- Ávila LA. 2014. Control de gramíneas exóticas en zonas de páramo alterado a través de matrices de leguminosas arbustivas y herbáceas para la conformación de núcleos de regeneración. [Tesis de maestría]. [Bogotá]: Universidad Nacional de Colombia.
- Ávila L, Vargas O. 2009. Formación de núcleos de restauración de *Lupinus bogotensis* dentro de claros en plantaciones de *Pinus patula* y *Cupressus lusitanica*. En: Vargas O, León O, Díaz-Espinosa A, editores. Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies exóticas. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. p. 234-262.
- Bainbridge DA. 2007. A Guide for Desert and Dryland Restoration: A new hope for Arid Lands. Society for Ecological Restoration International. Washington D. C.: Island Press.
- Barney-Duran VE. 2011. Biodiversidad y ecogeografía del género *Lupinus* (Leguminosae) en Colombia. [Tesis de maestría]. [Palma]: Universidad Nacional de Colombia.
- Barbaro L, Karlanian M, Mata D. 2014. Importancia del pH y la conductividad eléctrica (CE) en los sustratos para plantas. Argentina: Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA.
- Barrera J, Cruz M, Melgarejo LM. 2010. Nutrición mineral. En: Melgarejo LM, Romero M, Hernández S, Barrera J, Solarte ME, Suárez D, editores. Experimentos en Fisiología Vegetal. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. p. 79-106.
- Barrera J, Valdés L. 2007. Herramientas para abordar la restauración ecológica de áreas disturbadas en Colombia. Univ. Sci. (Bogotá). 12: 11-24.
- Bastida F, Kandeler E, Moreno JL, Ros M, García C, Hernández T. 2008. Application of fresh and composted organic wastes modifies structure, size and activity of soil microbial community under semiarid climate. Appl. Soil. Ecol. 40(2): 318-329. doi: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.05.007>
- Bastida F, Pérez-de-Mora A, Babic K, Hai B, Hernández T, García C, Schloter M. 2009. Role of amendments on N cycling in Mediterranean abandoned semiarid soils. Appl. Soil. Ecol. 41(2):195-205. doi: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.10.009>
- Blanco-García A, Saenz-Romero C, Martonell C, Alvarado-Sosa P, Lindig-Cisneros R. 2011. Nurse-plant and mulching effects on three conifer species in a Mexican temperate forest. Ecol. Eng. 37(6): 994-998. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.01.012>
- Bochet E, García-Fayos P, Tormo J. 2007. Road slope revegetation in semiarid Mediterranean environments. Part I: seed dispersal and spontaneous colonization. Restor. Ecol. 15(1):88-96. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00193.x>
- Brown CS, Anderson VJ, Classen VP, Stannard ME, Wilson LM, Atkinson SY, Bromberg JE, Grant III TA, Munis MD. 2008. Restoration ecology and invasive plants in the semiarid west. Invas. Plant. Sci. Mana. 1(4):399-413. doi: <https://doi.org/10.1614/IPSM-08-082.1>
- Busso CA, Pérez DR. 2018. Opportunities, limitations and gaps in the ecological restoration of drylands in Argentina. Ann. Arid. Zone. 57:191-200.
- Cabin RJ, Weller SG, Lorence DH, Cordell S, Hadway LJ, Montgomery R, Goo D, Urakami A. 2002. Effects of light, alien grass, and native species additions on Hawaiian dry forest restoration. Ecol. Appl. 12(6):1595-1610. doi: <https://doi.org/10.2307/3099925>
- Cáceres-Ardila CA. 2006. Evaluación agronómica de la siembra de *Avena sativa* variedad cayuse y *Vicia atropurpurea* a densidades contrastantes sobre el rendimiento de forraje verde en la Sabana de Bogotá. [Tesis]. [Bogotá]: Universidad Nacional de Colombia.
- Calvo-García S. 2011. Bacterias simbióticas fijadoras de nitrógeno. España: Universidad de Salamanca.
- Cao S, Chen L, Liu Z, Wang G. 2008. A new tree-planting technique to improve tree survival and growth on steep and arid land in the Loess Plateau of China. J. Arid. Environ. 72(7): 1374-1382. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.02.007>
- Carrasco L, Caravaca F, Azcón R, Roldán A. 2009. Soil acidity determines the effectiveness of an organic amendment and a native bacterium for increasing soil stabilization in semiarid mine tailings. Chemosphere. 74(2):239-244. doi: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2008.09.035>
- Castiblanco-Álvarez F. 2012. Control de pastos exóticos mediante sombreado artificial y reubicación de especies nativas como estrategias para la restauración ecológica del páramo andino (PNN Chingaza-Colombia). [Tesis]. [Bogotá]: Universidad Nacional de Colombia.
- Castro J, Zamora R, Hódar JA, Gómez JM. 2002. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. Restor. Ecol. 10(2):297-305. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2002.01022.x>

- Cheng M, An S. 2015. Responses of soil nitrogen, phosphorous and organic matter to vegetation succession on the Loess Plateau of China. *J. Arid. Land.* 7(2): 216-223. doi: <https://doi.org/10.1007/s40333-014-0043-3>
- Compant S, Clément C, Sessitsch A. 2010. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: Their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biol. Biochem.* 42(5):669-678. doi: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.024>
- Corbin JD, Holl KD. 2012. Applied nucleation as a forest restoration strategy. *For. Ecol. Manage.* 265:37-46. doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.013>
- Cox DR, Oakes D. 1984. Analysis of survival data. London: Chapman and Hall.
- D'Antonio CM, Vitousek PM. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* 23(1):63-87. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.000431>
- Danjuma M N, Mohammed S. 2015. Zai pits system: a catalyst for restoration in the dry lands. *IOSR J. Agric. Vet. Sci.* 8(2): 1-4. doi: <https://doi.org/10.9790/2380-08210104>
- Díaz-Espinosa A, León O, Vargas O. 2007. Sobrevivencia y crecimiento de plántulas debajo de *Lupinus bogotensis*: implicaciones para la restauración ecológica. En: Vargas O, Grupo de Restauración ecológica, editores. Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino: El caso de la reserva forestal de Cogua, Cundinamarca. Bogotá: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. p. 152-172.
- Díaz-Espinosa A, Vargas O. 2009. Efecto de la siembra de leguminosas herbáceas y arbustivas sobre el control del establecimiento de la especie invasora *Ulex europaeus* (Fabaceae), en los alrededores del Embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá, D.C.). En: Vargas O, León O, Díaz-Espinosa A, editores. Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies exóticas. Bogotá: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. p. 93-130.
- Egilla JN, Davies FT Jr, Malcom CD. 2001. Effect of potassium on drought resistance of *Hibiscus rosa-sinensis* cv. Leprechaun: Plant growth, leaf macro- and micronutrient content and root longevity. *Plant. Soil.* 229: 213-224. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1004883032383>
- Fandiño MT. 1996. A Framework for Ecological Evaluation Oriented at the Establishment and Management of Protected Areas: A Case Study of the Santuario de Iguaque, Colombia. Enschede, Holanda: ITC publications.
- Fatondji D, Martius C, Biélders C, Vlek PL, Baationo A, Gerard B. 2006. Effect of planting technique and amendment type on pearl millet yield, nutrient uptake, and water use on degraded land in Niger. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* 76: 203-217. doi: <https://doi.org/10.1007/s10705-005-6209-9>
- Fatondji D, Martius C, Zougmore R, Vlek PL, Biélders CL, Koala S. 2009. Decomposition of organic amendment and nutrient release under the Zai technique in the Sahel. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* 85(3): 225-239. doi: <https://doi.org/10.1007/s10705-009-9261-z>
- Farfán S, Jiménez C. 2005. Estudio comparativo de la vegetación y algunos atributos edáficos entre las áreas quemada y no quemada en una zona de bosque altoandino del Santuario de Fauna y Flora de Iguaque, Boyacá-Colombia. [Tesis]. [Tunja]: Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.
- García C, Hernández T, Albaladejo J, Castillo V, Roldán A. 1998. Revegetation in semiarid zones: influence of terracing and organic refuse on microbial activity. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 62(3):670-676. doi: <https://doi.org/10.2136/sssaj1998.03615995006200030018x>
- Glick BR. 2012. Plant growth-promoting bacteria: Mechanisms and applications. *Scientifica.* 2012:963401. doi: <https://doi.org/10.6064/2012/963401>
- Gómez-Aparicio L, Gómez JM, Zamora R, Boettinger JL. 2005. Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *J. Veg. Sci.* 16(2):191-198. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02355.x>
- Gómez-Aparicio L. 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *J Ecol.* 97(6):1202-1214. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01573.x>
- Gómez-Ruiz PA, Lindig-Cisneros R, Vargas-Ríos O. 2013. Facilitation among plants: A strategy for the ecological restoration of the high-andean forest (Bogotá D.C., Colombia). *Ecol. Eng.* 57:267-275. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.04.049>
- Gómez PA. 2011. Efecto de la densidad de siembra sobre las interacciones biológicas entre las leguminosas *Lupinus bogotensis* y *Vicia benghalensis* con las nativas *Solanum oblongifolium* y *Viburnum tinoides* en parcelas experimentales de restauración ecológica del bosque altoandino [Tesis de maestría]. [Bogotá]: Universidad Nacional de Colombia.
- Holmgren M, Scheffer M, Huston A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant Communities. *Ecology* 78(7):1966-1975. doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1966:TIOFAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1966:TIOFAC]2.0.CO;2)
- Hunt R. 1990. Basic growth analysis: plant growth analysis for beginners. London: Unwin Hyman. doi: <https://doi.org/10.1007/978-94-010-9117-6>
- INIAP. 2006 Usos alternativos del chocho: Chocho (*Lupinus mutabilis* sweet) alimento andino redescubierto. Quito: Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias, INIAP.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi. 2005. Estudio General de Suelos y Zonificación de Tierras del Departamento de Boyacá. Boyacá: Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Subdirección Agrológica de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.

- James JJ, Sheley RL, Erickson T, Rollins KS, Taylor MH, Dixon KW. 2013. A systems approach to restoring degraded drylands. *J. Appl. Ecol.* 50(3):730-739. doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12090>
- Kowaljow E, Mazzarino MJ. 2007. Restoration in semi-arid Patagonia: Chemical and Biological response to different compost quality. *Soil Biol. Biochem.* 39(7):1580-1588. doi: <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.01.008>
- León O, Díaz-Espinosa A, Vargas O. 2007. Generación de doses: Un primer paso para la restauración ecológica. En: Vargas O, Grupo de Restauración Ecológica, editores. Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino: El caso de la reserva forestal municipal de Cogua, Cundinamarca. Bogotá: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. p. 173-185.
- Mark MC, D'Antonio CM. 2003. Exotic grasses alter controls over soil nitrogen dynamics in a Hawaiian woodland. *Ecol. Appl.* 13(1):154-166. doi: [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2003\)013\[0154:EGACOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2003)013[0154:EGACOS]2.0.CO;2)
- Martelo CN. 2019. Escenarios para la restauración ecológica en el Santuario de Fauna y Flora Iguaque (Boyacá, Colombia). [Tesis de maestría]. [Bogotá]: Instituto de Estudios Ambientales (IDEA), Universidad Nacional de Colombia.
- Martins CR, Hay JDV, Walter BTM, Proenca CEB, Vivaldi LJ. 2011. Impacto da invasão e do manejo do capim-gordura (*Merlinis minutiflora*) sobre a riqueza e biomassa da flora nativa do Cerrado sentido restrito. *Rev. Bras. Bot.* 34(1):73-90. doi: <https://doi.org/10.1590/S0100-84042011000100008>
- Meyer J, Frigerio K, Cortes M. 2012. Dinámica del nitrógeno mineral y la biota edáfica durante la descomposición de enmiendas orgánicas en un ambiente semiárido. *Rev. investig. agropecu.* 38(2):196-201.
- Molano J. 1990. Villa de Leiva: Ensayo de interpretación social de una catástrofe ecológica. Bogotá: Fondo FEN Colombia.
- Mora KG. 2012. Prácticas agropecuarias coloniales y degradación del suelo en el Valle de Saquencipá, Provincia de Tunja, siglos XVI y XVII. [Tesis de maestría]. [Bogotá]: Instituto de Estudios Ambientales, Universidad Nacional de Colombia.
- Moreno FL. 2009. Respuesta de las plantas al estrés por déficit hídrico. Una revisión. *Agron. Colomb.* 27(2):179-191.
- Navarro-Cano JA, Goberna M, Verdu M. 2019. La facilitación entre plantas como herramienta de restauración de diversidad y funciones ecosistémicas. *Ecosistemas* 28(2):20-31. doi: <https://doi.org/10.7818/ECOS.1747>
- Pérez LV, Rojas YA, Melgarejo LM. 2010. Agua. En: Melgarejo LM, Romero M, Hernández S, Barrera J, Solarte ME, Suárez D. Experimentos en Fisiología Vegetal. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Pérez DR, Farinaccio F, Aronson J. 2019a. Towards a Dryland Framework Species Approach. Research in progress in the Monte Austral of Argentina. *J. Arid. Environ.* 161:1-10. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.09.001>
- Pérez DR, González F, Ceballos C, Oneto ME, Aronson J. 2019b. Direct seeding and outplantings in drylands of Argentinean Patagonia: estimated costs, and prospects for large-scale restoration and rehabilitation. *Restor. Ecol.* 27(5):1105-1116. doi: <https://doi.org/10.1111/rec.12961>
- Potters G, Pasternak TP, Guisez Y, Palme KJ, Jansen M. 2007. Stress-induced morphogenic responses: growing out of trouble? *Trends. Plant. Sci.* 12(3):98-105. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.01.004>
- Restrepo-Franco GM, Marulanda-Moreno S, de la Fe-Pérez Y, Díaz-de la Osa A, Lucia-Baldani V, Hernández-Rodríguez A. 2015. Bacterias solubilizadoras de fosfato y sus potencialidades de uso en la promoción del crecimiento de cultivos de importancia económica. *Revista CENIC. Ciencias Biológicas*, 46(1): 63-76.
- Shao HB, Chu LY, Jaleel CA, Zhao CX. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C. R. Biol.* 331(3):215-225. doi: <https://doi.org/10.1016/j.crvi.2008.01.002>
- Smith CW, Tunison T. 1992. Fire and alien plants in Hawai'i: research and management implications for native ecosystems. En: Stone CP, Smith CW, Tunison JT, editores. Alien Plant Invasion in Hawaii: Management and Research in Native Ecosystems. Honolulu: Univ. Hawaii Press.
- Thaxton JM, Cordell S, Cabin RJ, Sandquist DS. 2012. Non-Native Grass Removal and Shade Increase Soil Moisture and Seedling Performance during Hawaiian Dry Forest Restoration. *Restor. Ecol.* 20(4):475-482. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2011.00793.x>
- Thomas R, El-Dessougi H, Tubeileh A. 2006. Soil fertility and management under arid and semi-arid conditions. En: Uphoff, N, Ball AS, Fernandes E, Herren H, Husson O, Laing M, Palm C, Pretty JN, Sánchez PA, Sanginga N, Thies J, editores. Biological approaches to sustainable soil systems. Florida: CRC Press.
- Tormo J, García-Fayos P, Bochet E. 2008. Relative importance of plant traits and ecological filters in road embankment revegetation under semiarid Mediterranean conditions. *Ecol. Eng.* 33(3-4):258-264. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2008.05.002>
- Uribe L. 1999. Uso de indicadores microbiológicos de suelos: ventajas y limitantes. En: Memorias XI congreso Agronómico Nacional/III Congreso Nacional de Suelos: El reto es producir y competir. San José, Costa Rica: Colegio de Ingenieros Agrónomos de Costa Rica.
- Villarreal H, Núñez M, Zorro W, Pacheco C. 2017. Plan de Manejo del Santuario de Fauna y Flora Iguaque. Villa de Leyva, Boyacá: Parques Nacionales Naturales de Colombia.
- Williams GD, Baruch Z. 2000. African grass invasion in the Americas: ecosystem consequences and the role of ecophysiology. *Biol. Invasions.* 2(2):123-140. doi: <https://doi.org/10.1023/A:1010040524588>