

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

ANALISIS CUANTITATIVO DE LA VEGETACION EN UN SECTOR DEL
PARAMO DE LA CULATA. MERIDA, VENEZUELA

TESIS PARA OPTAR POR EL TITULO DE
MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGIA TROPICAL

Presentada por: Bienvenido Santana F.

Mérida, junio de 1995

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

ANALISIS CUANTITATIVO DE LA VEGETACION EN UN SECTOR DEL
PARAMO DE LA CULATA. MERIDA, VENEZUELA

TESIS PARA OPTAR POR EL TITULO DE
MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGIA TROPICAL

Presentada por: Bienvenido Santana F.

Tutor: Doctor Mario R. Farías

Mérida, junio de 1995

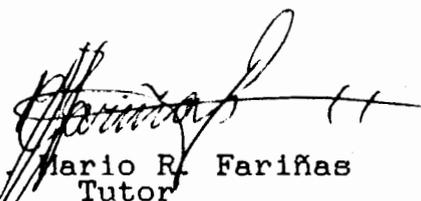
VEREDICTO

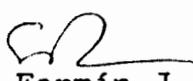
Quienes suscriben, integrantes del Jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de Los Andes para conocer y emitir veredicto sobre la Tesis presentada por SANTANA FERRERAS, BIENVENIDO para optar al título de **Magister Scientiae en Ecología Tropical** y que se titula:

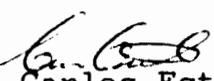
ANALISIS CUANTITATIVO DE LA VEGETACION DE PARAMO EN UN SECTOR DE LA CULATA

hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: Que hoy 29-06-95, a las 3:30 p.m., nos constituimos como Jurado en Salón de Reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo Presidente del Jurado el Dr. Mario R. Fariñas. **SEGUNDO:** A continuación procedimos a discutir si se llevaba a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones y críticas de cada miembro del jurado acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 4:00 p.m. de este mismo día, el Jurado se reunió en el Salón de Postgrado en Ecología Tropical y se dió curso al acto público de sustentación de la Tesis presentado a requerimiento del Jurado. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el Jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente, el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación, el Jurado procedió a su deliberación final y concluyó que: **SE APRUEBA LA TESIS DE MAESTRIA PRESENTADA A NUESTRA CONSIDERACION, CON MENCIÓN HONORIFICA.**


Dr. Mario R. Fariñas
Tutor


Dr. Fermín J. Rada R.
Jurado


M.Sc. Carlos Estrada
Jurado

Dedicatorias

A mis Padres:

María Altagracia Ferreras
Lorenzo Santana

A mis Hermanos:

Rafael, Nicolas, José, Colombia
Magdalena, Marcelino, Yahaira

A mi novia y su familia:

Maribél Doñe Santos

Agradecimientos

Muy especialmente a la Red Latinoamericana de Botánica (R.L.B.) por apoyarme con el financiamiento de mis estudios y por concederme el apoyo para la tesis.

Al Dr. Mario Fariñas por sus enseñanzas, son incalculables. Por su valiosa ayuda para hacer esta tesis.

A Elisaul Rangel por su colaboración en los muchos viajes al campo y su acompañamiento y apoyo en los trabajos.

A David Dugarte por su colaboración en los viajes y trabajo de campo.

A Yuribia Vivas Arroyo por su ayuda en la recolección de los últimos datos de campo.

Al Profesor Benito Briceño por su ayuda con la identificación de las plantas.

Al Herbario de la Facultad de Ciencias Forestales por su ayuda en la identificación de las plantas. Especial agradecimientos al profesor Fernando García quien me ayudó con la identificación de plantas y a la profesora Arlene Suarez de G.

Al Laboratorio de Suelos, Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales por el análisis de los suelos.

Al Instituto Nacional de Parques por concedernos el permiso para realizar este trabajo en el Parque Nacional Sierra de la Culata.

Dedicatorias.....	1
Agradecimientos.....	ii
Indice General	iii
Anexos.....	iv
Indice de Tablas.....	v
Indice de Figuras.....	vii
Resumen.....	x
I. Introducción.....	1
1. Modelo de Análisis de Vegetación.....	10
II. Area de estudio.....	13
1. Geología y suelos.....	15
2. Clima y vegetación.....	16
III. Metodología.....	17
1. Toma de datos.....	17
2. Caracteres Climáticos.....	17
2.1. Temperatura y Humedad Relativa.....	19
3. Caracteres de suelos.....	19
4. Caracteres de vegetación.....	20
4.1. Selección de censos y tipos de formaciones.....	20
4.2. Descripción cualitativa y cuantitativa de la vegetación.....	21
4.3. Listado y colección de especies.....	22
5. Análisis de los datos.....	23
5.1. Ordenamiento.....	23
5.2. Clasificación.....	26
5.3. Respuesta de especies a factores ambientales....	27
5.4. Diversidad.....	28
IV. Resultados y Discusiones.....	30
1. Analisis climático.....	30
1.1. Clima general.....	30
1.2. Clima local.....	35
2. Análisis de Suelos.....	51
1. Ordenamiento de los suelos.....	57
3. Análisis de vegetación.....	62
1. Aspectos florísticos.....	62
2. Ordenamiento.....	66
2.1. Patrón de distribución de las especies principales.....	87
2.2. Ordenamiento con Análisis Canónico de Correspondencias Linearizado.....	91
4. Clasificación.....	99
5. Respuestas de especies a factores ambientales.	114
6. Diversidad.....	128
V. Discusión.....	132
VII. Bibliografía.....	142

Anexos:

- I. - Lista de las plantas colectadas en un sector de páramos cercano al páramo La Culata..... 147
- II - Lista de las 107 especies de plantas que se encontraron en los 61 censos realizados en un sector de páramos cercano al páramo La Culata..... 152
- III - Lista de las 65 especies de plantas componentes de la matriz con la cual se realizaron los ordenamientos y clasificación..... 153

Indice de tablas

Tabla 1. Distribución de las unidades de muestro en las distintas unidades geomorfológicas y formaciones de vegetación.....	21
Tabla 2. Mediciones de 24 horas de temperaturas y humedad relativa los días 7-8/12/94.....	36
Tabla 3. Mediciones de 24 horas de temperaturas y humedad relativa los días 23-24/1/95.....	44
Tabla 4. Medias, desviaciones estandar, mínimas y máximas de los factores edáficos medidos en los 61 horizontes superficiales de muestras de suelos en cada censo de vegetación.....	53
Tabla 5. Coeficientes de Correlación y Regresión de variables ambientales para los dos primeros ejes del Análisis Canónico de Correspondencias Linearizado (ACCL).....	94
Tabla 6. Variables cualitativas en cada censos de los distintos grupos generados por Análisis de Agrupamiento.....	102
Tabla 7. Medias y Desviaciones Estandar de los factores edáficos medidos en los censos de los grupos A1, A2 y B1, B2, generados por Análisis de Agrupamiento	104
Tabla 8. Información Recíproca y Perfiles Ecológicos de las especies que aportan la mayor información sobre tres grupos de censos generados por el Análisis de Agrupamiento.....	110
Tabla 9. Información Recíproca y Perfiles Ecológicos de la especies que aportan la mayor información sobre 4 estados del factor Pendiente en porcentaje.....	115
Tabla 10. Información Recíproca y Perfiles Ecológicos de las especies que aportan la mayor información sobre 4 estados del factor % arena.....	116
Tabla 11. Información Recíproca y Perfiles Ecológicos de las especies que aportan la mayor información sobre 4 estados del factor % Arcilla.....	118
Tabla 12. Información Recíproca y Perfiles Ecológicos de las especies que aportan la mayor información sobre 4 estados del factor Punto de Marchitez..	120

Tabla 13.	Información Recíproca y Perfiles Ecológicos de las especies que aportan la mayor información sobre 4 estados del factor % Materia Orgánica..	121
Tabla 14.	Relación de las especies asociadas y no asociadas a los factores edáficos considerados en los Perfiles Ecológicos.....	123
Tabla 15.	Diversidad de las tres formaciones vegetales señaladas en el área de estudio.....	128

Indice de Figuras

Fig. 1.	Modelo de procedimiento de la investigación.....	11
Fig. 2.	Situación geográfica del área de sitio.....	14
Fig. 3.	Climadiagrama de Valle Grande.....	31
Fig. 4.	Curso diario de Temperatura en el valle a 1cm dentro del suelo, del aire a 5cm y a 150cm, los días 7-8/12/94.....	38
Fig. 5.	Curso diario de Temperatura los días 7-8/12/94...	40
Fig. 6.	Curso diario de Temperatura y humedad relativa los días 7-8/12/94.....	42
Fig. 7.	Curso diario de Temperatura y humedad relativa los días 7-8/12/94	43
Fig. 8.	Curso diario de Temperatura en el valle a 1cm dentro del suelo, del aire a 5cm y a 150cm, los días 23-24/1/95.....	45
Fig. 9.	Curso diario de Temperatura los días 23-24/1/95..	46
Fig. 10.	Curso diario de Temperatura y humedad relativa durante los días 23-24/1/95	47
Fig. 11.	Curso diario de Temperatura y humedad relativa durante los días 23-24/1/95	48
Fig. 12.	Ordenamiento de las muestras superficiales de suelos en el primer plano del Análisis de componentes Principales (ACP).....	57
Fig. 13.	Distribución de la Unidad Geomorfológica sobre el plano de ordenamiento del PCA.....	58
Fig. 14.	Correlación de los factores edáficos con los ejes del PCA.....	60
Fig. 15.	Distribución de frecuencias de las Formas de Vida encontradas en el sitio de estudio.....	63
Fig. 16.	Ordenamiento de los censos en los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencias (AC).....	67
Fig. 17.	Ordenamiento de las especies en los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencias (AC).....	68
Fig. 18.	Ordenamiento de las especies en los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL).....	70

Fig. 19.	Ordenamiento de los censos en los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL).....	71
Fig. 20.	Caracterización fisonómica cualitativa de la vegetación sobre el ordenamiento con Análisis de Correspondencia Linearizado.....	75
Fig. 21.	Resultados del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL) con datos ambientales cualitativos.....	77
Fig. 22.	Resultados del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL) con datos ambientales cualitativos.....	78
Fig. 23.	Resultados del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL) con datos ambientales cualitativos.....	80
Fig. 24.	Resultados del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL) con datos ambientales cualitativos.....	81
Fig. 25.	Correlación de los factores edáficos con los ejes del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL).....	83
Fig. 26.	Distribución de los valores de cobertura de <i>Stipa mexicana</i> y <i>Espeletia schultzii</i> en el plano del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL)...	88
Fig. 27.	Distribución de los valores de cobertura de <i>Calamagrostis trichophylla</i> y <i>Pernettya elliptica</i> en el plano del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL).....	90
Fig. 28.	Distribución de los valores de cobertura de <i>Chaetolepis alpestris</i> y <i>Arcitophyllum caracassanum</i> en el plano del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL).....	92
Fig. 29.	Ordenamiento de los censos en dos primeros ejes del Análisis Canónico de Correspondencias Linearizado (ACCL).....	93
Fig. 30.	Correlación de los factores edáficos con los ejes del Análisis Canónico de Correspondencias Linearizado (ACCL).....	95
Fig. 31.	Ordenamiento de las especies en los dos primeros ejes del Análisis Canónico de Correspondencias Linearizado (ACCL).....	96

Fig. 32. Dendrograma que resultó del Análisis de Agrupamiento de los censos.....	100
Fig. 33. Distribución de los valores de Diversidad en el plano de ordenamiento.....	130

Resumen

En el presente trabajo se estudió la vegetación en un sector del páramo de La Culata y su relación con las variables ambientales más importantes. El análisis de la vegetación mediante Ordenamientos y Clasificación mostró que la Pendiente, la Materia Orgánica, el Nitrógeno, el %Arcilla, el Potasio y el Magnesio condicionan los gradientes ambientales principales (gradiente topográfico y de fertilidad, y gradiente de drenaje interno y acumulación, respectivamente) asociados a la variabilidad de la vegetación. Las diferencias térmicas, condicionadas por la topografía y la exposición, se asocian también a esta variabilidad. Por otro lado, un Análisis de Componentes principales de las muestras de suelo indicó que la Materia Orgánica, el Punto de Marchitez, los porcentajes de arena, Pendiente y Arcilla fueron las variables edáficas más importantes en la separación de los sitios muestreados. Se determinaron 3 formaciones: Pastizales de *Stipa mexicana*, Pajonales de *Calamagrostis trichophylla* y Arbustales de *Pernettya* y *Chaetolepis*, entre ellas se sugirieron 9 comunidades: Pastizal con Rosetas de *Espeletia*, Pastizal Rosetal con Cojines de *Aciachne*, Pastizal Rosetal con arbustos de *Hypericum*, Pajonal con *Orthosanthus*, Pajonal con Rosetas, Arbustal rosetal, Arbustal de *Pernettya-Arcitophyllum* y Arbustal de *Chaetolepis-Pernettya*. En el análisis de respuestas de especies se utilizaron los porcentajes de Pendiente, arena y Arcilla, el Punto de Marchitez Permanente y la Materia Orgánica. Se encontró que sólo el Punto de Marchitez Permanente y la Materia Orgánica originaron respuestas significativas en un número importante de especies permitiendo señalar grupos ecológicos. El análisis de diversidad usando N^0 , N^1 y N^2 mostró que ésta es alta, pero no se encontró diferencias significativas entre las formaciones. Se concluye que, en este sector de páramo, la Pendiente, la Materia Orgánica, el Magnesio, el Potasio y la temperatura, son los elementos más importantes en la separación de las formaciones. Las comunidades se intergradan formando un continuo. Los pastizales se desarrollan en lugares bajos, poco inclinados y con temperaturas nocturnas más bajas, de suelos con menor drenaje superficial, con alta disponibilidad de agua y con los contenidos orgánicos y minerales más bajos; los arbustales se desarrollan en sitios altos, inclinados, relativamente menos fríos, de suelos con mayor drenaje superficial, con baja disponibilidad de agua y con los mayores contenidos orgánicos y minerales. Los pajonales ocupan una posición intermedia entre estas dos formaciones y no presentan especies características como ocurre en las formaciones anteriores. Las especies, por su parte, presentan su óptimo en diferentes sitios del espacio ecológico y responden a pocos factores individuales y más a conjuntos de factores formando grupos, pero no se organizan de manera discreta, existiendo grupos transicionales. La diversidad no contribuyó a diferenciar comunidades.

I. Introducción

El páramo es la región natural localizada geográficamente en el norte de la Cordillera de los Andes que ocupando las partes altas de las montañas por encima de los 2800-3000m hasta los 4500-4800m, se extiende por cuatro países de América tropical (Monasterio, 1980a). De acuerdo a esta misma autora, en Venezuela, los páramos abarcan una distribución latitudinal desde 7° 30' hasta aproximadamente 11° de latitud norte y se encuentran distribuidos en los pisos andino y altiandino en la cordillera andina venezolana.

El clima general que influencia la región de los páramos es el característico de alta montaña tropical. De acuerdo a Sarmiento (1986), los mayores condicionantes son la posición geográfica, la circulación de las masas de aire, y la relativamente alta variabilidad de ciclos diarios. Los factores climáticos de mayor importancia ecológica que tienen influencia en la variabilidad ambiental y la vegetación son: las temperaturas (reconociéndose que en los trópicos sólo en las áreas montañosas predominan bajas temperaturas) y las precipitaciones, ya que las mínimas nocturnas y la frecuencia de heladas están correlacionadas con el tiempo y monto de lluvias y su variabilidad anual (Sarmiento, 1986).

En estudios sobre el clima, realizados en los Andes Venezolanos, Andressen y Ponte (1973) y Monasterio y Reyes (1980) consideran la existencia de diferentes tipos de clima

determinados mayormente por los patrones unimodal, y bimodal y por combinaciones de regímenes térmicos e hídricos. De acuerdo a los primeros autores, para la región de páramo, los tipos climáticos son: clima de páramo propiamente dicho, con temperaturas entre 0°C y 10°C y larga estación seca y el clima de páramo húmedo con el mismo rango de temperaturas, pero con corta estación seca. Estos tipos de clima se corresponden con las denominaciones de páramos húmedos y secos de Monasterio y Reyes (1980) donde las temperaturas varían con las alturas entre -0.4°C y 10.0°C y los montos de precipitaciones anuales varían con los sitios entre 650mm y 1800mm.

En el páramo de Mucubají, situado en una región con influencias de vientos llaneros, a 3550m, Azócar y Monasterio (1980b) caracterizaron el clima, indicando en cuanto a las temperaturas, que éste presenta un régimen con altas oscilaciones diarias en comparación con bajas oscilaciones mensuales y anuales, es decir un régimen diario, desde el punto de vista térmico. La temperatura media anual oscila alrededor de 5°C a 6°C y varía solamente en $1,2^{\circ}\text{C}$, representando este valor un rango de oscilación térmica anual extremadamente bajo (Azócar y Monasterio 1980b). La precipitación anual es de menos de 1000mm con dos estaciones una seca de diciembre a marzo y una húmeda de abril a octubre. Los factores más desfavorables para el desarrollo de las plantas según Azócar y Monasterio (1980b) serían:

temperaturas medias bajas todo el año; heladas y temperaturas mínimas bajas concentradas en la época seca. Además de que se presentan temperaturas bajas todo el año, Azócar y Monasterio (1980b) y Azócar et al (1988) han encontrado que se presenta un gradiente de temperatura a lo largo del perfil suelo aire en los páramos. Así, con mediciones para Mucubají a 10cm y 150cm sobre el suelo, en 2 estaciones, las primeras autoras encontraron, que las temperaturas máximas del aire a 150cm., son siempre mayores presentándose un gradiente térmico en las horas del día en el cual las temperatura disminuye al acercarse al suelo. En el otro estudio, por otra parte, en mediciones de temperaturas del aire en Piedras Blancas, encuentran que en un período nocturno, la temperatura dentro del suelo a 5cm se mantiene por encima de la del aire a 5cm.

Las plantas de páramos presentan mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas (Goldstein et al 1985, Rada et al 1987, Squeo et al 1991) y esto está dado por dos componentes: evasión y tolerancia (Rada 1991). Varias especies de *Espeletia*, género que caracteriza el páramo en Los Andes Venezolanos, presentan cómo mecanismo principal el sobreenfriamiento, el cual consiste en poder resistir temperaturas muy por debajo del punto de congelación del agua, según Rada et al (1985) los tejidos de las hojas de las especies de este género sobreenfrian a temperaturas relativamente bajas. Para *E. schultzi* (Rada et al 1987) encuentran una estrecha relación entre el daño causado por

congelamiento y la capacidad de sobreenfriamiento, siendo éste un mecanismo de resistencia importante para la protección de las hojas de las heladas. Este autor encuentra además que los individuos localizados en páramos a baja elevación exhiben una relativamente baja capacidad de sobreenfriamiento y alto daño por temperaturas congelantes opuesto a la que exhiben los individuos de páramos en alta elevación.

El páramo está constituido por una vegetación que estructuralmente va desde la dominada por gramíneas y rosetas hasta rosetales arbóreos. En éstos tipos estructurales se han identificado una gama de formas de vida, Monasterio (1980a) señala 4 formas fundamentales, Hedbergd y Hedbergd (1979) señalan 5 y Vareschi (1970) señala una gama más amplia con unas 9 formas y numerosas formas intermedias. Estos autores coinciden en que por lo menos algunas de ellas son las que caracterizan la vegetación en los páramos, éstas serían: Arbustos, Arboles, Plantas en macolla y Rosetas leñosas acaules o caulescentes, las combinaciones de éstas formas originan diversas formaciones vegetales: Arbustales, Rosetales, Pajonales, Bosques, etc.. Los diferentes mecanismos de resistencia al daño por congelamiento son diferentes para los distintos estratos de la vegetación y las formas de vida son tan importantes cómo la altura de las plantas, es decir su tamaño y estructura son determinantes de las condiciones microclimáticas (Squeo et al 1991). Las

formas arborescentes como *Espeletia* muestran evasión solamente, las plantas que crecen pegadas al suelo, como pequeñas rosetas y plantas en cojín muestran tolerancia al congelamiento como mecanismo principal contra daño.

Lo mismo que ocurre con las bajas temperaturas, las plantas de la alta montaña tropical pueden estar sometidas a estrés hídrico, que puede constituir una limitante para su sobrevivencia. De acuerdo a Rada et al (1991) las especies presentan adaptaciones para resolver, tanto el estrés hídrico que ocurre durante los meses de la época seca, que se ha denominado estrés hídrico real, como el estrés hídrico que puede ocurrir cualquier época del año, debido a las temperaturas congelantes, denominado estrés hídrico fisiológico. Para Monasterio y Reyes (1980) en las localidades de páramos que presentan patrón bimodal en Venezuela, caracterizado por una distribución estacional de la precipitación con dos épocas húmedas y dos secas, éstas últimas nunca constituyen épocas deficitarias y se consideran con balance hídrico positivo todo el año. Pueden presentarse, sin embargo, localidades más secas, dentro de este patrón, con estaciones prolongadas que sí podrían constituir épocas deficitarias para las plantas. Esto es lo que ocurre con las localidades que presentan patrón unimodal, caracterizado por una distribución estacional de la precipitación con un sólo período húmedo y uno seco.

Las especies en el páramo presentan adaptaciones para resolver el problema del estrés hídrico ocasionado por las bajas temperaturas. Las especies del género *Espeletia* presentan una médula central y hojas marcescentes alrededor del tronco y se ha sugerido que estas juegan un papel importante en el balance de agua. Goldstein y Meinser (1983) encontraron que la capa de hojas muertas de alrededor del tronco de *E. timotensis* influye en el balance de agua de la planta y su sobrevivencia a través de sus efectos sobre las temperaturas del tronco, ya que esta capa de hojas mantiene las temperaturas del tronco por encima de 0°C, cuando las temperaturas en el ambiente en que se desarrolla ésta planta caen por debajo de 0°C en muchas ocasiones en la noche. Por otro lado el agua de la médula es usada ayudando a compensar la pérdida de agua por transpiración durante el día. Parece ser que la médula como reservorio de agua es un elemento muy importante por que participa en la economía hídrica, sólo en las especies de *Espeletia* de páramos altos, ya que se ha encontrado (Goldstein et al, 1984) que las especies son seleccionadas por mayor capacidad de almacenamiento de agua en la médula, por la altura de la planta y por su volumen de la médula por unidad de superficie, caracteres que tienden a aumentar con la altura.

Los suelos de los páramos en Venezuela se caracterizan por que son juvenes, derivados de rocas ígneas y metamórficas, desarrollados sobre sedimentos de origen glacial y

fluvioglacial. Pereyra y Castillo (1975) y Malagón (1982) han agrupado los suelos como Entisoles, Inseptisoles y Molisoles. Fariñas (1975), estudiando los suelos en el páramo de Mucubají encontró, al igual que Pereyra y Castillo (1975) para los suelos de Los Andes Venezolanos, que son principalmente francos-arenosos o francos y retienen poca humedad, químicamente son, por lo general, ácidos y presentan altos niveles de carbono y nitrógeno, mientras otros elementos, como fósforo soluble, calcio, magnesio, potasio y sodio se encuentran en un rango entre bajo, muy bajo y medio.

En cuanto a la vegetación de Los Andes venezolanos Monasterio (1980b) la clasifica de acuerdo a criterios de formación y asociación basados en la estructura, arquitectura, morfología y ritmos, identificando en los pisos andino y altiandino unos nueve tipos de vegetación con nueve formaciones. El número de asociaciones, de acuerdo a las especies y formas características o dominantes, varía mucho entre ellas. Este y otros estudios tratan a escala regional el ecosistema páramo siendo relativamente pocos los estudios detallados. En Venezuela existe una carencia casi completa de estudios en ecología de vegetación de páramo aplicando métodos numéricos a gran escala. Sólo son conocidos los trabajos de Fariñas (1975) y Fariñas y Monasterio (1980), quienes estudiaron la vegetación en el valle de Mucubají y sus relaciones con factores edáficos y climáticos, y Baruch (1984) quien estudió un 'gradiente altitudinal que incluye

parte del piso montano y andino. Fariñas (1975) encontró que existe una estrecha relación entre la posición topográfica dentro de una unidad geomorfológica, y las condiciones hídricas con las diferentes unidades de vegetación que existen, y Fariñas y Monasterio (1980) quienes a través de un ordenamiento encontraron que la variabilidad geomorfológica y las secuencias topográficas condicionan la existencia de gradientes hídricos. Esta variabilidad concuerda con valores de temperatura, existiendo también un gradiente térmico, dichos gradientes determinan la presencia de comunidades vegetales características. Baruch (1984) encontró una disyunción de la vegetación a una altitud de 3500msnm, que según el autor corresponde a la cota donde antiguamente limitaban el clima periglacial con el clima de páramo propiamente dicho, además señala que clima y suelo confirman un decrecimiento en temperatura del aire y precipitación, incremento en radiación solar y frecuencias de noches heladas y decrecimiento en la capacidad de retención de agua y contenido de nutrientes con altitud.

Es importante mencionar que desde la época en que se realizaron los estudios antes mencionados, hasta este momento, dos de las técnicas numéricas usadas han sido popularizadas: El Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL) y el Análisis de Especies Indicadoras en Dos Vías (TWINPAN), una de ellas ACL la cual fue transformada al Análisis Canónico de Correspondencias (CANOCO).

Son, entonces, los pocos estudios en ecología de vegetación de páramo a escala local, aplicando métodos numéricos y el hecho de que nuevas técnicas numéricas no hayan sido usadas sobre este ecosistema, lo que nos lleva a emprender un estudio de este tipo.

En el presente trabajo nos proponemos hacer un estudio a gran escala de la vegetación de páramo, en una localidad del piso andino, cercano al páramo de La Culata y analizar las relaciones de la vegetación con el ambiente, para tratar de determinar el efecto de éste sobre su variabilidad.

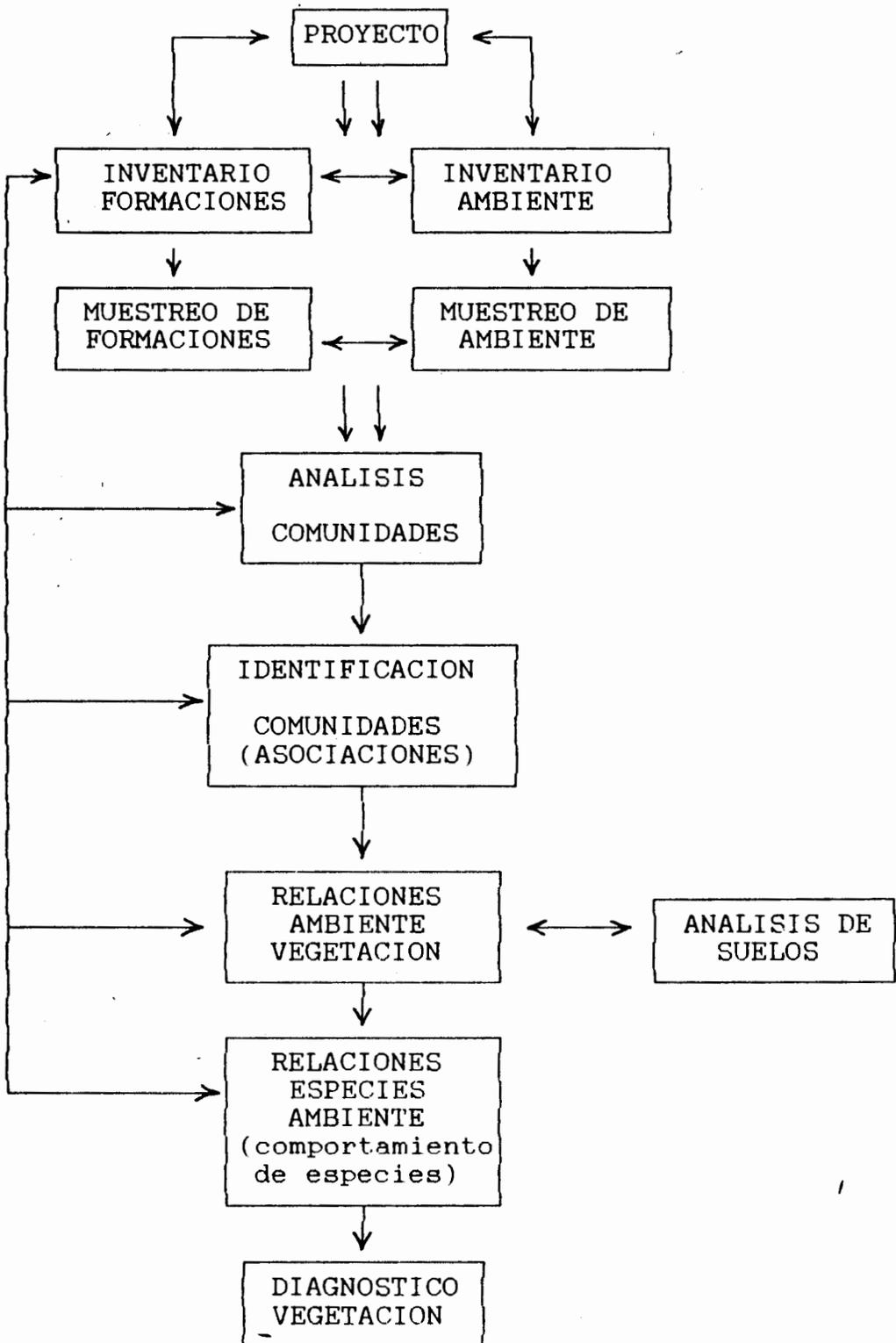
Los objetivos del presente trabajo son: Analizar la vegetación, su diversidad y sus relaciones con el hábitat. Caracterizar las comunidades vegetales florística y ambientalmente. Analizar las relaciones entre las especies más abundantes y los factores edáficos.

1.1. Modelo de Análisis de Vegetación

Los pasos en el procedimiento seguido para la realización de este trabajo de investigación están representados en la fig. 1, siguiendo algunos pasos del modelo de procedimiento de análisis de vegetación de Austin (1987). La figura 1 representa las partes que han sido tomadas en cuenta para este análisis de vegetación. El proyecto y el inventario determinan la forma en que son realizados cada una de las otras partes del análisis. El proyecto fue aplicado desde un punto de vista académico, ya que se trata aquí de una tesis de grado y ha sido pensado tomando en cuenta tres cosas: a) los métodos matemáticos más usados actualmente, b) el muestreo más apropiado para determinar variación y homogeneidad y generar hipótesis, y c) las variables ambientales que pudieron ser medidas en forma viable y que pueden ser las apropiadas para el análisis.

Un segundo aspecto en el modelo, es el inventario de formaciones y del ambiente el cual ha sido realizado teniendo en cuenta tres cosas: el área de trabajo, el muestreo y los caracteres a muestrear. En la primera parte, realizamos esta investigación en un sector del páramo de La Culata. En cuanto a la segunda parte, usamos un muestreo al azar estratificado, elegido por la variabilidad geomorfológica y la variabilidad aparente de la vegetación. En cuanto a las variables ambientales, medimos los siguientes parámetros: en relación al clima, temperatura y humedad relativa; en suelo, los

Fig. 1. Modelo de procedimiento de la investigación



elementos físicos y químicos, y observaciones del ambiente físico, como altura, exposición, pendiente. En cuanto a la vegetación, su composición, fisionomía y cobertura. El inventario preliminar de formaciones y del ambiente permitió mejorar el proyecto.

El otro aspecto, el análisis de comunidades, fue realizado de acuerdo al tipo de inventario hecho y el tipo de datos que se obtuvo. El conocimiento sobre el tipo de análisis puede contribuir al diseño del inventario. En este punto, hicimos un análisis de los datos del inventario para lo cual empleamos los métodos de ordenamiento, clasificación y respuesta de especies a factores ambientales; adicionalmente fueron realizados análisis de diversidad de las comunidades. Los objetivos son: encontrar patrones, tendencias y relaciones y generar hipótesis sobre la vegetación, esto último son parte de los próximos pasos en el modelo, es decir, la identificación de comunidades, relaciones ambiente vegetación y relaciones especies ambiente, lo cual generaría lo que nosotros llamamos diagnóstico del establecimiento de vegetación.

II. Situación geográfica del área, sitio de estudio

La Sierra de La Culata es la segunda del primer eje montañoso de la región andina venezolana denominada Cordillera de Mérida. Está situada en la región centro-occidental del estado Mérida (Fig. 2) y se extiende, en dirección noroeste desde donde el río Chama dobla hacia el noroeste y hacia la cuenca del Lago de Maracaibo por unos 150Km hasta el oeste de Timotes (Schubert, 1973).

El sitio de estudio es una localidad en la parte nororiental de la Sierra de La Culata entre 3300m y 3800m situada al norte de la ciudad de Mérida, entre los páramos de Aguas Blancas y El Escorial, en la cuenca del río Mucujún (Fig.2). Está conformado por dos complejos morrénicos principales uno al norte y otro al sur (morrenas superior e inferior respectivamente) y parte de otros dos con los cuales entran en contacto por el norte y noroeste (morrenas laterales I y II), entre ellos un valle de 1500m de longitud y anchura variable entre 500m y 900m. Todas las morrenas tienen alturas entre 150m y 200m sobre el nivel del valle. Las dos morrenas principales se extienden hacia el sureste por aproximadamente un Km y son drenadas por quebradas. Las otras dos drenan hacia el río Mucujún (Fig.2).

Por el lado sur, hacia las partes más altas, se cierra el valle, encontrándose estructuras modeladas de origen glacial y afloramientos rocosos.

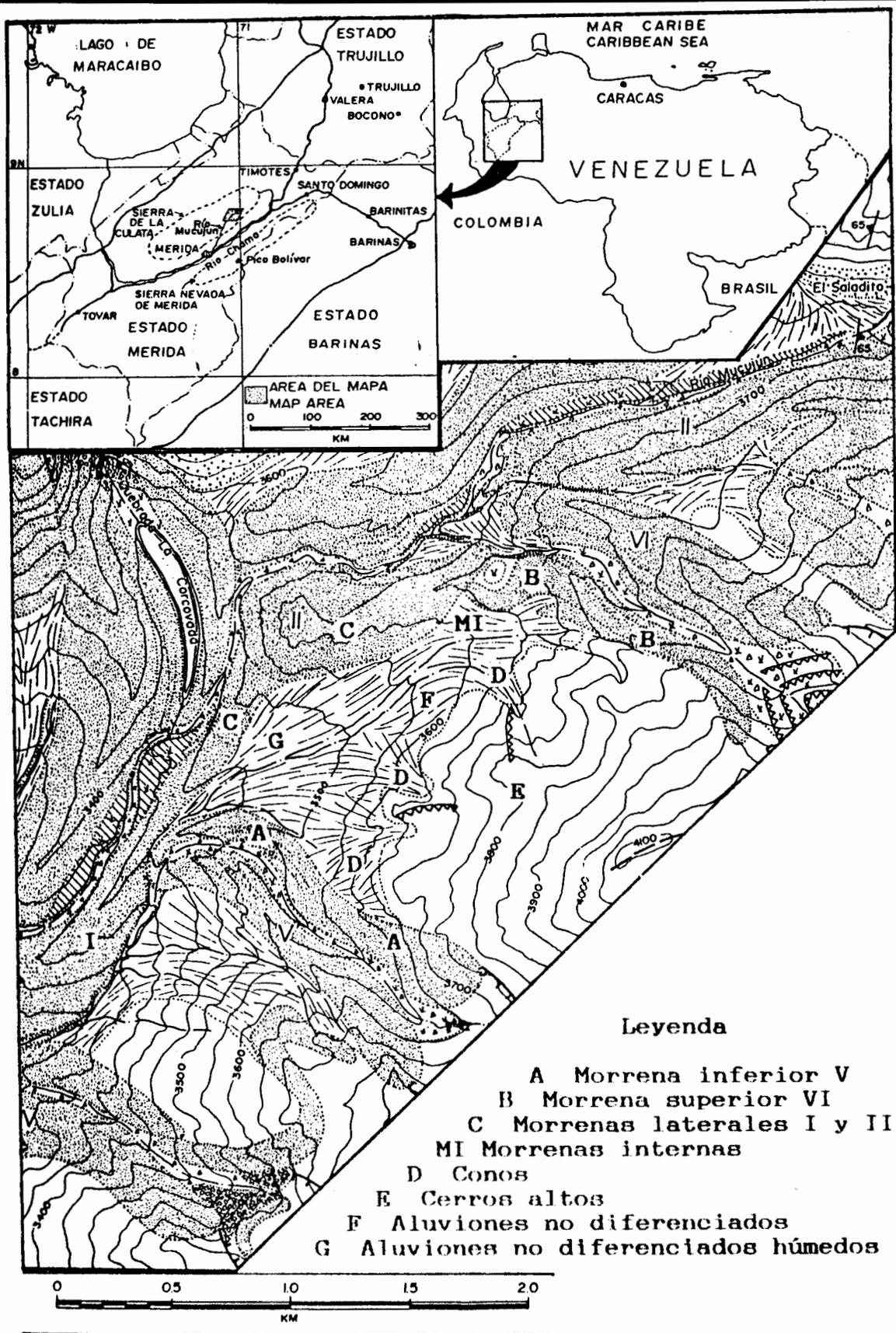


Fig.2. Ubicación Sierra de la Culata y sitio de estudio. Principales características geomorfológicas. (Adaptado de Schubert, 1973).

II.1 Geología y suelos

La unidad geológica principal de los Andes Venezolanos es la formación Sierra Nevada, de acuerdo a Schubert (1973) es de origen probablemente Precámbrico y los elementos o formas más sobresalientes en esta unidad son, por un lado, los que evidencian el último glacial, de origen en el pleistoceno superior y por otro, los afloramientos rocosos metamórficos. En este período, dice Van Der Hammen (1974), por haber sido muy frío y seco ocasionó virtualmente la desaparición del bosque y el dominio absoluto del páramo herbáceo abierto. Los elementos o paleoformas antes mencionados, son los que están presentes en el sitio de estudio, encontrándose el área principal rodeada de morrenas modeladas por el hielo glacial, la unidad elemental de estas morrenas, es el till morrénico, consistente en acumulaciones heterométricas, sin clasificación ni selección y con bajos porcentajes de partículas finas (Schubert, 1972 y 1980) y su composición es fundamentalmente de neises y esquistos (Schubert, 1979). En el área se destacan también los afloramientos rocosos, que según Kovisark (1971), citado por Schubert (1973), lo forman neises, esquistos y anfibolitas.

En relación a los suelos, el páramo en Venezuela ha sido estudiado principalmente por Pereyra y Castillo (1975) y por Malagón (1982), de acuerdo a estos autores, los suelos se caracterizan por ser poco erosionables con topografía accidentada y poco o muy pedregosos, según las unidades

geomorfológicas. Son suelos jóvenes, derivados de rocas ígneas y metamórficas, desarrollados sobre sedimentos de origen glaciar y fluvio-glaciar y sólo son cultivables en los sitios más bajos (límite inferior de páramos) con determinados rubros que resisten las condiciones climáticas en estos lugares.

II.2. Clima y vegetación

Las condiciones climáticas del área a estudiar no están bien definidas porque no hay estación de registros en el sitio. La estación existente, páramo La Culata, unos 300m más abajo, muestra que la región es de páramo húmedo porque recibe más de mil mm de lluvia al año, con un patrón bimodal. La temperatura media anual es de 10,13°C y la precipitación anual es de 1121mm con máximos entre marzo y mayo, y entre agosto y octubre (Monasterio y Reyes, 1980).

En el páramo estudiado hemos distinguido preliminarmente cinco tipos de formación, asociados con diferentes unidades geomorfológicas. Las morrenas: superior, inferior y las laterales, presentan rosetales de *Espeletia*, desde el pie de valle a elevaciones medias, y desde aquí a la cima están ocupadas por arbustales. Pequeñas morrenas de reavances, situadas en el interior del valle, están igualmente ocupadas por arbustales y rosetales. En las márgenes del valle, hacia las partes altas se encuentran tres conos (ver fig.2) los cuales están cubiertos por arbustales en sus partes altas y

por rosetales de *Espeletia* hacia el valle. Los cerros, en partes más altas están cubiertos por arbustales de más de un metro de alto y en el fondo del valle se presentan rosetales en áreas con menos humedad aparente, y pastizales en áreas más húmedas.

III. Metodología

III.1. Toma de datos

El estudio de campo se realizó en el período comprendido entre junio 1994 y febrero 1995, y los datos de vegetación se tomaron en junio, julio y agosto.

En el sitio seleccionado, hay cierto disturbio humano, pero se encuentra localizado, por eso muchos lugares sin disturbio pudieron ser seleccionados para el estudio ecológico. Se seleccionó un espacio de aproximadamente 2000m x 1500m, orientado suroeste-noroeste, donde en muy poco espacio, cambia la morfología y con ella la vegetación. Para el estudio se seleccionó un muestreo al azar estratificado, los estratos se definieron en base a la geomorfología y a las formaciones. A continuación detallamos los distintos caracteres medidos.

III.2. Caracteres climáticos

Para la explicación ecológica del ambiente es muy importante la variación climática. Un registro climático incluyendo época húmeda y seca y las variables que más

influyen en la vegetación no podía ser realizado en este estudio porque se hacia necesario instalar estaciones de registro. Por tanto el estudio de los factores climáticos se realizó con los datos existentes en las estaciones meteorológicas de Valle Grande y de La Culata junto con datos tomados en el sitio. Algunos caracteres se midieron localmente a través de cursos diarios, en 2 días, considerados "típicos" de la época seca. Se seleccionó, principalmente la temperatura y la Humedad relativa, ya que son factores críticos en alta montaña tropical, que pueden ser limitantes en el establecimiento de las especies y la vegetación. Se hicieron mediciones de temperatura en distintos lugares del área, simultáneamente, para registrar su variabilidad local y así relacionarlas con las diferentes formaciones, ésto se hizo tomando en cuenta diferentes posiciones topográficas y exposiciones de las morrenas. En el fondo del valle, se midió la temperatura a 1cm dentro del suelo, del aire a 5cm a nivel del suelo y a 150cm del suelo; simultáneamente se midió humedad relativa. En las diferentes vertientes de las morrenas, se midieron las temperaturas del aire, las máximas y mínimas. Los datos de temperatura del aire y humedad relativa del aire fueron usados para construir cursos diarios de temperatura-humedad del aire, construyendo diagramas diarios de acuerdo a Walter y Leig (1960) quienes presentan una modificación del climadiagramam de Gaussen. En el climadiagrama los lapsos en el año donde las temperaturas caen por debajo de la precipitación se interpretan como

déficit de humedad, en el caso de los cursos diarios se interpretan igualmente cómo déficit de humedad del aire en las horas en el día en que la temperatura cae por debajo de la humedad relativa.

III.2.1. Temperatura y Humedad Relativa

Para construir el climadiagrama del área, se tomaron los promedios mensuales y anuales de la estación meteorológica de Valle Grande. La temperatura y la humedad relativa en el valle se midió con un Psicrómetro de aspiración tipo Ashman. Las temperaturas del aire, a 5cm del suelo, en las vertientes de morrena se midieron con 4 termógrafos tipo NG-Jules Richard y las máximas y mínimas, con 4 minimax tipo Brannan. Estos termógrafos fueron colocados dentro de la vegetación siguiendo una transecta que corta el valle transversalmente, incluyendo la morrena lateral inferior derecha (Mucujún, vertientes externa e interna, 300° oeste y 125° sur respectivamente), cruzando el valle en cuyo fondo se realizaron las medidas con el Psicrómetro y la morrena inferior (La Barrosa, vertientes externa e interna, 185° sur y 350° norte respectivamente).

III.3. Caracteres del suelo

Las variables edáficas más apropiadas para este tipo de estudio están relacionadas con los nutrientes, tanto minerales como orgánicos y con el agua, ambos requeridos por las plantas y por los cuales las especies compiten. El

muestreo se realizó haciendo un hoyo en el suelo hasta 40cm en cada uno de los 61 censos de vegetación, en los que se tomó una muestra de la parte superficial, hasta la profundidad de las raíces, generalmente no más de 20cm, con el fin de efectuar posteriormente análisis químicos y físicos en el laboratorio. De cada perfil se anotó: el aspecto general del suelo, su profundidad, profundidad de raíces, y la profundidad a la que ocurrieron cambios de color. Por otra parte, otros factores tomados en cuenta, en cada censo, se relacionan con las características del ambiente físico como exposición, determinada con una brújula, pendiente tomada con un clinómetro y altitud.

III.4. Caracteres de la vegetación

III.4.1. Selección de censos y tipos de formaciones

Se realizaron 61 censos, repartidos en las diferentes unidades geomorfológicas, en diferentes tipos de vegetación como explica la tabla 1 (ver fig. 2). Se usaron unidades muestrales restangulares (censos) de 5m x 10m, esto debido a que en la mayoría de los trabajos sobre vegetación baja como sabanas y páramos, se usaron unidades cuadradas o rectangulares, por ejemplo, Fariñas y Monasterio (1980) usaron rectángulos de 5m x 2m y Baruch (1984) usó 2m x 2m. Silva y Sarmiento (1976) usaron cuadrados de 10m x 10m. Las unidades intermedias rectangulares, no tan extensas, como las usadas por nosotros, son más eficientes y muestrean una sección mayor de la vegetación. Bourdeau (1953) y Bormann

(1953) encuentran que la varianza por unidad de área decrece si las parcelas son más largas dando así una mayor eficiencia.

Tabla 1. Distribución de las distintas unidades de muestreo en unidades geomorfológicas y tipos de vegetación en un sector de páramos cercano al páramo La Culata.

Unidad geomorfológica	Tipo o formación de vegetación	Muestras de vegetación y suelo
Morrena superior	Arbustal Rosetal	6
Morrena inferior	Arbustal Rosetal	6
Morrenas laterales	Arbustal Rosetal	12
Morrenas internas	Arbustal Rosetal	2
Conos	Rosetal	5
Cerros altos	Arbustal	4
Fondo de valle	Rosetal	26
Total		61

III.4.2. Descripción cualitativa y cuantitativa de la vegetación

Una descripción de las diferentes formas de vegetación que están presentes en el área se obtuvo con la información tomada en cada censo, como sigue:

- 1- Fecha
- 2- Número de censo
- 3- Ubicación
- 4- Tipo de vegetación, por ejemplo, si se trató de un rosetal, arbustal, etc.
- 5- Altura

- 6- Exposición
- 7- Inclinación
- 8- Cobertura total
- 9- Altura de la vegetación e identificación de estratos (composición, altura, cobertura de cada estrato).

En cada censo se estimó además, la cobertura de las especies por el método del cuadrado puntual usando una varilla de 4mm de diámetro (Greig-Smith, 1983), la cobertura de la vegetación fue estimada después a partir de la información de las especies.

Los datos de la descripción nos permitió, en primer lugar, hacer una clasificación preliminar de las diferentes formas de vegetación que están presentes, y con los datos de cobertura se construyó una matriz de censos por especies; con la cual se realizaron los distintos análisis detallados en el capítulo III.5.

III.4.3. Listado y colección de especies

Para el conocimiento de las especies, fueron anotadas todas las plantas encontradas dentro y fuera de los censos; las plantas desconocidas fueron colectadas e identificadas en el laboratorio, y fue señalada su forma de vida de acuerdo a los criterios de Vareschi (1970). Para la identificación de las especies, se contó con la ayuda de los herbarios de la Facultad de Farmacia y Facultad de Ciencias Forestales. La nomenclatura de las especies siguen principalmente La flora de los páramos de Vareschi (1970) y La flora de Venezuela de Aristeguieta (1964).

III.5. Análisis de los datos

III.5.1. Ordenamiento

Con la matriz de datos de suelos y de vegetación realizamos dos tipos de análisis de ordenamiento: uno de suelos aplicando el Análisis de Componentes Principales (ACP) y tres de vegetación, aplicando el Análisis de Correspondencias (AC), el Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL) y el Análisis Canónico de Correspondencias Linearizado (ACCL).

El Análisis de Componentes Principales es una técnica que fue usada por primera vez en ecología por Goodall (1954) citado por Matteucci y Colma (1982) y aunque no es apropiada para analizar vegetación, ya que frecuentemente produce efecto de arco, dada la incongruencia entre su modelo y el modelo vegetacional. El efecto de arco se produce porque normalmente las especies muestran respuestas no lineales, respecto a los factores ambientales, si el gradiente es largo. Nosotros utilizamos el ACP para realizar un ordenamiento de los horizontes superficiales del suelo, caso en el que sí es perfectamente aplicable.

El Análisis de Correspondencias o de Promedios Recíprocos es una técnica descubierta por Hill (1973) y se acepta, hoy en día que es más efectiva que el análisis de componentes principales para el análisis de vegetación (Ezcurra, 1987), sin embargo se conoce que el AC presenta dos fallas principales: no maneja series grandes de datos y presenta

efecto de arco en algunas ocasiones, siendo esta última la peor. A pesar de esto la elegimos para constatar si era la apropiada para nuestros datos. Dada la presencia del efecto de arco fue necesario linearizarlo aplicando el Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL). El Análisis de Correspondencias (AC) consiste en calcular promedios ponderados para los censos a partir de la suma de las importancias de las especies, con estos promedios se calculan promedios ponderados para las especies, con éstos se calculan nuevos promedios ponderados para los censos y con éstos últimos nuevos promedios ponderados para las especies; este cálculo se repite de manera iterativa hasta que los promedios se estabilizan, una vez logrado esto los promedios ponderados finales de las especies y de los censos constituyen sus coordenadas en el ordenamiento. Por esta razón se denomina método de los promedios recíprocos ya que a partir del promedio de los censos se calcula el promedio de las especies y a partir de éstos se calcula un nuevo promedio para los censos. Este análisis también se puede realizar mediante técnicas de álgebra lineal constituyendo los vectores de coordenadas (Promedios Recíprocos) los autovalores de la matriz de distancias χ^2 construida con los censos y las especies. Las coordenadas calculadas para las especies constituyen una estimación de su óptimo a lo largo del gradiente florístico que, hipotéticamente, representa un gradiente ambiental subyacente.

El Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL), igual que el AC es una técnica derivada de la de promedios ponderados y cumple con el procedimiento descrito anteriormente, sólo que el ACL tiene un elemento más aplicando la linearización, por lo cual elimina el efecto de arco. La linearización se logra dividiendo el primer eje en un número determinado de segmentos y los valores de este eje son centrados a media cero produciendo un aplastamiento de los puntos a lo largo del primer eje.

El Análisis Canónico de Correspondencias (ACC) es una técnica de análisis de correspondencias en la cual los ejes son construídos como combinación lineal de variables ambientales, es decir es una técnica de análisis de gradiente directo, donde una serie de especies son relacionadas directamente a una serie de variables ambientales Ter Braak (1986). Al igual que el AC y el ACL, el ACC es una técnica derivada de la de Promedios Ponderados y de acuerdo a Palmer (1993) se diferencia de estas dos por un paso adicional en el que se incluye una regresión lineal múltiple con las coordenadas de sitios determinadas por los Promedios Ponderados de especies como las variables dependientes y las variables ambientales como las independientes. Las nuevas coordenadas de sitios son asignadas como el valor que predice la ecuación de regresión, y esta ecuación es formalmente una combinación lineal de variables, que nos genera las nuevas coordenadas de sitios como combinaciones lineales de

coordenadas de especies, en lugar de las coordenadas de sitios determinadas por Promedios Ponderados, como en el AC.

III.5.2. Clasificación

Para la clasificación de los censos se empleó la técnica aglomerativa de Unión Promedio de Grupo Par No-ponderado (UGPMA) de Sneath & Sokal (1973), basado en Distancia Euclidiana.

La Unión promedio reúne 4 métodos: Promedio Grupo Par No-ponderado, Promedio Grupo Par Ponderado, Distancia Centroide y Distancia Mediana, siendo la primera la más usada (Pielou, 1984). De acuerdo a Sneath & Sokal (1973) esta técnica maximiza la correlación cofenética, es decir, la correlación entre las similitudes o las distancias en la matriz inicial y las que muestra el dendrograma resultante. La Unión promedio consiste, como todo método de agrupamiento, en que cada censo individual es tratado como un grupo con un solo miembro. Los dos grupos (de un solo miembro) más similares son unidos formando un grupo de dos miembros, teniéndose entonces un grupo de dos miembros y el resto de uno solo. De esta manera se van aglomerando los grupos más similares en nuevos grupos de mayor tamaño cuya distancia o similitud, a los grupos restantes, se calcula como el promedio de las distancias de los elementos que conforman el nuevo grupo al resto. Lo que diferencia el agrupamiento Unión Promedio de grupo par no-ponderado de los demás, es que la distancia entre el grupo

recién formado y los demás se calcula asignando igual peso a todos los grupos, independientemente de su tamaño.

III.5.3. Respuestas de especies a factores ambientales

Posterior al ordenamiento y clasificación, usando los resultados de éstos, realizamos un análisis de respuestas de las especies principales a los factores más relevantes del hábitat, para lo cual aplicamos el método de Los Perfiles Ecológicos, propuesto por Gounot (1969). Los Perfiles Ecológicos son recomendables entre otras técnicas que evalúan la respuesta de especies a factores ambientales, por que se puede estimar una significación estadística que la hace más confiable. Este método basado en la teoría de información, (Ezcurra y Montaña, 1984), permite descomponer la información contenida en una tabla de contingencia de una forma similar a la varianza, y su conversión a pruebas de χ^2 . El método es usado realizando un análisis de la frecuencia de las especies a partir de los datos de presencia-ausencia de las mismas. De acuerdo a Godron (1965) y Guillerm (1969) en Suárez de Giménez (1990), los perfiles se establecen considerando las frecuencias absolutas o relativas o los índices de frecuencias corregidas. Fariñas (1987) expresa que el método se basa en el hecho de que si una especie es indiferente a un factor ecológico, su frecuencia relativa será la misma frente a todos los estados que tome el factor en el sitio de estudio, en caso contrario será más o menos frecuente de lo esperado bajo la hipótesis de indiferencia.

III.5.4. Diversidad

La matriz original de datos de vegetación con 107 especies fue además usada para realizar un análisis de la diversidad de los censos. De acuerdo con Magurran (1983) las medidas de diversidad pueden ser divididas en tres categorías principales. Primero los índices de riqueza de especies, que son esencialmente una medida del número de especies en una unidad de muestra definida. Después están los modelos de abundancia de especies los cuales van, desde los que representan situaciones donde hay alta igualdad hasta los que caracterizan casos donde la abundancia de especies es muy desigual, estos modelos son: las series geométricas, las series logarítmicas, la distribución logarítmica normal y el modelo de estaca partida. Finalmente están los índices basados en la abundancia proporcional de las especies, los cuales buscan cristalizar la riqueza y la igualdad en una sola figura. Para medir la diversidad en nuestro trabajo aplicamos una representación de los índices mencionados. Estos índices están ordenados (Hill, 1973) por su propensión a enfatizar tanto riqueza de especies (ponderada hacia especies no comunes) o dominancia (ponderada hacia especies abundantes) y son clasificados de acuerdo al peso que ellos dan a las especies raras. El orden de N frecuentemente usado en estudios de diversidad es:

N-infinito recíproco de la abundancia proporcional de las
 especies raras (es el radio dimensional J de May
 (1975))
No número de especies (diversidad específica)
N₁ exponencial del índice de Shannon
N₂ recíproco del índice Simpson
N+infinito recíproco de la abundancia proporcional de
 especies comunes (es el índice recíproco de
 Berger-Parker)

IV. Resultados y Discusiones

IV.1. Análisis climático

1.1. Clima general

El sector de Valle Grande presenta un patrón climático bimodal típico del régimen de la cuenca del Lago de Maracaibo (Monasterio y Reyes, 1980). Este patrón se caracteriza porque durante el año se presentan dos épocas seca y dos húmedas y éstas están relacionadas con la variación de las temperaturas. El patrón mencionado (figura 3) muestra un período seco que se extiende desde noviembre hasta la primera mitad de marzo, registrándose el menor valor de precipitación entre los meses de febrero y marzo. En este primer período seco se registra el evento con menor aporte hídrico, de menos de 40mm, en el mes de febrero. El otro período seco es más corto y se inicia aproximadamente a mitad de mayo, extendiéndose hasta finales de julio, aquí el menor aporte hídrico ocurre al final de este último mes, con menos de 80mm de lluvia. Igualmente se presentan dos épocas lluviosas las cuales sobrepasan los 100mm cada mes. La primera va desde principios de marzo a finales de mayo y es la temporada en que se registra mayor cantidad de precipitación, llegando hasta cerca de 300mm, en el mes de mayo. Desde principios de agosto a principios de noviembre, se extiende el otro período lluvioso, y los valores de lluvia son menores que en el período anterior, llegando el máximo hasta cerca de 200mm, en el mes de octubre.

VALLE GRANDE (2560 m)
(1974-82)

12,4°C

1718,1 mm

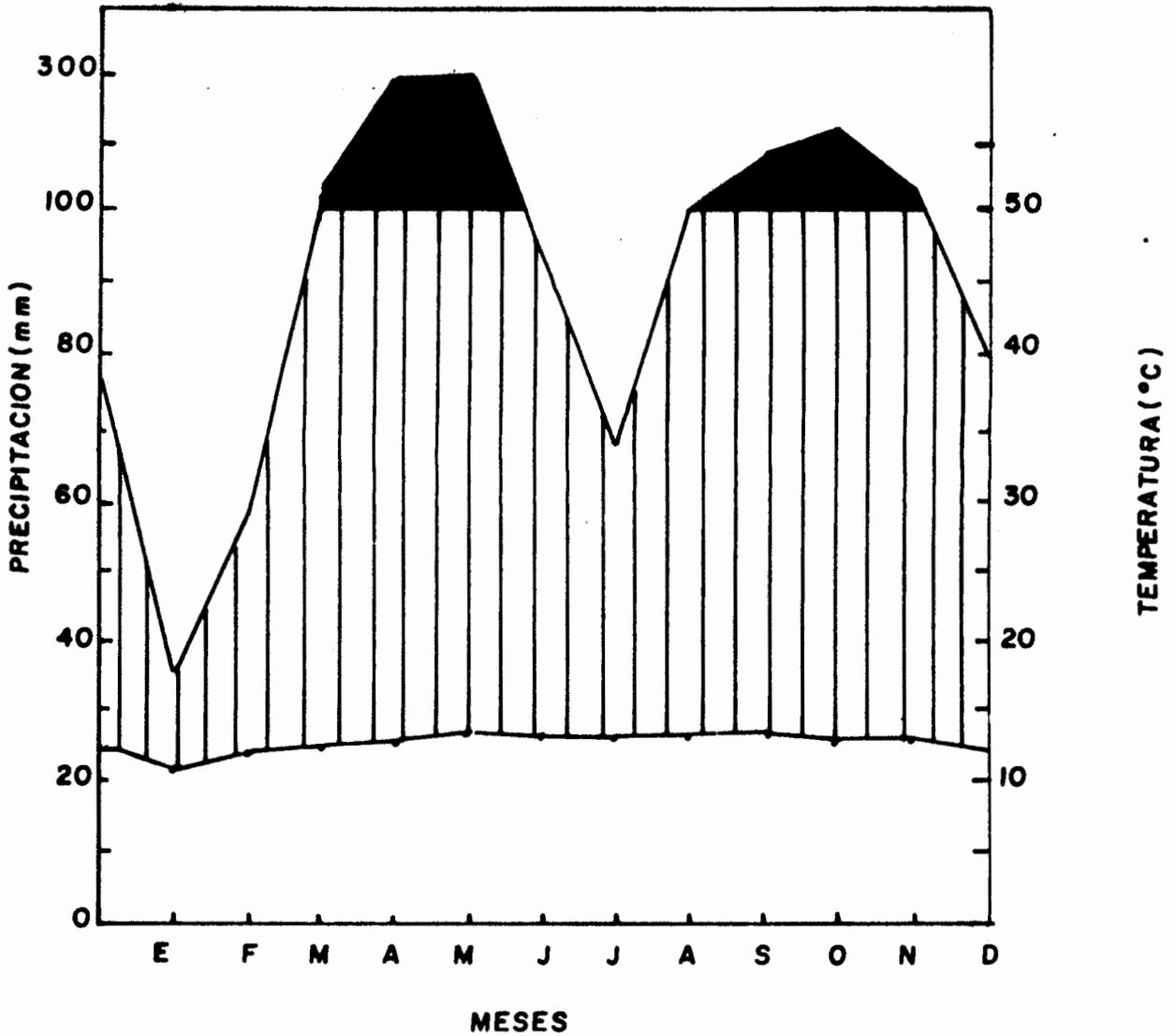


Figura: 3 CLIMADIAGRAMA DE VALLE GRANDE

La estación La Culata (3090msnm) presenta un volumen de precipitación anual de 1200mm y su patrón de precipitación para el período 1961-91 es el mismo que se observa en la

estación Valle Grande (2560msnm) por lo que consideramos que se mantiene para el páramo de La Culata. Es importante señalar que, de acuerdo al climadiagrama, durante el año no habría déficit hídrico (fig. 3) y que para Monasterio y Reyes (1980) los mínimos de precipitación pueden representar verdaderas épocas críticas en el balance hídrico, como periodos ecológicamente húmedos; lo que sí es evidente es que las plantas sufren estrés hídrico, en especial en la época seca de fin-principio de año. Fariñas (1975), usando datos publicados por Azócar (1974) para Mucubají, encontró que el contenido de agua en el suelo cayó por debajo del punto de marchitez permanente por lo menos una vez en el año.

En el sector de Valle Grande, la temperatura media anual (período de 8 años) es de 12,4°C, la curva inferior indica su comportamiento durante el año mostrando muy baja variabilidad (fig. 3), el mes con menor temperatura es enero el cual coincide con el primer período seco. Este patrón térmico de Valle Grande ocurre probablemente para el sector de La Culata, por tratarse de la misma región, donde domina el patrón bimodal, sólo que aquí se registran temperaturas menores dadas las diferencias de altura de más de 700m.

La temperatura media para el sector estudiado de La Culata, el cual está ubicado entre 3335m y 3800m aproximadamente, la calculamos, primero por gradiente, de acuerdo con Andressen et al (1973), quienes señalan un registro de correspondencias

entre temperaturas medias anuales y niveles de altitud, para la cuenca de los ríos Chama y Capazón; encuentran 10° , 7° y 5°C para 3000m, 3400m y 3800m de altitud respectivamente, ésto representa un descenso de $0,75^{\circ}\text{C}$ por cada 100m. Decimos entonces, que la temperatura media anual en el área, está variando entre $6,8^{\circ}\text{C}$ a 3335m y 5°C a 3800m. Otra estimación de la temperatura media anual a 3335m la calculamos de acuerdo a Walter y Medina (1971) quienes indican que la temperatura a 50cm bajo el suelo, es equivalente a la temperatura media anual; Azócar y Monasterio (1980b) por otra parte, estudiando el clima del páramo de Mucubají, encuentran que después de 30cm de profundidad, la temperatura se mantiene más o menos constante. Para el sitio mencionado, a 3335m la temperatura a 50cm bajo el suelo, el día 7/12/94 fue de $7,2^{\circ}\text{C}$. Se observa que en las temperaturas calculadas por gradiente y por el criterio de la no variabilidad después de determinadas profundidades en el suelo, hay una diferencia mínima de apenas $0,4^{\circ}\text{C}$.

En base al carácter general del clima que hemos visto, podemos decir que en la localidad de páramo del sector de La Culata que estudiamos, el clima general se caracteriza, desde el punto de vista térmico, por un régimen de temperaturas de baja variabilidad anual, al igual que constataron Azócar y Monasterio (1980a-b) para el páramo de Mucubají, siendo ésta una de las propiedades características del clima tropical de alta montaña (Sarmiento, 1986). Contra esta baja

variabilidad anual se presenta un régimen de alta variabilidad diaria. Para Mucubají, las diferencias diarias son aproximadamente cinco veces mayores que las diferencias mensuales (Azócar y Monasterio, 1980a). La vegetación entonces, está adaptada a oscilaciones diarias durante todo el año, con muy baja variabilidad estacional. Las temperaturas medias son aún más bajas en los periodos secos, lo que hace que estos periodos sean más desfavorables para las plantas. De acuerdo a Azócar y Monasterio (1980a), en el período seco en Mucubají es cuando ocurren las mínimas más bajas y las máximas más altas, haciendo de este período el de mayores oscilaciones térmicas diarias, esto se debe a que en esta época la radiación que llega al suelo es intensa y la reirradiación nocturna es alta, sobre todo en los periodos de cielo despejado. Por eso en las noches, las temperaturas descienden y el enfriamiento es más rápido en el suelo y las plantas que en la atmósfera y el agua se congela sobre las superficies sólidas. En el sector de La Cualta, la noche del 23-24/1/95, se produjo una helada cuando la temperatura en el sitio bajó hasta -6.0°C (ver clima local) congelándose las aguas superficiales. En Mucubají, las heladas durante el período seco son frecuentes y más de la mitad de los días en este período tienen heladas (Azócar y Monasterio, 1980a). En el sector de La Culata es probable que el fenómeno de ocurrencia frecuente de heladas también tenga lugar en el segundo período seco de junio a agosto, pero por ser un período más corto y con altura menor que Mucubají, con una

época anterior de altas precipitaciones, pudiera ser menos desfavorable que la primera época de diciembre a marzo. Las bajas temperaturas tienen un efecto directo sobre las plantas limitando su sobrevivencia y en el páramo andino todas las especies (Squeo et al 1991) presentan mecanismos de resistencias a bajas temperaturas.

IV.1.2. Clima local

El clima local lo representamos por ciclos diarios de temperatura, en dos días del primer período seco, el cual comprende desde noviembre hasta la primera mitad de marzo. La tabla 2, muestra los valores de mediciones hechas en cinco sitios del área, durante 24 horas, cubriendo los días 7-8/12/94. En el fondo de valle, la temperatura media a 1cm dentro del suelo fue de 12,3°C, la menor fue de 7,0°C a las 7:00 y 8:00AM y la mayor de 20,0°C a las 12:00M del mismo día. La diferencia entre estas dos últimas temperaturas es de 13°C, lo que representa una variabilidad para mediciones de temperaturas de 24 horas relativamente alta a un centímetro dentro del suelo (Azócar y Monasterio, 1980a). Como indican los valores (tabla 2) éstos varían poco durante el día y la alta variabilidad nocturna registrada ocurre por que en las horas después de las 24:00 hasta las primeras horas de la mañana, el suelo se enfría y se registraron las menores temperaturas, entre 7°C y 9°C.

Tabla 2. Temperatura y Humedad relativa los días 7-8/12/94 en cinco sitios de un sector de páramo cercano al páramo La Culata. En el fondo de valle (FV), se midió temperatura a 1cm dentro del suelo, a ras del suelo (5cm) y del aire a 150cm; humedad relativa a ras de suelo y del aire a 150cm. En los 4 lugares restantes, se midió temperaturas a ras de suelo, en la vegetación. TS = Temperatura del suelo, BX = Morrena de La Barrosa, vertiente externa (morrena inferior, exposición suroeste); BI = Morrena de La Barrosa, vertiente interna (morrena inferior, exposición noreste); MI = Morrena del Mucujún, vertiente interna (morrena lateral inferior, exposición suroeste); MX = Morrena del Mucujún, vertiente externa (morrena lateral inferior, exposición noreste).

Hora	Fondo de Valle		Vertientes de Morrenas						
	5cm		150cm		TS	BX	BI	MI	MX
	TOC	HR%	TOC	HR%	TOC	TOC	TOC	TOC	TOC
14:00	18.0	63	16.0	69	-	12.0	15.0	19.0	18.0
15:00	14.5	78	13.0	77	18.0	16.0	12.5	14.0	14.0
16:00	12.5	78	11.0	88	17.0	13.5	12.0	11.5	12.0
17:00	11.0	94	10.0	94	16.0	11.5	10.5	10.0	11.0
18:00	9.5	100	9.0	100	15.0	11.2	9.0	8.5	10.2
19:00	7.5	100	7.6	91	14.0	10.0	8.0	6.0	9.0
20:00	4.0	100	4.5	100	11.0	7.0	5.5	4.0	7.0
21:00	5.2	98	5.2	97	11.0	6.0	5.0	3.0	5.5
22:00	4.2	98	4.0	92	10.5	5.5	4.2	2.0	4.5
23:00	3.5	92	4.2	84	10.0	4.5	3.5	1.0	4.0
24:00	3.5	90	4.5	79	9.0	4.0	3.0	1.0	3.0
1:00	3.5	100	3.5	83	9.0	4.0	3.0	0.5	3.0
2:00	4.0	92	5.4	76	9.0	4.0	3.0	0.2	2.5
3:00	3.5	100	4.0	84	9.0	4.0	3.0	0.1	3.0
4:00	3.5	100	4.0	84	9.0	4.0	3.0	0.0	3.0
5:00	3.2	97	4.5	76	8.0	4.0	2.8	0.5	3.0
6:00	3.2	98	4.5	76	8.0	4.0	2.5	0.0	3.5
7:00	4.0	74	6.2	63	7.0	4.0	2.5	0.0	3.0
8:00	3.5	96	4.0	84	7.0	4.0	2.5	4.5	3.0
9:00	12.0	56	13.0	51	10.0	4.0	3.2	13.5	3.5
10:00	15.0	60	15.0	51	14.0	12.5	5.5	17.0	5.0
11:00	15.5	65	15.0	60	18.5	18.0	8.0	18.0	9.0
12:00	17.5	67	16.0	69	20.0	22.0	12.0	20.0	11.0
13:00	17.0	71	16.0	65	19.0	22.5	12.5	18.0	12.3
14:00	14.5	73	13.0	77	17.0	13.5	11.0	11.0	10.5
Medias	8.6		8.4		12.3	9.4	6.5	7.3	6.9
Men.	3.2		3.5		7.0	4.0	2.5	0.0	3.0
May.	18.0		16.0		20.0	18.0	15.0	20.0	18.0
Dif.	14.8		12.5		13.0	12.0	12.5	20.0	15.0

A ras de suelo, se registró una media de $8,6^{\circ}\text{C}$, $3,2^{\circ}\text{C}$ menos que la media a 1cm dentro del suelo, aquí la menor temperatura fue de $3,2^{\circ}\text{C}$ a las 5:00 y 6:00AM y la mayor de $18,0^{\circ}\text{C}$ a las 14:00 horas del día anterior. La diferencia entre las dos es de $14,8^{\circ}\text{C}$, y la temperatura está variando más de hora en hora que en el caso anterior. Los datos indican que las mayores temperaturas se registraron en el día desde aproximadamente las 9:00 y permanecieron hasta más o menos las 17:00 horas. En las horas nocturnas, desde las 18:00 horas hasta las 9:00AM del día siguiente, se registraron las menores, la más baja fue de $3,2^{\circ}\text{C}$ y la más alta de $9,5^{\circ}\text{C}$. La otra temperatura medida en el fondo de valle es la del aire, a 150cm del suelo, aquí la media fue de $8,4^{\circ}\text{C}$, $0,2^{\circ}\text{C}$ menos que la anterior, la menor fue de $3,5^{\circ}\text{C}$ a la 1:00AM y la mayor fue de 16°C a las 14:00 horas del día 7 y a las 12:00 y 1:00PM del día 8. La diferencia entre las dos fue de $12,5^{\circ}\text{C}$. Se observa cómo la oscilación térmica fue mayor al ras del suelo. El comportamiento de las temperaturas en el fondo de valle lo muestra la gráfica 4. Casi todo el día la temperatura a un 1cm dentro del suelo es mayor que la del aire. Aunque la variabilidad es relativamente alta (mayor: 20°C y menor 7°C) el interior del suelo está más caliente por que está absorbiendo directamente la radiación. Sólo en las primeras horas de la mañana del día 7 (entre las 9:00 y 11:00 horas) la temperatura dentro del suelo es inferior a la del aire, lo que ocurre por que a la salida del sol la superficie del suelo se calienta más rapido y aunque

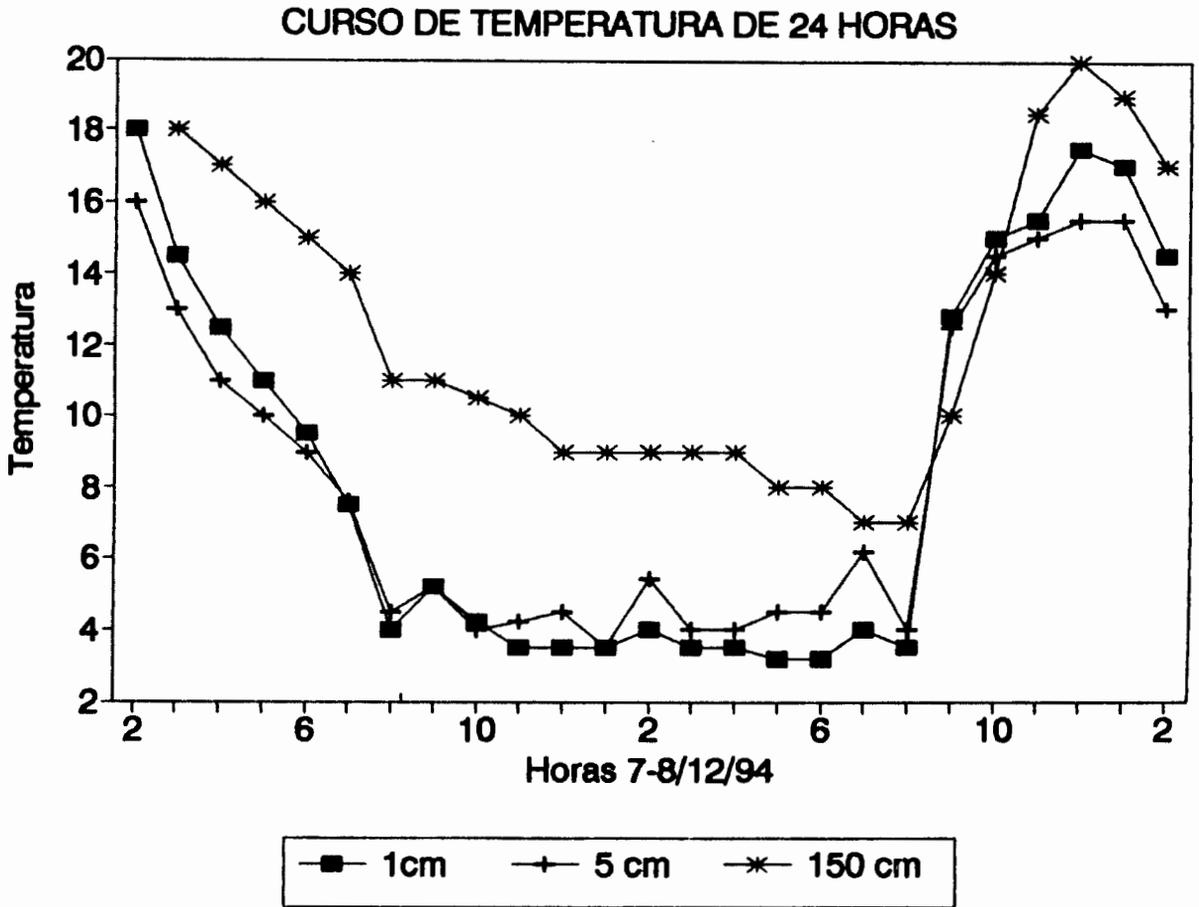


Figura 4. Curso diario de Temperatura los días 7-8/12/94 en el valle en tres posiciones: a 1cm dentro del suelo, a 5cm del suelo y a 150cm del suelo. Las temperaturas dentro del suelo son mayores que las del aire por el efecto protector del suelo y las temperaturas a 5cm del suelo son mayores en la noche y menores en el día que las temperaturas a 150cm del suelo por el descenso de las temperaturas en horas de la noche.

esta temperatura igualmente aumenta, permanece más baja durante esas horas, producto del enfriamiento nocturno. Por otro lado, la temperatura del aire a 5cm del suelo es mayor que la de 150cm del suelo en las horas del día debido a su cercanía a la superficie del suelo, en cambio en las horas de

la noche la temperatura del aire a 5cm del suelo es más baja que la de 150cm del suelo lo que ocurre por que en las noches, cuando descienden las temperaturas, la superficie del suelo se enfría rápidamente. Estos fenómenos tienen un efecto sobre la distribución vertical de la vegetación y probablemente sobre la selección de las formas de vida, ya que se ha encontrado (Squeo et al 1991) que las plantas en los diferentes estratos sobre el suelo presentan distintos mecanismos de respuestas a las bajas temperaturas. Las plantas que se desarrollan adosadas al suelo, presentan como mecanismo la tolerancia, las formas herbáceas y arbustivas pueden ser tolerantes y evasoras, mientras que las plantas del estrato superior sólo son evasoras.

En las diferentes posiciones de vertientes de morrenas, dentro y fuera del valle, las temperaturas medias variaron desde 6,5°C, en la morrena de La Barrosa, vertiente interna hasta 9,4°C, en la morrena de La Barrosa, vertiente externa. La menor se registró en la morrena del Mucujún , vertiente interna, siendo de 0°C y la menor más alta fue de 4°C en la misma morrena donde se registró la mayor temperatura media de los 5 sitios. Las temperaturas mínimas para los sitios exceptuando la morrena Mucujún interna, fue de 3°C en la Barrosa externa, 2,5°C en la Barrosa interna y 2,5°C en la de Mucujún externa. Para los cinco sitios, las diferencias entre las temperaturas mayores y menores, son relativamente altas, a ras de suelo, en el fondo de valle, esta diferencia

alcanzó 14,5°C. El comportamiento de las temperaturas en el período registrado, en las distintas posiciones del área mencionadas, se muestran en la figura 5.

CURSO DE TEMPERATURA DE 24 HORAS

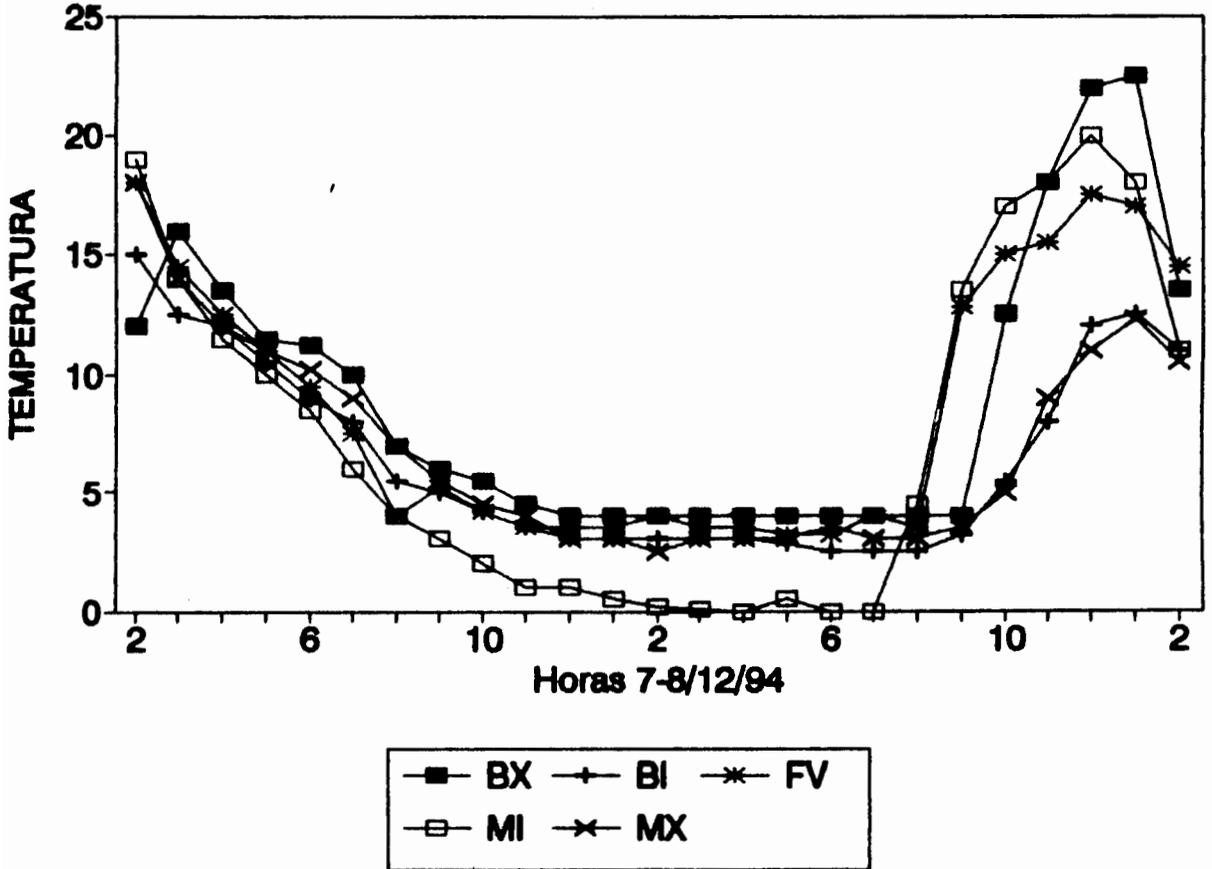


Figura 5. Curso diario de temperatura los días 7-8/12/94 en las cinco posiciones: BX = morrena La Barrosa vertiente externa (morrena inferior, exposición suroeste), BI = morrena La Barrosa vertiente interna (morrena inferior, exposición noreste), FV = fondo de valle, MI = morrena Mucujún vertiente interna (morrena lateral inferior, exposición suroeste) y MX = morrena Mucujún vertiente externa (morrena lateral inferior, exposición noreste). Se señala el comportamiento similar de las temperaturas en los cinco sitios, los mayores valores se registran durante el día y los más bajos durante la noche. Se registran temperaturas más frías en la morrena Mucujún interna y el fondo de valle.

El comportamiento es muy parecido en los cinco lugares, las mayores temperaturas se registraron desde las 14:00 a las 19:00 horas y luego al día siguiente, desde las 9:00AM en adelante, coincidiendo con la salida y puesta del sol. Las menores temperaturas se registraron durante la noche. No obstante, el comportamiento similar de las curvas, hay que notar ligeras variaciones representadas por diferencias de 1°C hasta 4°C entre los sitios. Estas diferencias se observan en la morrena Mucujún, vertiente interna, y en el Fondo de Valle cuyas curvas se localizan, en algunas horas por debajo de las otras.

La humedad relativa presenta variaciones que están muy relacionadas con la frecuencia de las nubes durante el día y la noche y en la noche también por la condensación de la humedad del aire. El comportamiento de la humedad relativa (Azócar y Monasterio 1980a) durante el año en el páramo de Mucubají, es de valores altos, pero en la época seca se presentan días con valores muy bajos y temperaturas relativamente altas que hace que algunas horas presenten déficit de presión de vapor. En el sector de La Culata tanto a ras de suelo, como a 150cm del suelo, los valores en todo el período fueron relativamente altos (tabla 2) y su variabilidad es comparada con la temperatura (figuras 6 y 7) mostrando el comportamiento térmico-hídrico del período de mediciones. En las dos posiciones las curvas de temperaturas y humedad relativa están bien separadas sin presentar déficit de humedad en el período medido.

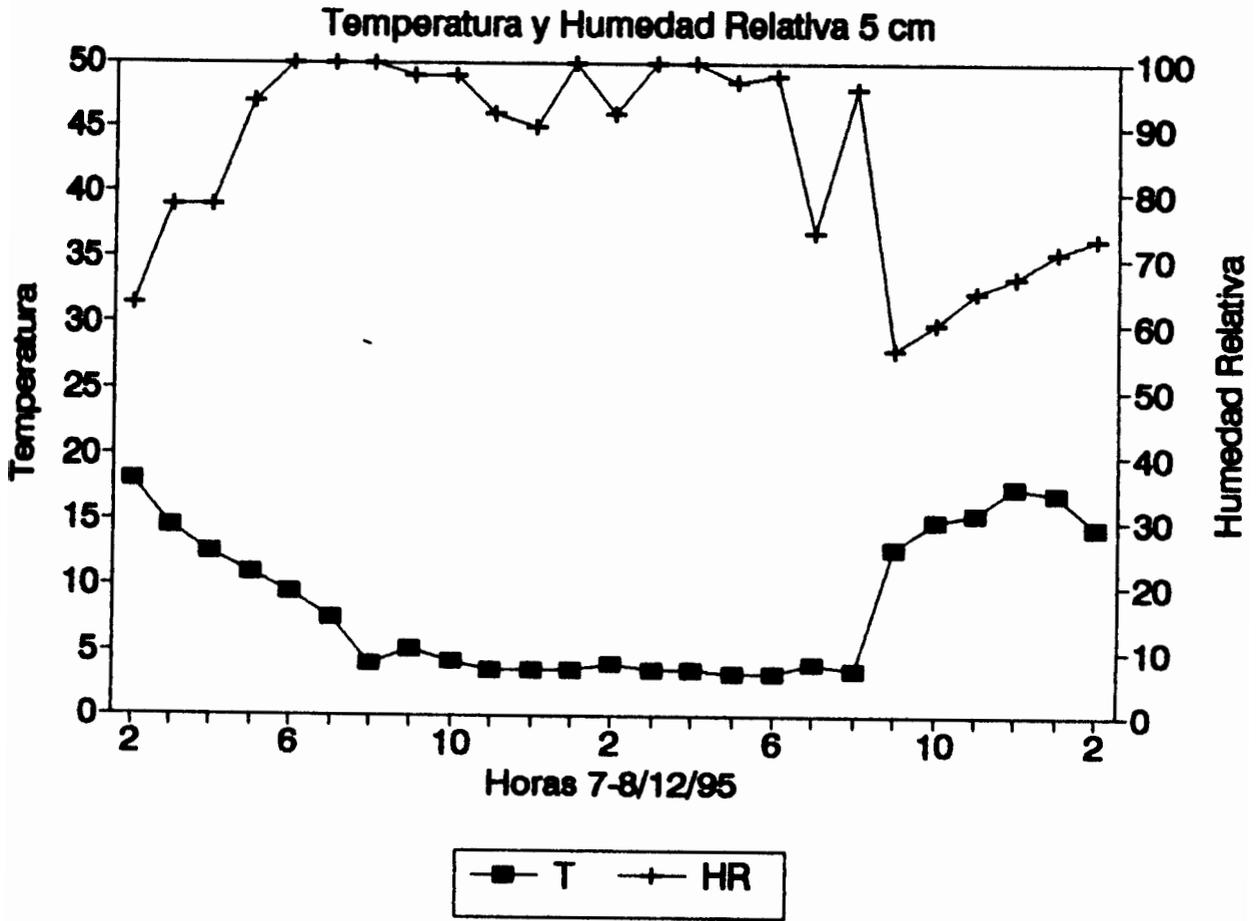


Figura 6. Curso diario de temperatura y humedad relativa los días 7-8/12/94 en el valle a ras de suelo (5cm). Se señala que las curvas están bien separadas no presentándose déficit de humedad en el período medido.

Las mediciones de los días 23-24/1/95 (tabla 3) muestran que en este período, se registraron temperaturas menores que las correspondientes a diciembre. La media a ras de suelo fue de 8,2°C en el fondo del valle y de -4°C en la vegetación, morrena Mucujún interna, la mínima aquí, registrada por el termómetro de máxima y mínima fue de -6°C.

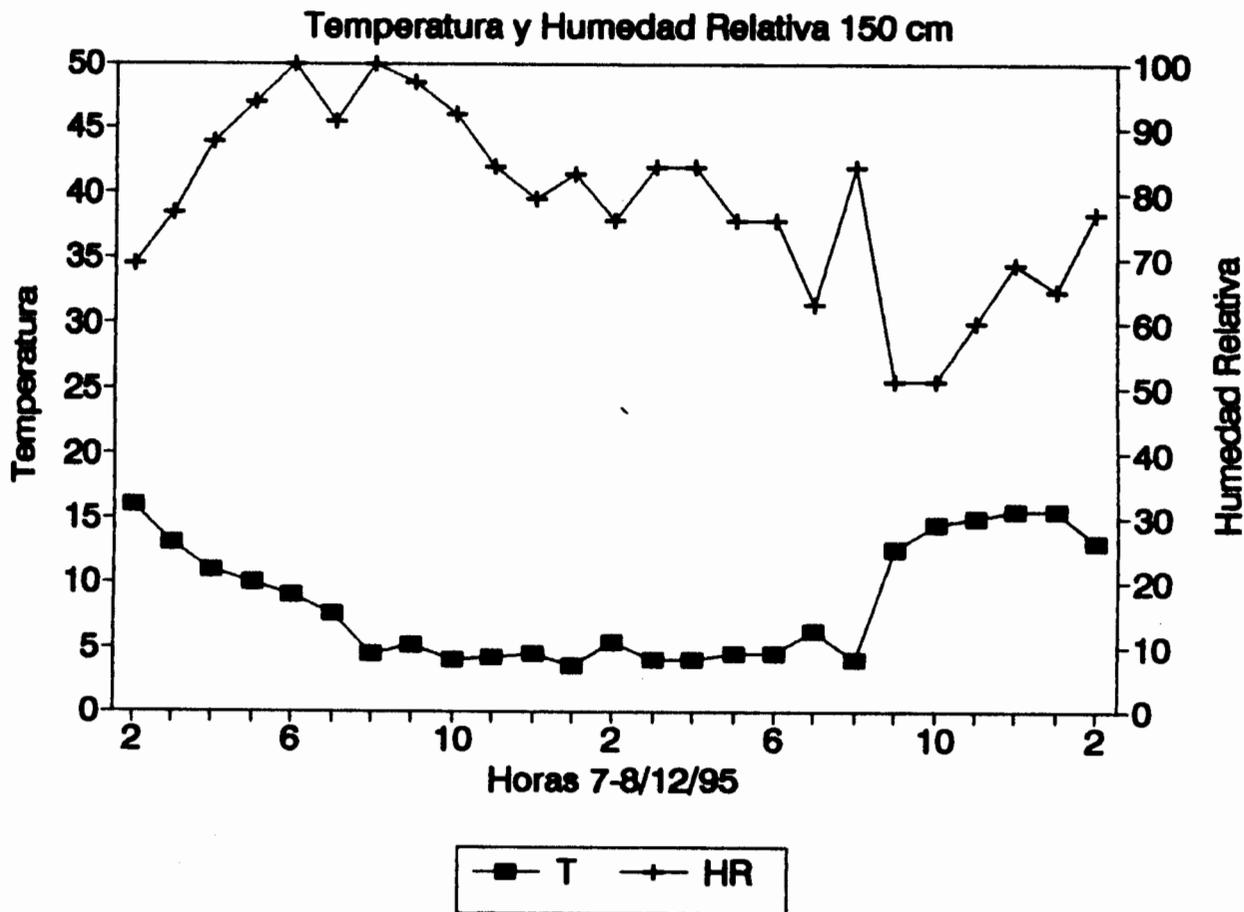


Figura 7. Curso diario de temperatura y humedad relativa los días 7-8/12/94 en el valle a 150cm del suelo. Se señala que las curvas están bien separadas no presentándose déficit de humedad en el período medido.

Igualmente se registraron altas diferencias entre las temperaturas menores y mayores del período, en el fondo de valle, a 150cm del suelo, la diferencia fue de 16,7°C.

Las temperaturas mínimas (con el termómetro de máxima y mínima) para los 4 sitios fueron de 2°C en la Barrosa externa, -0,5 en la Barrosa interna, -4.5°C en la Mucujún interna y -1°C en la Mucujún externa. El comportamiento de las temperaturas en el fondo de valle para esos días lo muestra la gráfica 8.

Tabla 3. Temperatura y Humedad reletiva los días 23-24/1/95 en cinco sitios de un sector de páramo cercano al páramo La Culata. En el fondo de valle (FV), se midió temperatura a 1cm dentro del suelo, a ras del suelo (5cm) y del aire a 150cm; humedad relativa a ras de suelo y del aire a 150cm. En los 4 lugares restantes, se midió temperaturas a ras de suelo, en la vegetación. TS = Temperatura del suelo, BX = Morrena de La Barrosa, vertiente externa (morrena inferior); BI = Morrena de La Barrosa, vertiente interna (morrena inferior); MI = Morrena del Mucujún, vertiente interna (morrena lateral inferior); MX = Morrena del Mucujún, vertiente externa (morrena lateral inferior).

Hora	Fondo de Valle				Vertientes de Morrenas				
	5cm		1.50cm		TS	BX	BI	MI	MX
	TOC	HR%	TOC	HR%		TOC	TOC	TOC	TOC
14:00	17.5	47	15.5	56.5	22.0	21.0	17.0	20.5	16.5
15:00	20.5	50.5	18.0	48	23.0	17.0	15.0	22.0	14.0
16:00	18.5	51	15.2	54	21.0	15.5	14.5	20.0	14.0
17:00	12.5	77.5	12.0	72	19.0	14.0	15.5	16.0	13.5
18:00	11.0	77	11.0	77	17.0	12.0	14.5	13.0	13.0
19:00	5.5	92	7.0	86	14.0	7.0	15.0	9.0	11.0
20:00	4.0	79	5.0	84	12.0	4.0	12.0	3.0	8.0
21:00	3.2	83	4.0	81	10.0	3.2	13.5	1.0	5.0
22:00	3.0	74	3.0	74.5	8.5	3.0	5.5	-1.0	4.0
23:00	1.5	73	1.0	82	7.5	3.0	4.5	-2.5	2.0
24:00	2.5	59.5	3.0	53.5	6.0	3.0	3.0	-4.0	1.0
1:00	-0.5	96	1.5	91	5.0	3.2	2.0	-2.0	1.0
2:00	0.0	100	0.5	90	4.5	3.5	2.0	-2.0	2.0
3:00	0.5	90	1.5	91	4.0	4.1	2.0	-1.5	3.0
4:00	-4.5	95	0.5	90	3.5	3.2	2.0	-3.5	3.5
5:00	0.0	100	-1.5	95	3.0	3.2	4.2	-4.0	1.5
6:00	2.5	59	2.6	78	3.0	3.2	2.0	-4.0	1.5
7:00	3.8	44	4.5	38	3.0	3.0	1.5	-4.0	1.0
8:00	-0.2	95	0.5	95	2.0	3.2	1.5	-4.0	1.0
9:00	14.0	72	13.5	78	4.5	17.9	2.0	15.0	4.5
10:00	17.0	51	18.2	28.5	10.0	17.0	2.0	21.5	5.0
11:00	16.5	30	14.8	34.5	16.0	19.0	4.5	23.5	7.0
12:00	16.0	47.5	15.0	38	21.0	21.5	7.5	23.0	11.5
13:00	19.5	35.5	17.0	39.5	23.0	23.0	10.5	23.0	13.5
14:00	21.0	41	17.0	50.5	25.0	22.0	14.5	23.5	11.0
Medias	8.2		8.0		11.0	9.9	7.4	8.0	6.8
Men.	-4.5		-1.5		2.0	3.2	1.5	-4.0	1.0
May.	21.0		18.2		25.0	23.0	17.0	23.5	16.0
Dif.	16.5		16.7		23.0	20.0	15.5	19.5	15.0

El comportamiento es el mismo que para los días 7-8/12/94, pero en esta ocasión las temperaturas bajan de 0°C.

CURSO DE TEMPERATURA DE 24 HORAS

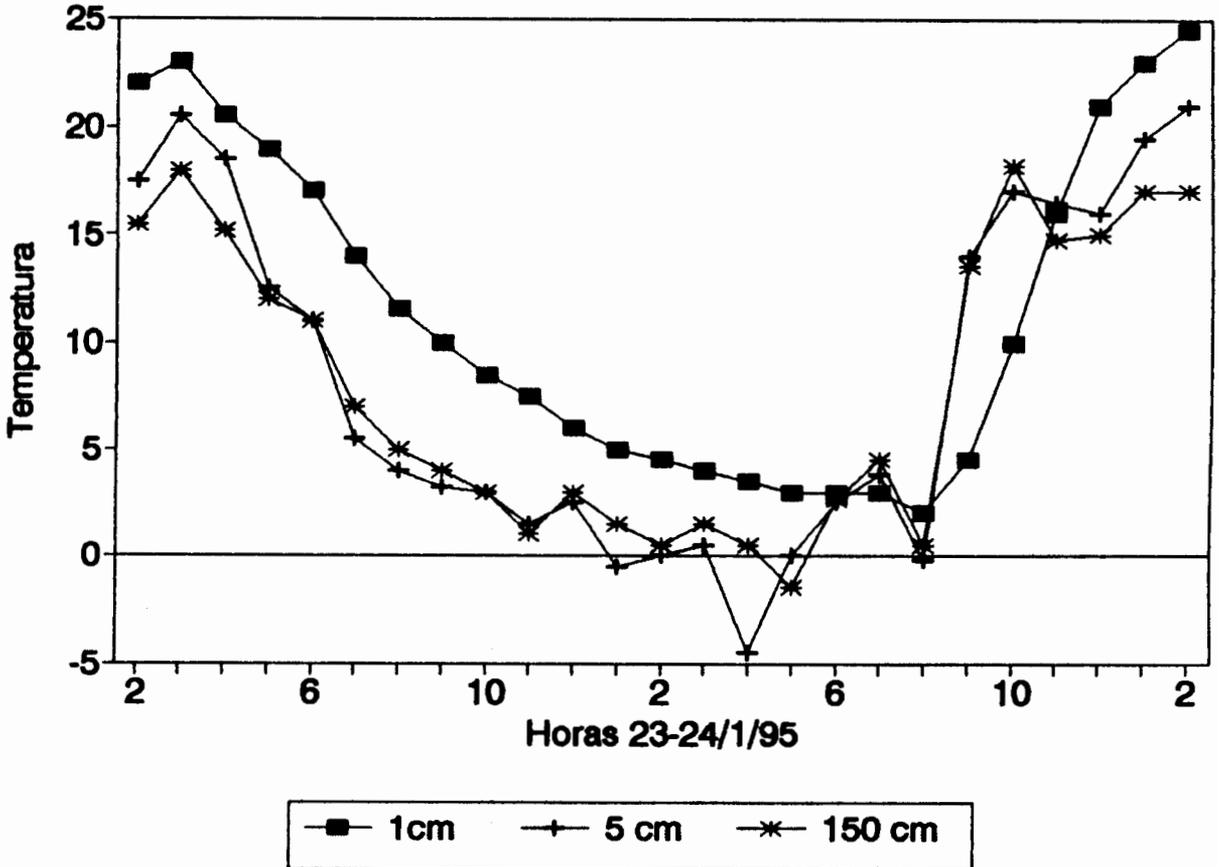
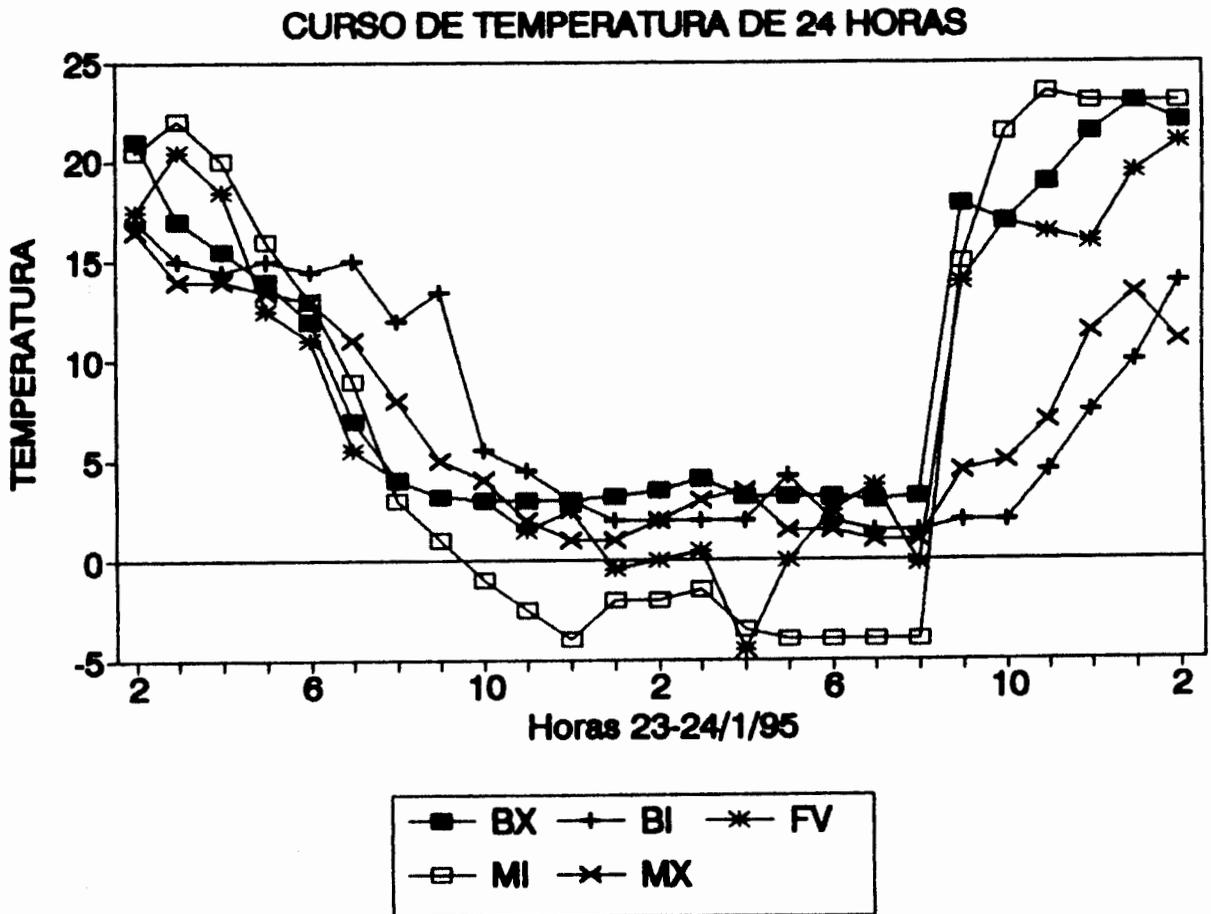


Figura 8. Curso diario de Temperatura los días 23-24/1/95 en el valle en tres posiciones: a 1cm dentro del suelo, a 5cm del suelo y a 150cm del suelo. Las temperaturas dentro del suelo son mayores que las del aire por el efecto protector del suelo y las temperaturas a 5cm del suelo son mayores en la noche y menores en el día que las temperaturas a 150cm del suelo por el descenso de las temperaturas en horas de la noche.

Las temperaturas dentro del suelo son mayores que las del aire por el efecto protector del suelo y las temperaturas a 5cm del suelo son mayores en la noche y menores en el día que las temperaturas a 150cm del suelo por el descenso de las temperaturas en horas de la noche.

La grafica 9 muestra el comportamiento de las temperaturas en los diferentes sitios y de nuevo se notan diferencias en las curvas de la morrena Mucujún interna y el fondo de valle cuyos valores de temperaturas en horas de la noche bajaron de cero en esta ocasión.



Para este día, el comportamiento de la humedad relativa y la temperatura se muestran en las figuras 10 y 11. Al igual que en el caso anterior, el comportamiento es similar a ras de suelo y a 150cm, sólo que en esta ocasión ocurre un breve lapso de déficit de humedad a las 1:00AM y entre la 1:00 y 2:00PM a ras de suelo, y entre las 10:00 y 11:00PM a 150cm del suelo.

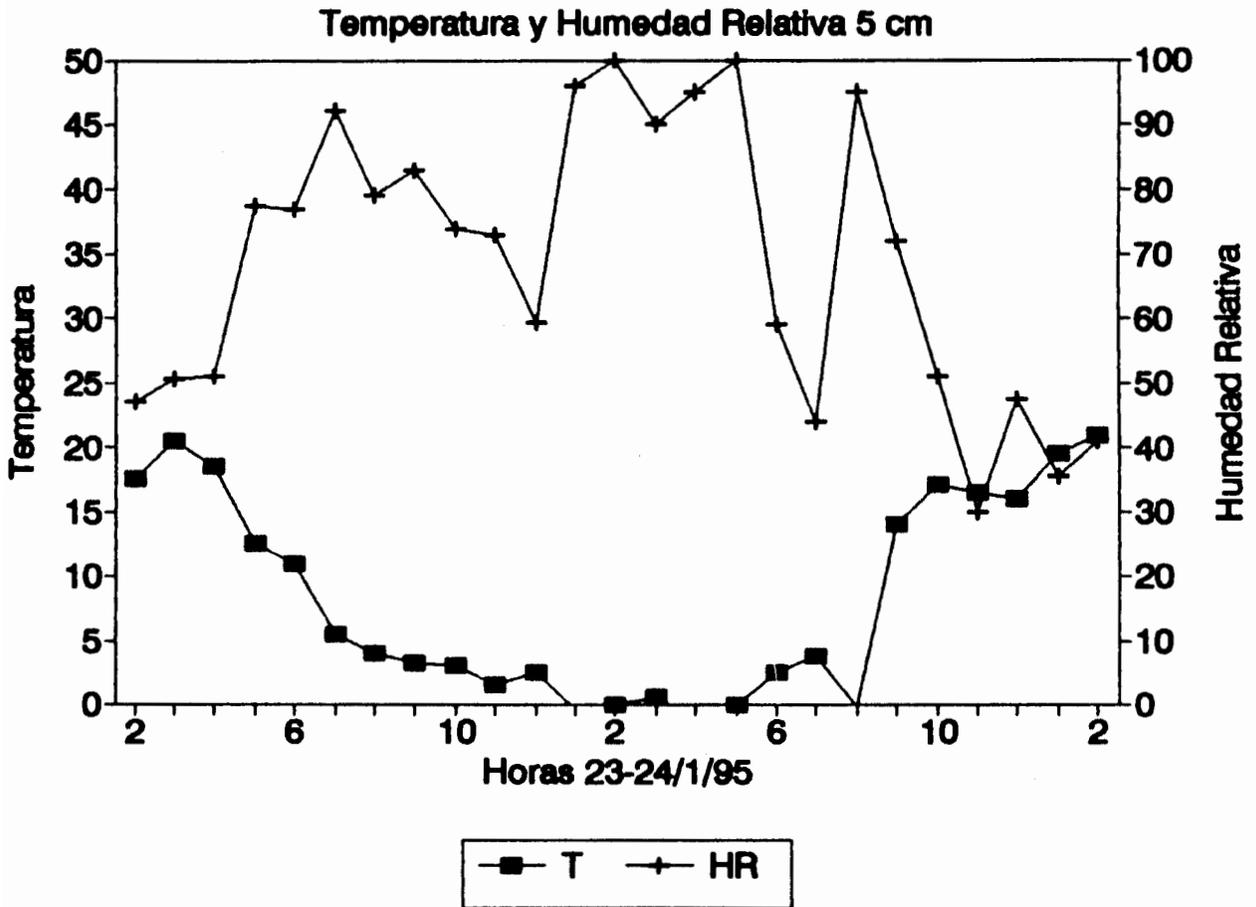


Figura 10. Curso diario de temperatura y humedad relativa los días 23-24/1/95 en el valle a ras de suelo (5cm). Se presentó déficit de humedad a las 11:00PM.

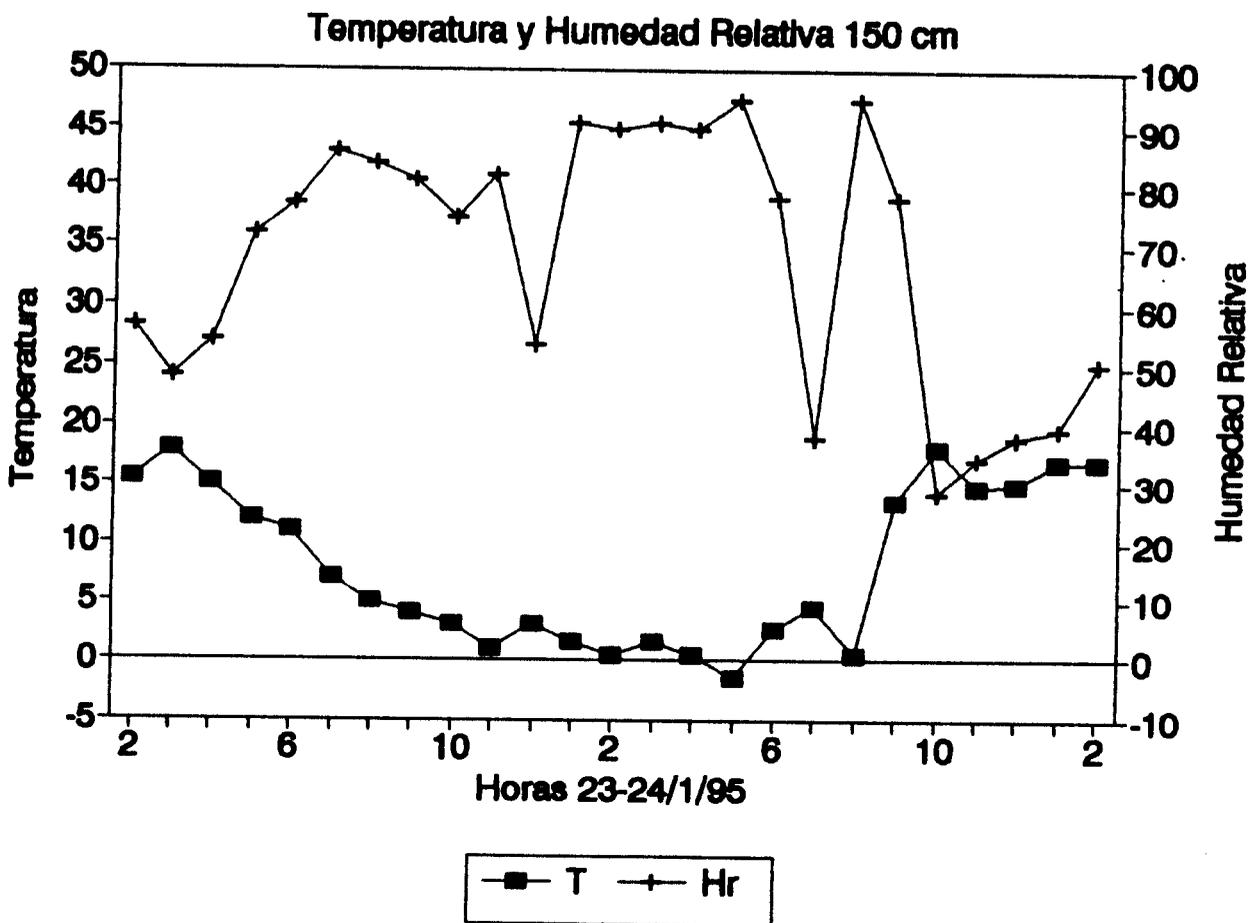


Figura 11. Curso diario de temperatura y humedad relativa los días 23-24/1/95 en el valle a 150cm sobre el suelo. Se presentó déficit de humedad a la 1:00PM.

Finalmente podemos decir que el efecto de la temperatura como factor ecológicamente limitante, quizás, se puede apreciar mejor con las temperaturas diarias, dos elementos son importantes: la relativamente alta variabilidad y segundo las temperaturas nocturnas que bajan de cero grado sobre todo en la época seca. Por otro lado, la condición geográfica y la topografía influyen sobre el clima local y éste sobre la distribución de la vegetación. En el sitio de estudio, se

presentaron temperaturas más bajas en la morrena Mucujún interna y en el fondo de valle, que en los otros sitios, hay que destacar que la morrena Mucujún interna tiene poca pendiente, está expuesta al suroeste y es contigua al fondo de valle y por eso es probablemente que aquí ocurren bajas temperaturas en la noche como en el fondo de valle, estos sitios son más fríos y están ocupados básicamente por vegetación baja, representada por rosetales y formaciones de gramíneas. Destacamos también que la morrena Mucujún interna y la mayoría de lugares del fondo de valle son los sitios primeros en calentarse en la mañana con la salida del sol y los demás sitios, morrena Mucujún externa, los cerros y algunos sitios del fondo de valle sombreados por los altos picos, se calientan después, cuando el sol ha salido plenamente, estos sitios están ocupados mayormente por vegetación arbustiva. Azócar y Monasterio (1980a) encuentran que en el páramo de Mucubají, hay variaciones en las distintas posiciones topográficas, siendo menores las temperaturas en el fondo del valle, que en las vertientes de morrenas, ésto lo explican por el fenómeno de la inversión de la temperatura. Por otro lado, en el páramo de Mucubají la exposición (morrenas) oeste presentó temperaturas mínimas y máximas menores que las de pendientes con exposición este. Esto se debe (Azócar y Monasterio, 1980a) a que fundamentalmente, en las primeras horas de la mañana se ilumina solamente la pendiente con exposición este con un desfase de alrededor de dos horas y media en relación a la

otra y en la tarde tendría que ocurrir el fenómeno contrario. En nuestro caso, los resultados en las dos mediciones realizadas, muestran que las mínimas y máximas son menores en las vertientes expuestas al suroeste, las cuales fueron primero iluminadas en la mañana. En definitiva, el clima regional, el clima local, destacando la ocurrencia de bajas temperaturas en la noche y que sean menores en determinados lugares por su posición topográfica está probablemente influyendo en la variabilidad de la vegetación, pero éstos no son sólo los únicos parámetros que influyen.

IV.2. Análisis de Suelos

La tabla 4 muestra un resumen de los valores de los factores de suelo analizados. La textura de las 61 muestras pueden agruparse en Franco arenoso (Fa), Franco (F), Franco arenoso-Franco (Fa-F) y Franco Franco-limoso (F-Fl) con un claro predominio de los suelos Franco arenosos, es notable la ausencia de suelos arcillosos. Las clases de texturas se reparten en la siguiente proporción:

Clase textural	%
Fa	65,57
F	21,31
Fa-F	8,20
F-Fl	4,92

Las clases Fa y F constituyen el 86,8%. Para el páramo de Mucubají, Fariñas (1975) encontró que esas mismas clases texturales eran las más importantes, representando una proporción del 68% en los suelos del páramo.

En cuanto a la Retención de Humedad, los valores encontrados para la Capacidad de Campo, punto de Marchitez Permanente y % agua util fueron: El primer factor tiene valores desde 24,51% hasta 61,93%, su valor medio es de 45,98, mientras que el punto de Marchitez Permanente presenta valores entre 13,19% y 48,03% siendo su media de 30,08%. El 78% de las muestras presentó valores de agua útil por debajo de 20% y sus valores están en un rango desde 7,09% a 27,01%.

Fariñas (1975), en el páramo de Mucubají, encontró que los valores de este factor están entre 1,2% a 33.0% y el 72% del total de las muestras presentó valores por debajo de 15%, por lo que consideramos este factor relativamente bajo como en los de Mucubají.

El carácter de los factores químicos de los suelos, los presentamos a continuación, mostrando los valores para cada uno de ellos:

Carbono Orgánico. Esta variable presentó todos sus valores por encima de 5,79% lo que la sitúa en un rango superior al muy alto, de acuerdo a los criterios de Pereyra y Castillo (1975).

Materia Orgánica. Esta variable presentó valores entre 9,98% y 30,43% que la coloca en un rango, igual que Carbono Orgánico, de extremadamente altos.

Nitrógeno total. Todos los valores de esta variable están por encima de 0,31% colocándose por encima del rango alto de acuerdo a los criterios de Pereyra y Castillo (1975).

Relación Carbono/Nitrógeno. Esta variable presentó todos sus valores por encima de 12% estando por encima del rango muy alto de acuerdo a los criterios de Edafofinca C.A. que considera valores óptimos de 10 - 12%.

Tabla 4. Valores de las Medias, Desviaciones Estandar, Mínimas y Máximas de los factores edáficos medidos en los 61 perfiles superficiales de suelo realizados en cada censo de vegetación.

VARIABLES	MEDIA	DE	MIN.	MAX.
% arena	52.440	6.103	36.00	68.000
% Arcilla	7.254	3.401	2.000	16.000
% Limo	39.423	6.602	4.000	52.000
Cap Campo	45.979	8.990	24.51	61.930
Agutil	15.893	4.364	7.090	27.010
Pmarchitez	30.085	8.994	13.19	48.030
Conduct.	1.513	0.994	0.110	6.9000
Carbono	11.505	2.838	5.790	17.650
Mat Org.	19.774	4.751	9.980	30.430
Ntotal	0.619	0.151	0.310	0.9800
C/N	18.753	2.618	12.42	26.840
Fósforo	4.474	1.208	2.000	10.000
CIC	29.824	8.822	14.50	52.280
pH	4.651	0.175	4.110	5.1300
Calcio	0.971	3.849	0.000	22.760
Magn	0.265	0.216	0.080	1.1200
Sodio	0.042	0.043	0.000	0.2700
Potasio	0.264	0.271	0.030	1.2900
% Sat Bases	5.622	14.79	0.002	88.650

Fósforo Soluble. Esta variable presentó valores entre 2ppm y 10ppm y son considerados bajos de acuerdo a los criterios de Pereyra y Castillo (1975) quienes señalan como valores bajos entre 3ppm y 12ppm.

Capacidad de Intercambio Catiónico. De los valores de esta variable, el 77,28% está por encima de 23mq/100g estando por encima del rango alto de acuerdo a los criterios de Pereyra y Castillo (1975) por lo que los consideramos como altos y muy altos.

pH (Agua relación 1:1). Esta variable presentó valores entre 4,11 y 5,13 lo que califica a los suelos de ácidos de acuerdo a los criterios de Edafofinca C.A.

Calcio. De los valores de esta variable, el 68,85% no presentó ningún valor (indicando que el método no detectó la presencia del elemento) y el resto de ellas presentó valores desde 0,03mq/100g a 22,76mq/100g, que los coloca en un rango inferior al bajo de acuerdo a los criterios de Pereyra y Castillo (1975).

Magnesio. Esta variable presentó valores desde 0,08mq/100g a 1,12mq/100g lo que lo ubica en un rango de bajo y muy bajo de acuerdo a los criterios de Pereyra y Castillo (1975).

Sodio. De los valores de esta variable, el 77,04 está por debajo de 0,05mq/100g que los ubica en un rango inferior a bajos, de acuerdo a los criterios de Edafofinca C.A. por lo que los consideramos como muy bajos.

Potasio. Esta variable presentó valores desde 0,03 a 1,29mq/100g, que los ubica en un rango inferior al bajo de acuerdo a los niveles empleados por Pereyra y Castillo (1975) por lo que los consideramos como muy bajos y extremadamente bajos.

% Saturación de Bases. De los valores de esta variable, el 73,78% están por debajo de 2mq/100g que los ubica en un rango inferior a muy bajos de acuerdo a los criterios de Edafofinca C.A..

Los resultados antes detallados se resumen como sigue: los suelos del área tienen una textura que es mayormente franco-arenosa lo que significa que son suelos en su mayor parte bien drenados, que retienen poca humedad. Con menor importancia, se encuentran suelos francos donde es muy importante el limo, pero la arena sigue siendo importante, ésto significa que son suelos menos drenados con capacidad mayor para retener agua.

Resumen de resultados de las características de los suelos del sector de páramo cercano a La Culata.

Factores	Característica
Carbono orgánico	Extremadamente alto
Materia orgánica	Extremadamente alta
Nitrógeno total	Muy alto
Fósforo soluble	Bajo
CIC	Alto y muy alto
pH	Acido
Calcio	Extremadamente bajo
Magnesio	Bajo y muy bajo
Sodio	Muy bajo
Potasio	Extremadamente Bajo, muy bajo
SatBas	Extremadamente bajo

Los suelos del área pueden ser considerados fértiles porque tienen alto contenido de carbono y por tanto de material orgánico, esto se complementa con el hecho de que existe alto contenido de nitrógeno en estos suelos, así como de la relación Carbono/Nitrógeno. Por otro lado, se trata de suelos ácidos y en cuanto al contenido de nutrientes minerales son extremadamente pobres ya que se encuentran en estado de muy bajos contenidos: Fósforo soluble, calcio, magnesio, sodio y potasio, esto los califica de suelos pobres en nutrientes minerales. Los resultados obtenidos en el sector de páramo de La Culata, aquí presentados, coinciden con los que encontró Fariñas (1975) y Malagón (1982) para Mucubají.

Aunque es claro que estas características del suelo están influyendo en la variabilidad de la vegetación, en su patrón de distribución y en el de las especies, no podemos indicar que sea lo más importante en este aspecto, sino que ellos participan junto a otros elementos constituyendo factores ecológicos de más relevancia.

IV.2.1. Ordenamiento de las muestras de suelo.

El Análisis de Componentes Principales de las muestras de suelos tomadas en cada censo, muestra que la nube de puntos representando las muestras se concentran hacia la parte inferior del plano (figura 12).

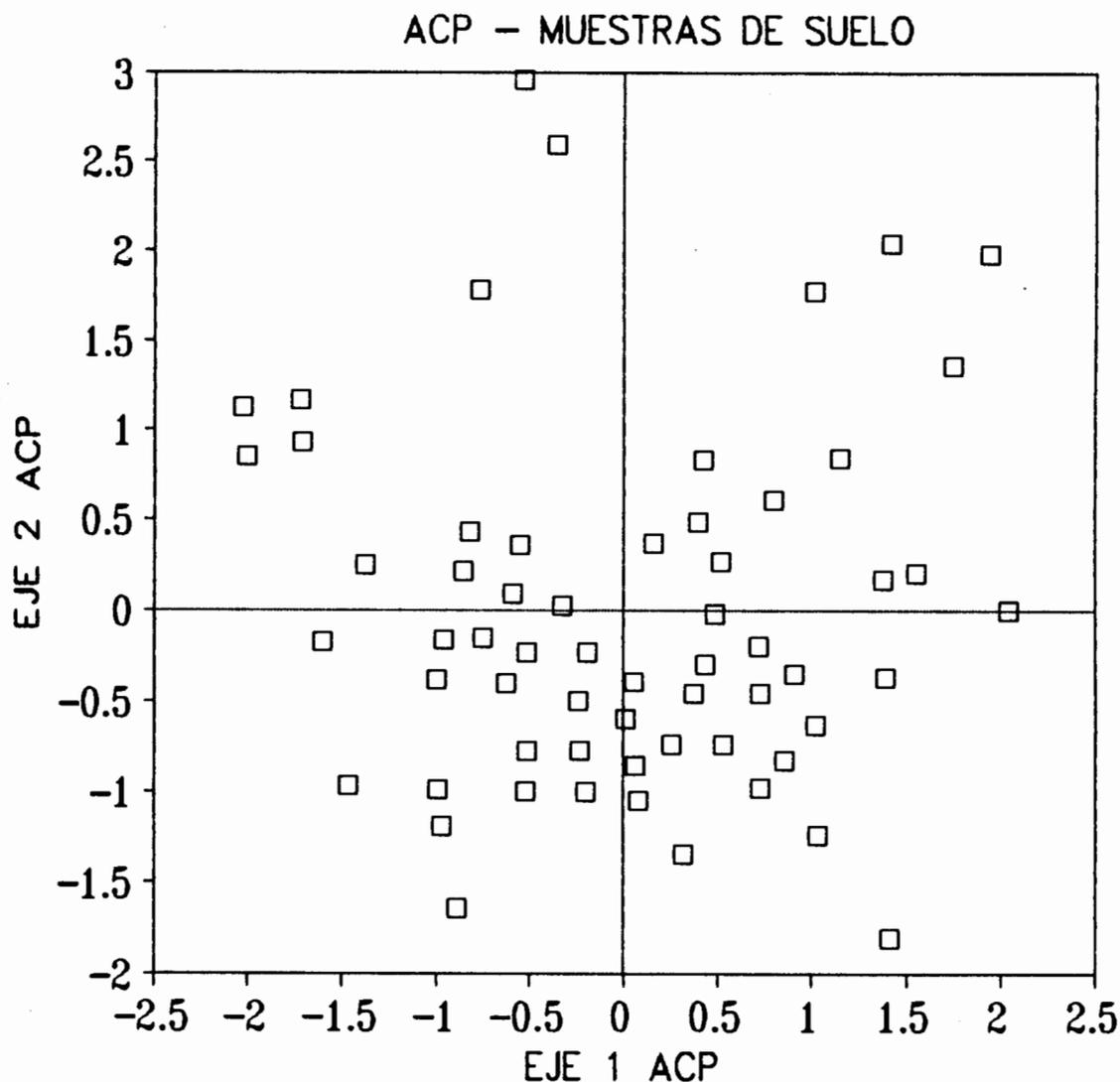


Figura 12. Ordenamiento de las muestras superficiales de los suelos de los primeros dos ejes del Análisis de Componentes Principales (ACP). La nube de puntos la componen una concentración hacia la parte inferior del plano.

ACP - UNIDAD GEOMORFOLOGICA

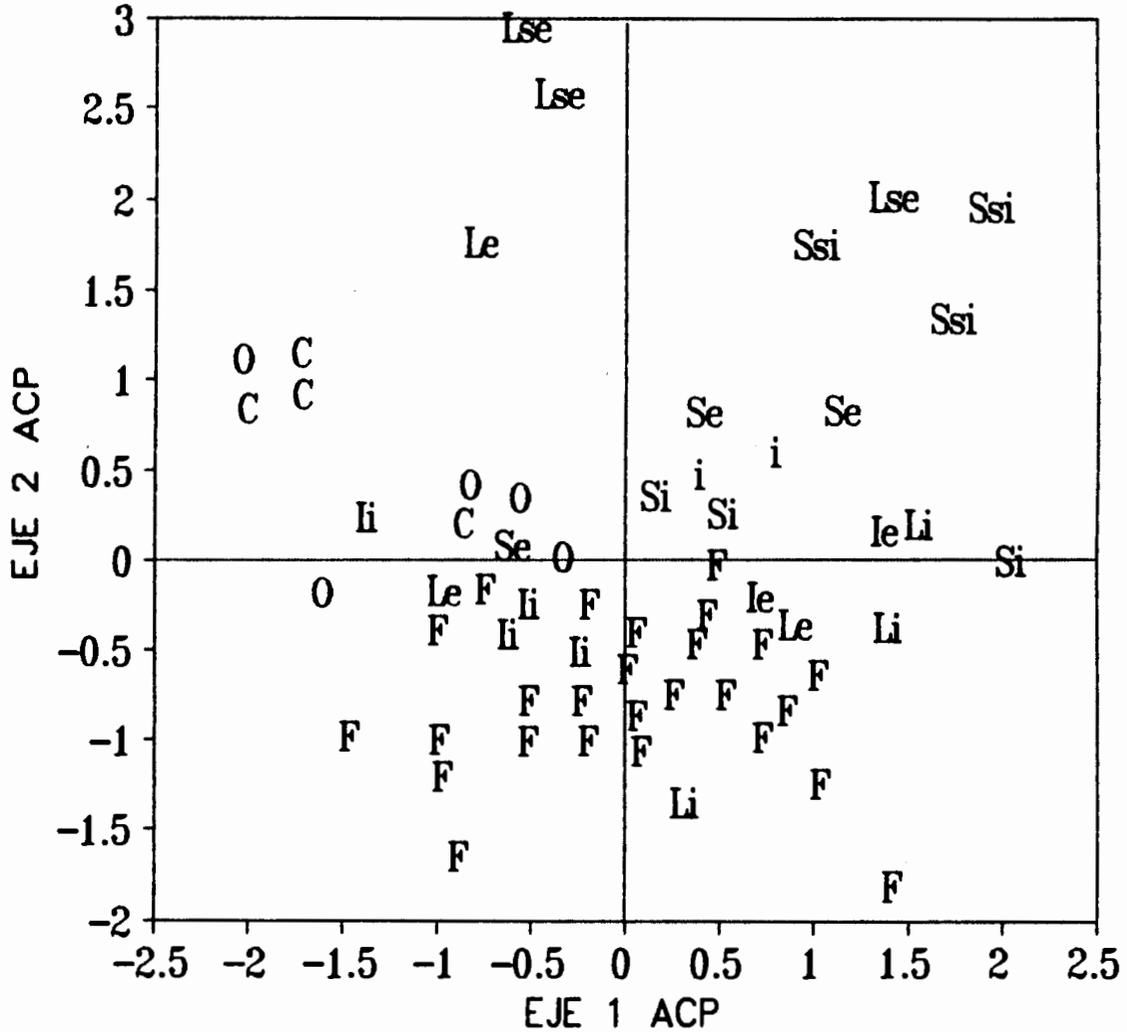


Figura 13. Distribución de la Unidad Geomorfológica sobre el plano de ordenamiento. Se: morrena superior externa, Si: morrena superior interna, Lse: morrena lateral superior externa, Ssi: morrena lateral superior interna, Le: morrena lateral inferior externa, li: morrena lateral inferior interna, i: morrena interior, C: cerros, O: conos, F: fondo de valle. Los censos de morrenas tienden a separarse de los de fondos de valle.

A los resultados de este ordenamiento (figura 11) le fué superpuesta la posición de la unidad geomorfológica, con el fin de ver qué relación existe entre ésta y los factores de suelos. Los puntos de muestras de suelo situados sobre Fondo de Valle, que son los sitios bajos, están todos en la parte inferior del plano. Los puntos de muestras de suelo situados sobre pendientes de Morrenas, que son sitios altos y con mayores pendientes, ocupan principalmente el primer cuadrante, en el segundo cuadrante hay contactos entre esos puntos de muestras de suelo y los del fondo de valle. Tres puntos de muestras de suelo de morrenas se encuentran también en el lado izquierdo del plano en contacto con los de fondo de valle. En la parte superior del ordenamiento se localizan tres más y dos están debajo de éstos, hacia la parte inferior. En ese lado izquierdo en contacto con los puntos de muestras de suelo nombrados anteriormente se localizan los que fueron estudiados en los Cerros y Conos, igualmente en sitios altos con pendientes inclinadas.

La relación de los factores de suelos en los perfiles, se muestra haciendo énfasis en los significativos que se encuentran fuera del círculo de correlación (figura 12). De esta manera, asociados con el primer eje, en el lado izquierdo se encuentran: Nitrógeno total, Capacidad de Intercambio Catiónico y Materia Orgánica, relacionados a los cerros y conos en la parte superior y hacia abajo relacionados también a conos y cerros están Punto de

ACP - FACTORES EDAFICOS

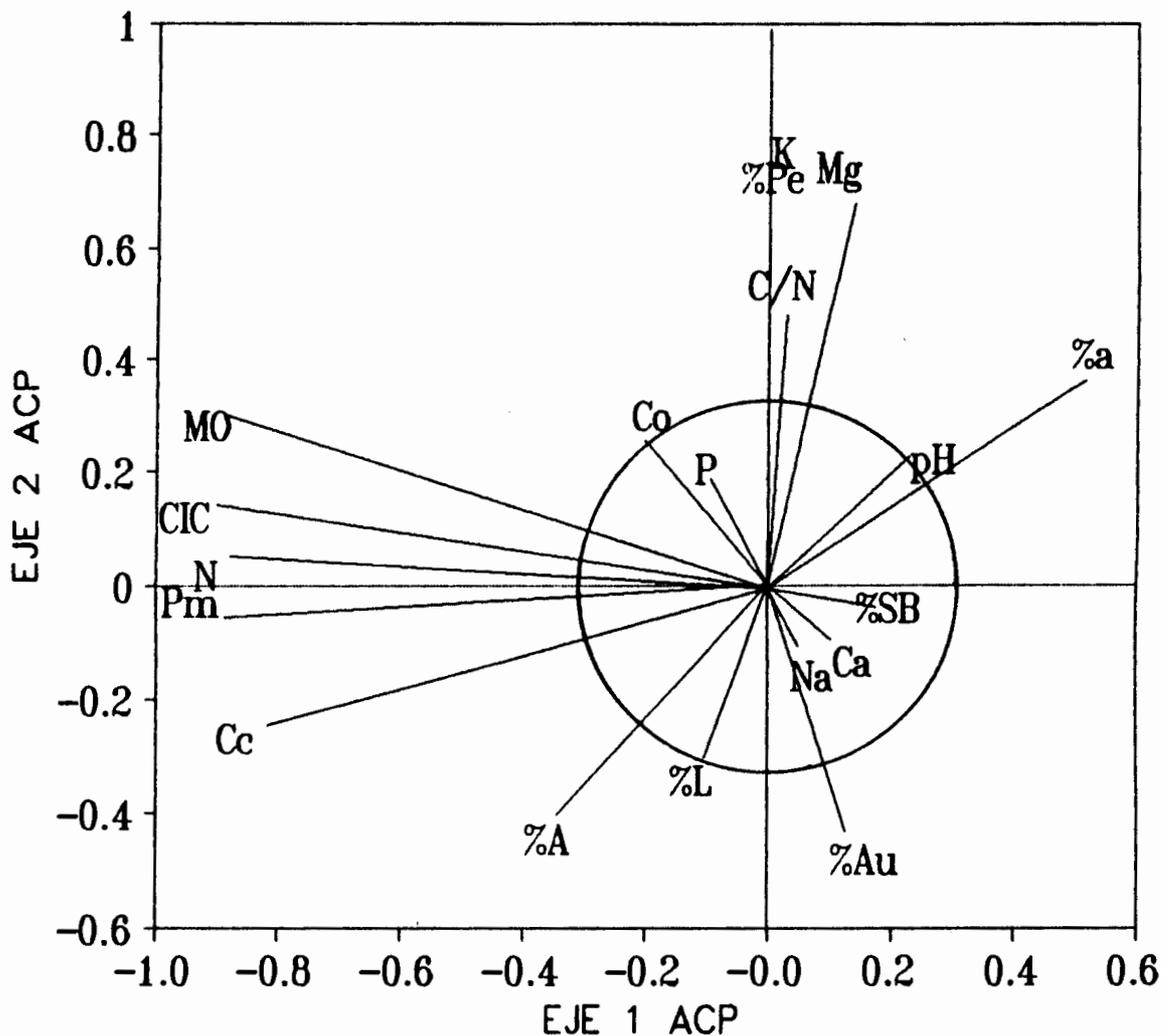


Figura 14. Correlación de factores edáficos con los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (ACP).
 %a: %arena, %A: %Arcilla, %L: Limo, Cc: Capacidad de Campo, %Au: Aguil Util, Pm: Punto de Marchitez Permanente, Co: Conductividad eléctrica, MO: Materia Orgánica, N: Nitrógeno total, C/N: Relación Carbono/Nitrógeno, P: Fósforo, CIC: Capacidad de Intercambio Catiónico, pH: pH, Ca: Calcio, Mg: Magnesio, Na: Sodio, K: Potasio, %SB: %Saturación de bases. %Pe: Pendiente en porcentaje. Las significativas fuera del círculo de correlación son: MO, CIC y N, asociadas al primer eje, en la izquierda y %a asociada a este eje en la derecha; %Pe, K y Mg, asociadas al segundo eje, en la parte superior y %A, %Au, asociada a este eje, en la parte inferior.

Marchitez Permanente y Capacidad de Campo, variables que también se relacionan con las de fondo de valle en el lado inferior. Asociada al primer eje, en la derecha se encuentra % de arena. Al segundo eje están asociados, en la parte superior: pendiente, magnesio y potasio, las cuales son variables importantes relacionadas básicamente con las morrenas. Por el otro lado, en la parte inferior, asociados al mismo eje, se encuentran Agua Util, y % de arcilla los cuales están relacionados al Fondo de Valle.

IV.3. Análisis de vegetación

IV.3.1. Aspectos florísticos

En el sector de páramo estudiado, fueron encontradas 119 especies de plantas vasculares (listadas en el anexo 1) las cuales pertenecen a 69 géneros y 35 familias. De este número de familias 4 son **Gimnospermae** y 29 son **Angiospermae**. Las **Gimnospermae** están representadas por 4 familias: **Lycopodiaceae**, **Pteridaceae**, **Acrostichiaceae**, **Polypodiaceae**, todas helechos, entre las que destacan, por sus géneros más representativos, las **Lycopodiaceae** con 5 especies de su único género aquí representado *Lycopodium*; también **Pteridaceae** con dos sp. de su único género aquí representado *Jamesonia*. De las **Angiospermae**, las **Monocotyledoneae** están representadas sólo por 4 familias: **Poaceae**, **Cyperaceae**, **Juncaceae**, **Orchidaceae** y destacándose dos de ellas, **Poaceae** con 11 géneros entre los que destacan, por su mayor frecuencia en el área: *Aciachne*, *Agrostis*, *Calamagrostis*, *Poa* y *Stipa*. y **Cyperaceae** con su único género aquí representado *Carex*. Las **Dicotyledoneae** están representadas por 27 familias entre las que destacan **Asteraceae**, la cual contiene 16 géneros, destacándose, entre ellos *Espeletia*; **Guttiferae** con su único género aquí representado *Fernettya*; **Hypericaceae** con su único género aquí representado *Hypericum* y **Melastomataceae** con dos géneros entre los que destaca *Chaetolepis*.

Para el total de especies se identificaron 12 formas de vida (ver anexo 1). Estas formas están ordenadas en la lista

identificando un perfil vertical de la vegetación, desde las plantas con formas de vida de árboles, como: *Vallea stipularis* y *Escalonia tortuosa* hasta las plantas adosadas al suelo como: *Aciachne pulvinata* y *Arenaria musciformis*. Identificamos 6 formas de vida principales, de acuerdo a su mayor frecuencia (fig. 15).

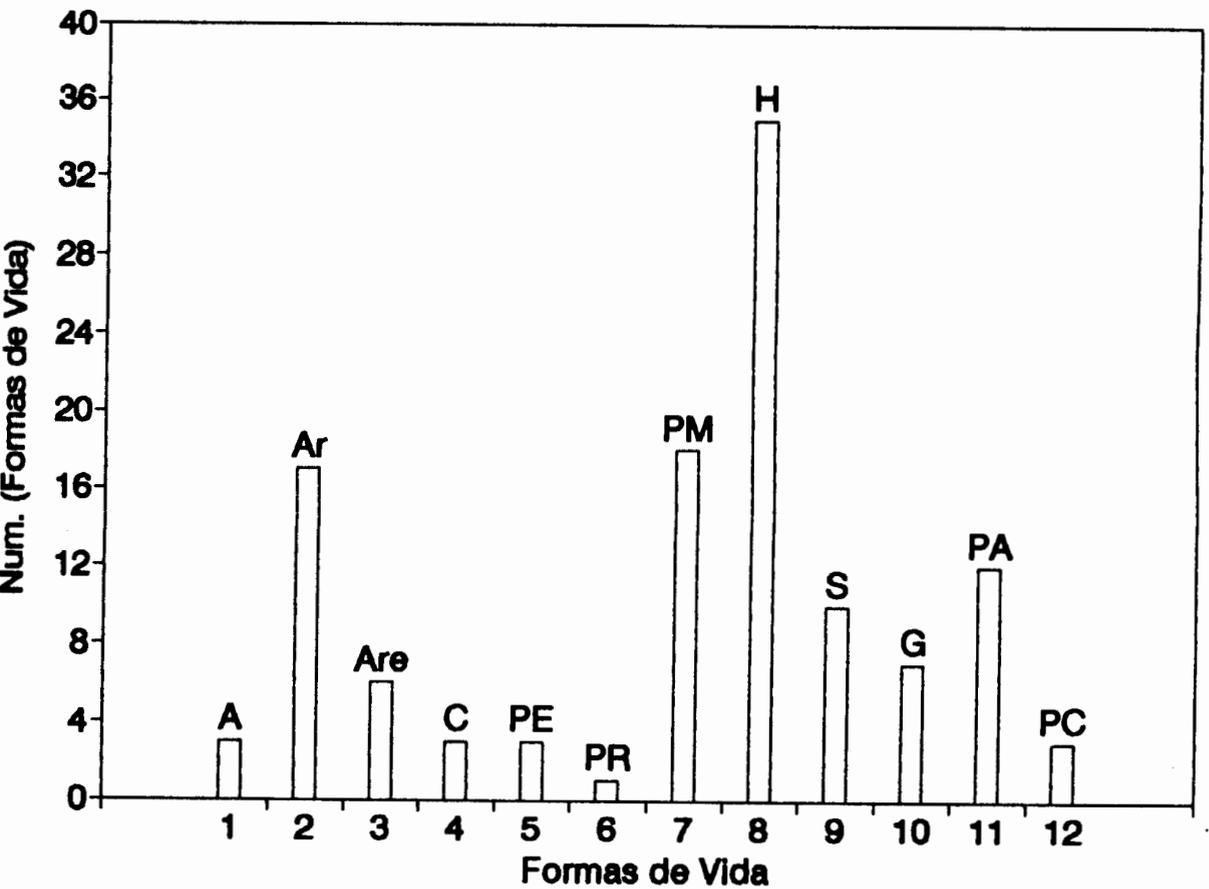


Figura 15. Distribución de frecuencias de las Formas de Vida encontradas en el sitios de estudio. A: Arboles, Ar: Arbustos, Are: Arbustos enanos, C: Caulirrosulas, PE: Plantas de Espalderas, PR: Plantas en Ramillete de Florones, PM: Plantas en Macolla, H: Hierbas, S: Sufrútices, G: Geófitas, PA: Planta Arrosetadas, PC: Plantas en Cojín. Las 6 formas principales, de acuerdo a su frecuencia son: H, PM, Ar, PA, S y Are.

Estas formas son: Hierbas (H), Plantas en macollas (PM), Arbustos (Ar), Plantas arrosetadas (PA), Sufrútice (S) y Arbustos enanos (Are). Entre las principales especies correspondientes a las hierbas se encuentran: *Bidens triplinervia*, *Lobelia tenera*, *Geranium meridense*, *Gnaphalium meridanum*, *G. moritzianum*, *Rumex acetosella*, *Relbunium hypocarpium*, *Elaphoglossum dombellanum*. Las especies principales correspondientes a plantas en macollas pertenecen, en su mayoría al grupo de las gramíneas, entre las que destacan: *Stipa mexicana*, *Agrostis trichodes*, *Calamagrostis trichophylla*, *Poa petrosa*; de otros grupos además pertenecen: *Carex bomplandii*, *Luzula racemosa*. Entre la especies correspondientes a Arbustos destacan: *Pernettya elliptica*, *P. prostata*, *Stevia lucida*, *Hesperomeles pernettyoides*. Entre las plantas arrosetadas destacan: *Oritrophium paramensis*, *Lucilia longifolia*, *Hypochoeris setosus*, *Oenothera cuprea*, *Acaena elongata*. Entre los arbustos enanos las especies más importantes son todas las especies del género *Hypericum* y además *Pernettya elliptica* e *Hinterhubera ericoides*.

Observando las formas de vida en las distintas comunidades, encontramos que el Pastizal con Rosetas, está dominado por las formas: plantas en macollas y Caulirrosulas y además son importantes las hierbas y las plantas en rosetas. Estas formas de vida son también importantes en las comunidades de Pastizal Rosetal con Cojines de *Aciachne* y el Pastizal

Rosetal con Arbustos de *Hypericum*. En estas dos comunidades también destacan: las plantas en cojin y los arbustos enanos. Las formas de vida dominantes en los pajonales son: como en el Pastizal con Rosetas, las plantas en macolla, las caulirrosulas, las hierbas y las plantas en rosetas. Pero también se encuentran Arbustos y Sufrútices. Los Arbustales, por otra parte están dominados principalmente por las formas arbustivas y podemos mencionar también plantas en macollas y hierbas.

Del número de especies mencionadas, 107 fueron encontradas en los 61 censos hechos en el área, de éstas las más frecuentes (anexo 1) fueron *Espeletia schultzii* presente en todos los censos, *Acaena cilindrostchya* (frecuencia 95), *Calamagrostis pittieri* (frec. 89), *Geranium meridensis* (frec. 85,) *Pernettya elliptica* (frec. 84), *Stipa mexicana* (frec. 72), *Lucilia longifolia* (frec. 69), *Orthosanthus chimboracensis* (frec. 64), *Oritrophium paramensis* (frec. 62). Otras especies con valor importante de frecuencias son: , *Agrostis trichodes* (frec. 59), *Baccharis tricuneata* (frec. 59), *Carex bomplandii* (frec. 57), *Calamagrostis trichophylla* (frec. 56), *Sisyrinchium tinctorium* (frec. 49), *Relbunium hypocarpium* (frec. 48), *Chaetolepis alpestris* (frec. 46), *Arcitophyllum caracassanum* (frec. 44) *Rumex acetosella* (frec. 43), *Hypericum núcleo* (frec. 41), e *Hypericum laricifolium* (frec. 41).

Con los valores de cobertura de las 107 especies mencionadas (anexo 2), se construyó la matriz inicial con la cual se realizó un primer análisis de vegetación y el de diversidad. Luego a esta matriz le fueron eliminadas las especies presentes en menos del 5% de los censos, quedando una matriz de 65 especies (lista en anexo 3) con la cual se realizaron los distintos análisis de vegetación.

IV.3.2. Ordenamiento

Los resultados del RA (AC) se presentan en la figura 16 y 17, sobre el primer plano de ordenamiento, destacando que la distribución de censos y especies presenta "forma de arco". La mayoría de los censos se localizan en la parte inferior del plano (cuadrantes 2 y 3) con una mayor acumulación a la izquierda. La nube de puntos toma forma angular con el vértice situado en la parte superior del plano, por lo que realizamos el DCA (ACL) para interpretar el ordenamiento, una vez eliminada la deformación.

Los resultados del ACL producen la misma secuencia de censos obtenida con la técnica anterior, pero sin el efecto de arco. En el ordenamiento algunas de las especies presentan coordenadas negativas, esto implica que están concentradas en los censos que están más cercanos al origen del eje y su óptimo no puede ser estimado convenientemente (fig. 18). De éstas las más importantes son: *Stipa mexicana* (3), *Oenothera cuprea* (4), *Carex bomplandii* (7), *Hypochoeris*

setosus (10) con coordenadas negativas sobre el primer eje. *Sisyrinchium tinctorium* (12), *Lupinus paniculatus* (24), *Hynterhubera ericoides* (60), *Poa petrosa* (39), *Oxalis tabacomanensis* (77), *Cortaderia nitida* (83), *Relbunium hipocarpium* (33), con coordenadas negativas sobre el segundo eje.

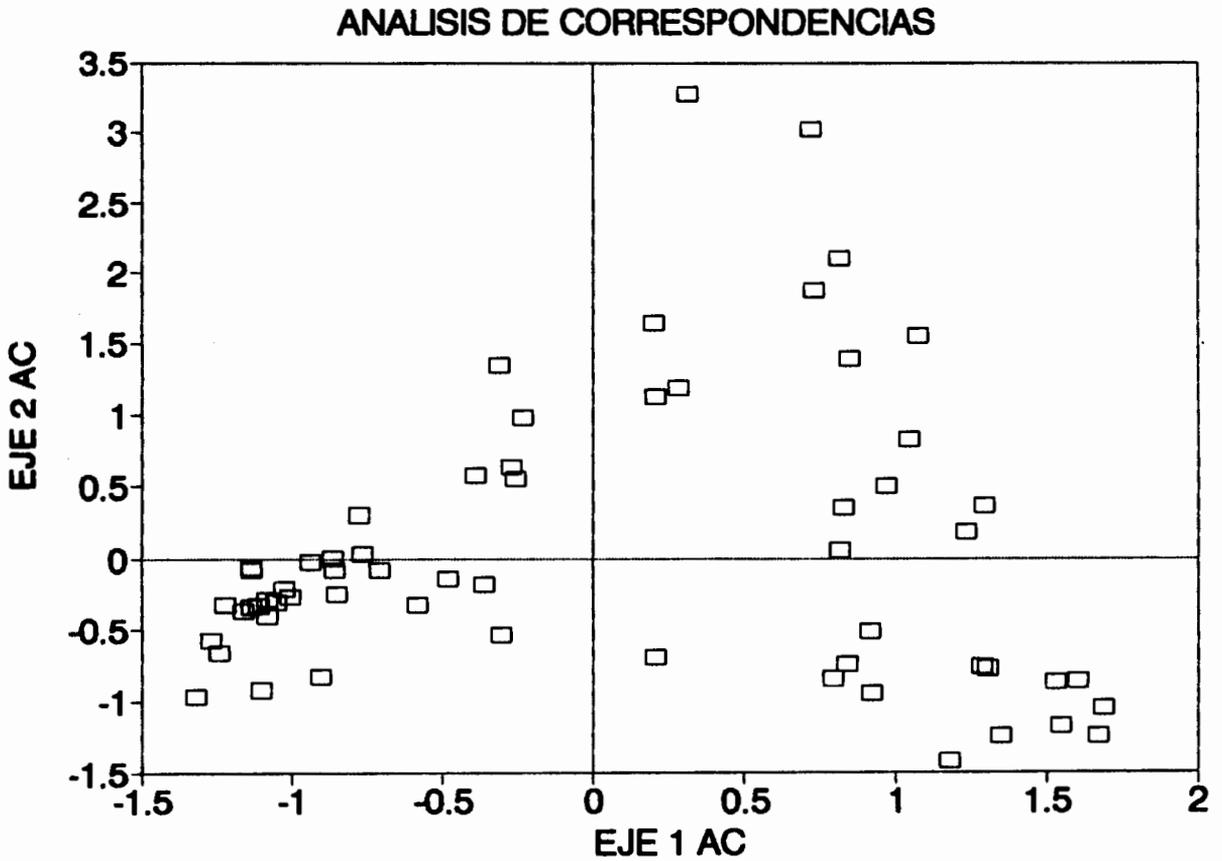


Figura 16. Ordenamiento de los censos por Análisis de Correspondencias (AC). La nube de puntos presenta forma de arco con la mayoría de censos localizados en la parte inferior del plano, y con una mayor acumulación a la izquierda.

ANALISIS DE CORRESPONDENCIAS

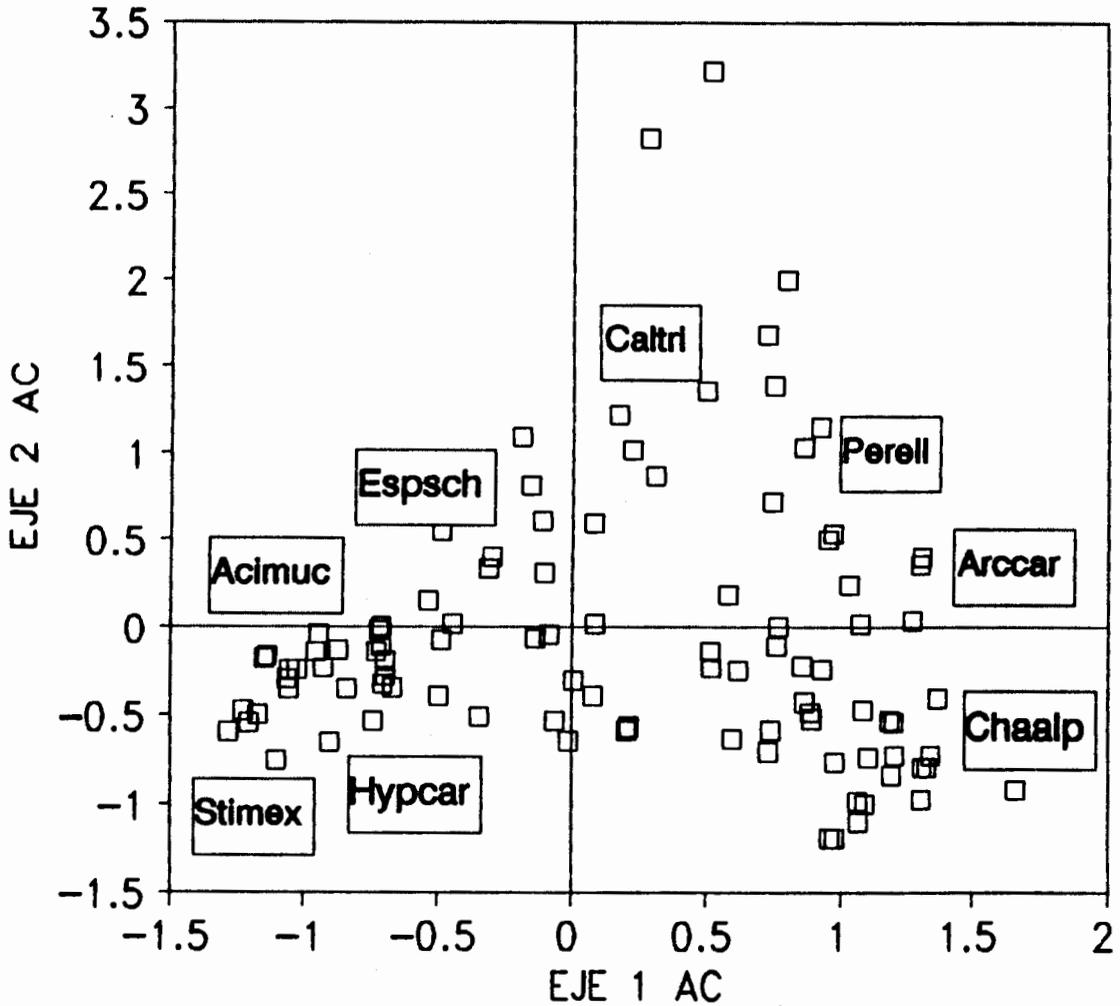


Figura 17. Ordenamiento de las especies por el Análisis de Correspondencias (AC). Se señalan algunas especies sobre el plano: Stimex= *Stipa mexicana*, Hypcar= *Hypericum caracasianum*, Acimuc= *Aciachne musciformis*, Espsch= *Espeletia schultzei*, Caltri= *Calamagrostis trichophylla*, Perell= *Pernettya elliptica*, Arccar= *Arcitophyllum caracasianum*, Chaalp= *Chaetolepis alpestris*.

Las especies comunes a la mayoría o a todos los censos, presentan su óptimo dentro del plano de ordenamiento, ocupando posiciones centrales o cercanas al centro, se destacan: *Espeletia schultzii* (1), *Calamagrostis pittierii* (2), *Arenaria musciformis* (21) y *Geranium chamaense* (26).

Las especies que están concentradas en los censos situados en los extremos positivos de los ejes se alejan del centro del plano, tomando coordenadas positivas superiores al largo del eje de los censos, lo que significa que sus óptimos están localizados fuera del rango del eje y que al igual que las especies de coordenadas negativas su óptimo no puede ser estimado convenientemente, ejemplo de estas son: *Acaena elongata* (62), *Plantago linearis* (85) y *Gynoxis sp* (99).

En el ordenamiento los censos están distribuidos en secuencia (fig. 19), formando una sola franja como resultado de la linearización de la nube de puntos, que con el método anterior tomó forma angular. El primer eje de ordenamiento (ACL_1) tiene una longitud de 3,52 Desviaciones Estandard (DE), sobre este eje se logra la mayor separación, con acumulación de mayor número de censos hacia los extremos; sobre el segundo eje (DCA_2) la separación es menor y la longitud es de 2,042 DE. En el plano de ordenamiento se pueden distinguir núcleos de censos agrupados hacia los extremos y entre aquellos se encuentran dispersos censos aislados y pequeños grupos de dos y tres censos, lo que denota la continuidad de la vegetación.

ANAL. DE CORRESPONDENCIAS LINEARIZADO

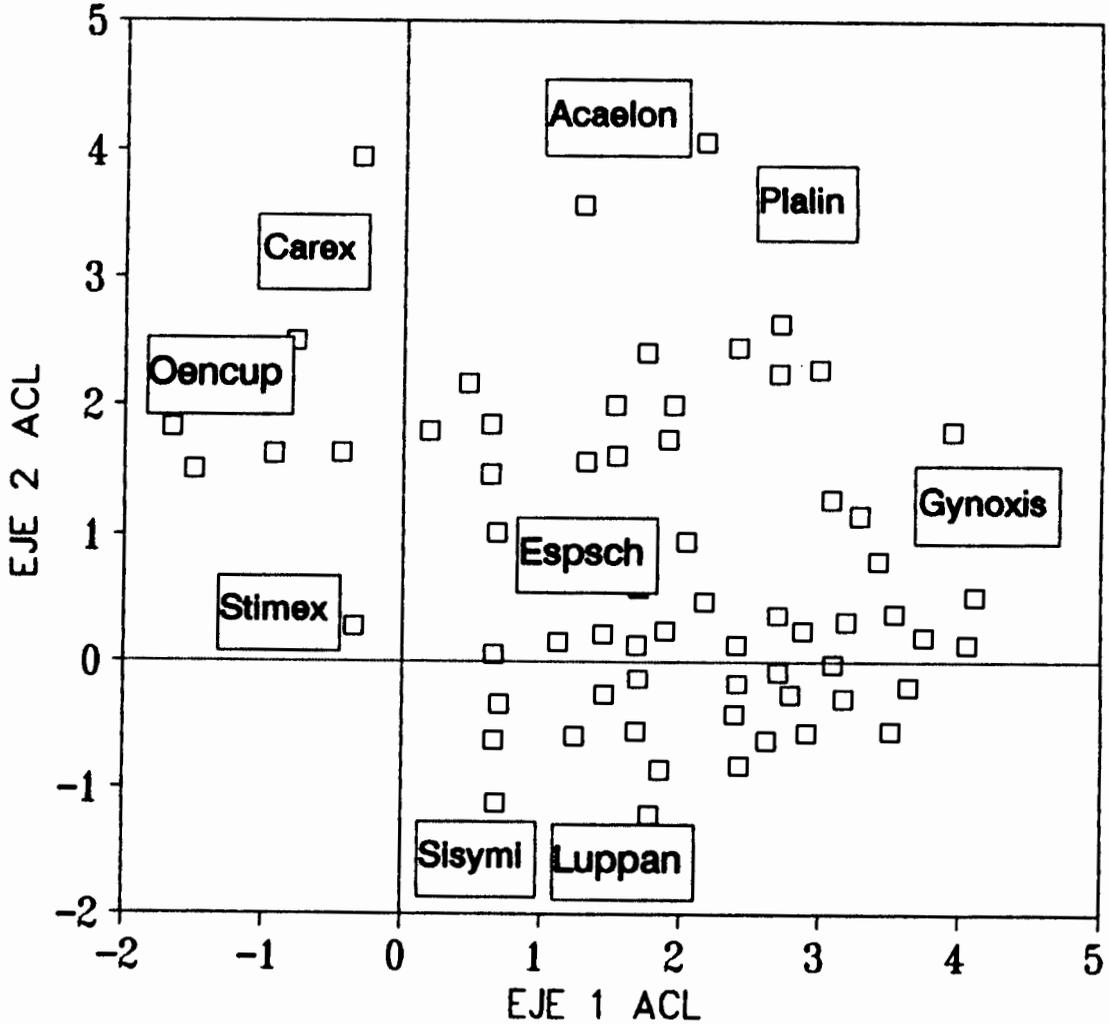


Figura 18. Ordenamiento de las especies por Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL). Especies con coordenadas negativas sobre el primer eje: Stimex= *Stipa mexicana*, Oencup= *Oenothera cuprea* y Carex= *Carex bomplandii*, especies con coordenadas negativas sobre el segundo eje: Sisymi= *Sisyrinchium tinctorium* y Luppan= *Lupinus paniculatum*; especies con coordenadas positivas, situadas en el centro el plano: *Espeletia schultzei*; especies de los extremos positivos de los ejes: Acaelon= *Acaena elongata*; Plalin= *Plantago linearis* y Gynoxis= *Gynoxis* sp..

Tres núcleos de censos pueden distinguirse en el plano, el núcleo 1, constituido por 11 censos (1, 32, 29, 2, 54, 24, 3, 52, 28, 55, 38), está localizado a la izquierda del plano, El núcleo número 2, constituido por 9 censos (19, 59, 57, 21, 60, 42, 14, 43, 4), situado a la derecha y abajo del plano y el núcleo número 3, constituido por 6 censos (22, 48, 23, 45, 44, 56), también a la derecha inferior.

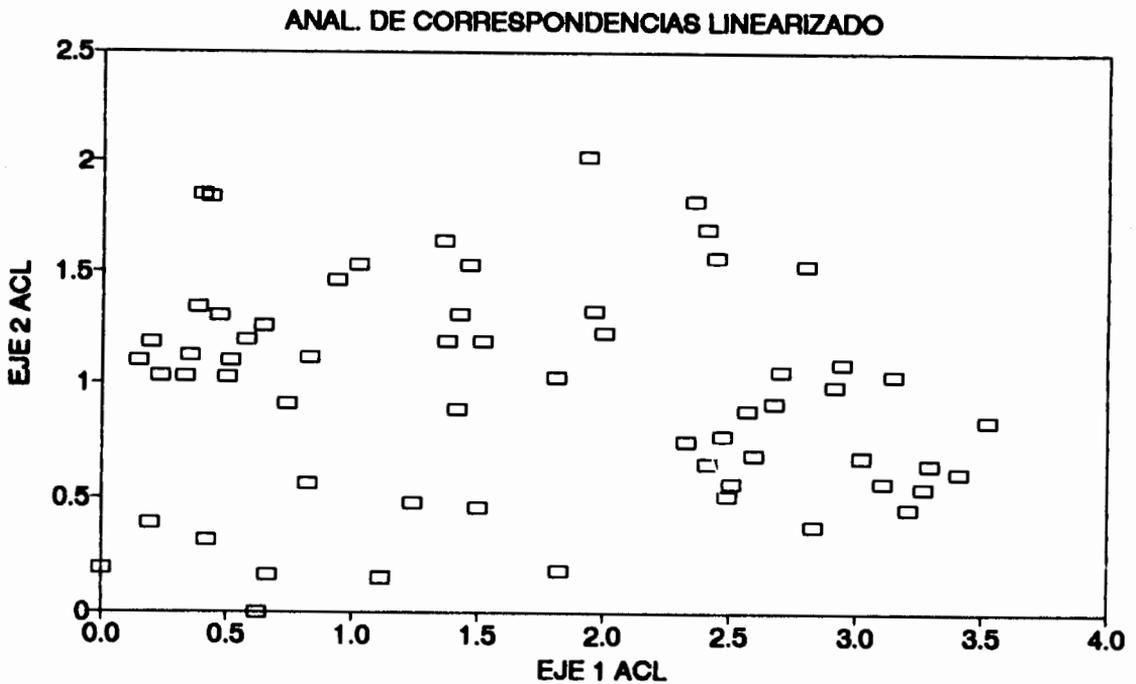


Figura 19. Ordenamiento de lo censos por Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL). Se distingue un núcleo a la izquierda y dos a la derecha y abajo.

Observando la composición florística de los núcleos de censos antes señalados, encontramos que el núcleo 1 se caracteriza por la cobertura de gramíneas, la especie que más cubre es *Stipa mexicana* y hay un segundo elemento con alto valor relativo de cobertura, las rosetas de *Espeletia schultzii*, por lo que caracterizamos aquí una asociación *Stipa-Espeletia*, nombrada como pastizal con rosetas (PR). Alrededor del núcleo número uno se encuentran dos pares de censos y un grupo de tres, los de arriba (31, 35) se separan por que tienen alto valor de cobertura de *Aciachne musciforme* (aunque siguen predominando las especies antes mencionadas), caracterizamos aquí una comunidad dominada por la asociación *Stipa-Espeletia-Aciachne* como pastizal con rosetas y cojines de *Aciachne* (PRC). El par de censos que está hacia la derecha (30 y 53) se separa del núcleo principal porque tiene alta cobertura de *Orthosanthus chimboracensis*. Los censos separados hacia abajo (51, 26 y 9) presentan altos valores de cobertura de *Hypericum caracasianum*, esos censos forman una comunidad transitoria hacia el pastizal con *Hypericum* representado por los censos dispersos que están debajo del núcleo 1 y hacia la mitad del primer eje. Estos censos (27, 33, 7, 8, 6, 25, 40, 46, 15) aunque siguen teniendo alta cobertura de gramíneas y rosetas, presentan un elemento que los separa del núcleo principal, son arbustos bajos de *Hypericum caracasianum*, en estos censos domina una comunidad nombrada como pastizal rosetal con arbustos de *Hypericum* (PRH), caracterizada por la asociación *Stipa-Espeletia-*

Hypericum. Hay que destacar que estos censos están más dispersos que el resto, en el ordenamiento, esto es porque presentan cobertura total con valores muy distribuidos entre varias especies, por ejemplo, los censos que están más hacia la derecha (25, 40, 46, 15) aunque en ellos sigue dominando la comunidad anterior nombrada, se separan porque presentan valores importantes de cobertura de las especies *Orthosanthus chimboracensis* y *Pernettya elliptica*. Arriba de estos últimos censos y a la derecha del núcleo 1, ocupando posición central en el plano, hay numerosos censos también dispersos (58, 34, 41, 36, 37, 12, 17, 39, 11) y están dominados, lo mismo que las comunidades anteriores, por gramíneas, pero la especie que más cubre es *Calamagrostis trichophylla* y el segundo elemento es *O. chimboracensis* por lo que nombramos una comunidad, dominada por la asociación *Calamagrostis-Orthosanthus* como pajonal con *Orthosanthus* (PO). Destacamos aquí que los dos censos a la derecha del núcleo 1 (30,53) representan a una comunidad transitoria entre el Pastizal Rosetal y esta última comunidad nombrada. En 5 censos, tres de ellos unidos y dos separados, en los cuales, aunque siguen dominados por el pajonal, reaparece *E. eschultzii* como segundo elemento desplazando la especie *O. chimboracensis*. Aquí nombramos una comunidad dominada por la asociación *Calamagrostis-Espeletia*, como pajonal con rosetas (PR). De estos censos, el que queda hacia arriba, se separa porque presenta un valor muy alto de cobertura (86%) de *C. trichophylla* y el censo localizado hacia abajo, se separa

porque presenta alto valor relativo de cobertura de las especies *Pernettya elliptica* y *Arcitophyllum caracassanum*, que lo acerca a las comunidades nombradas en el núcleo 2. El núcleo 2 constituye un arbustal, donde la especie que más cubre es *P. elliptica* y el segundo elemento es *E. schultzzii* por lo que nombramos una comunidad dominada por la asociación *Pernettya-Espeletia* denominada como arbustal rosetal (AR). En los tres censos localizados hacia arriba de ese núcleo sigue dominando un arbustal, pero aquí el segundo elemento que más cubre es *A. caracassanum* por lo que nombramos una comunidad dominada por la asociación *Pernettya-Arcitophyllum* como Arbustal de *Pernettya* con *Arcitophyllum* (APA). Finalmente, el núcleo 3 está igualmente dominado por un arbustal, sólo que aquí el elemento que más cubre es *Chaetolepis alpestris* y *P. elliptica* pasa a ser el segundo elemento que más cubre por lo que nombramos una comunidad dominada por la asociación *Chaetolepis-Pernettya* como Arbustal de *Chaetopis* con *Pernettya*. (ACP).

Lo antes expuesto nos permite hacer una interpretación fisonómica del plano de ordenamiento mostrando la localización de los diferentes tipos de vegetación, representadas por formaciones de gramínoideas, rosetales y arbustales (figura 20). Al núcleo 1 y censos circundantes corresponde el tipo fisonómico que constituye los pastizales, que es el tipo más extendido en el sitio. A la izquierda del plano se localizan: en la parte superior el Pastizal Rosetal

con Cojines de *Aciachne*, en la parte central el Pastizal Rosetal y en la parte inferior el Pastizal Rosetal con Arbustos de *Hypericum* y con *Orthosanthus*.

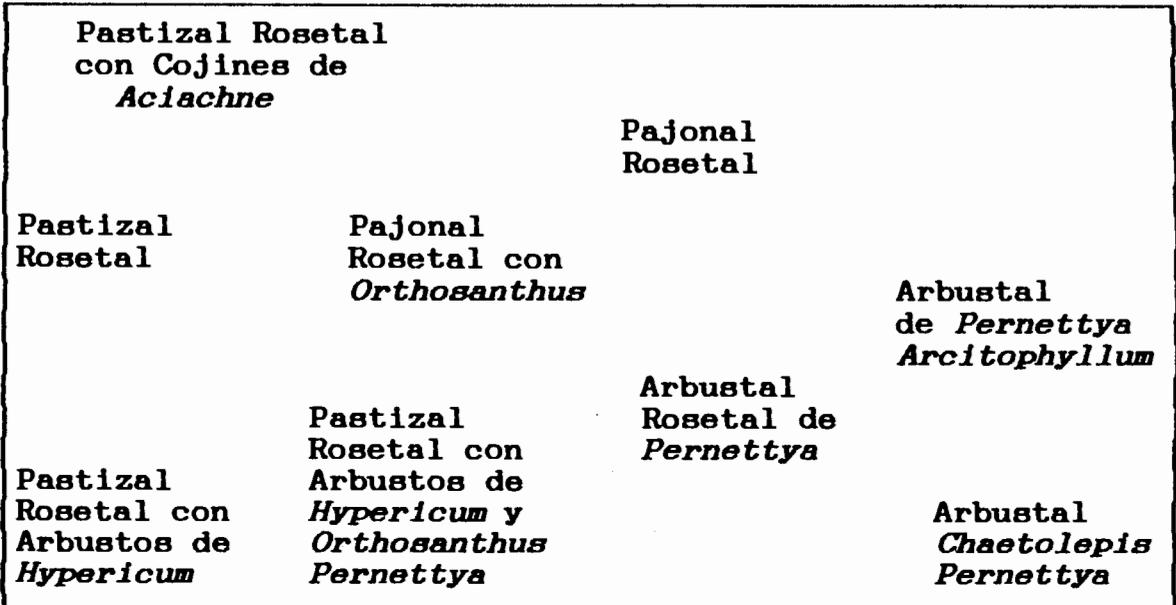


Figura 20. Caracterización fisonómica cualitativa de la vegetación sobre el plano con Análisis de Correspondencias Linearizado.

A los censos dispersos de la parte central del plano corresponden el tipo fisonómico que constituye los pajonales, menos extendido que el tipo anterior, pero con cobertura importante, ocupando el área. En el centro y en el centro a la derecha se localizan: el Pajonal Rosetal con *Orthosanthus* y el Pajonal Rosetal. A los núcleos 2 y 3 corresponden el tipo fisonómico que constituye los arbustales, el cual igualmente cubre un área importante del sitio. En la parte izquierda del plano se localizan: el Arbustal Rosetal de *Pernettya*, el Arbustal de *Pernettya-Arcitophyllum* y el Arbustal de *Pernettya-Chaetolepis*.

Antes de presentar las correlaciones de los factores edáficos, vemos conveniente analizar algunos aspectos del paisaje con la vegetación debido a la variabilidad geomorfológica y de vegetación que existe en el área en donde se presentan formas fisonómicas y estructurales distintas que nos indujo a pensar en su posible relación. Analizamos la Posición topográfica, exposición, unidad geomorfológica y tipo de vegetación aparente. La figura 21 presenta la relación de la posición topográfica sobre el ordenamiento de los censos, los censos de fondo de valle (F) se localizan en la mitad izquierda del plano de ordenamiento, principalmente sobre el núcleo 1 y los censos circundantes, estando ausentes en los núcleos 2 y 3 y censos circundantes, donde fueron localizados el pajonal con *Orthosanthus*, el pajonal con rosetas y los arbustales, lo que indica el predominio de estas formaciones en el fondo de valle. Los censos del Pajonal Rosetal se encuentran en posiciones externas e internas de morrenas, pero como ya vimos, este tipo de vegetación se encuentra más asociado a pendientes de morrenas y menos al fondo de valle, siendo importante mencionar que esos censos están expuestos al oeste. Censos del Pastizal Rosetal, Pastizal Rosetal con arbustos de *Hypericum* y del Pajonal Rosetal, se encuentran en posiciones internas de morrenas, sobre esto, podemos decir que se trata de sitios con bajas pendientes, que son contiguos al fondo de valle, como vimos en el ordenamiento de perfiles de suelos.

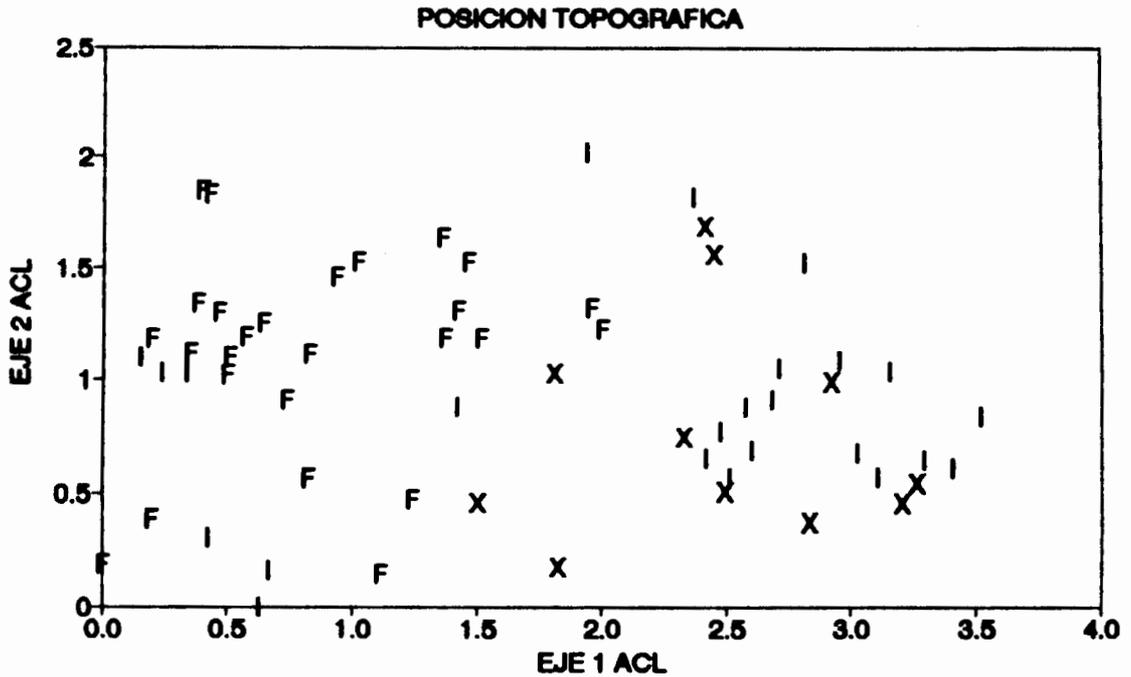


Figura 21. Representación de la Posición Topográfica sobre el resultado del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL). I: interna, X: externa, F: fondo de valle. Los pastizales predominan sobre fondos de valle, y los pajonales y arbustales están mas asociados a morrenas tanto internas como externas al valle.

Algunos perfiles de vertientes de morrenas, se encontraron dentro de los sitios correspondientes a fondo de valle, indicando también semejanza de esos sitios en cuanto a los suelos. Por otro lado, las posiciones externas e internas de morrenas, con las excepciones antes mencionadas, se encuentran a la derecha del plano de ordenamiento, donde se ubican, el arbustal, sugiriendo relación entre estas posiciones y las formaciones.

La distribución de la exposición sobre el plano de ordenamiento se presenta en la figura 22.

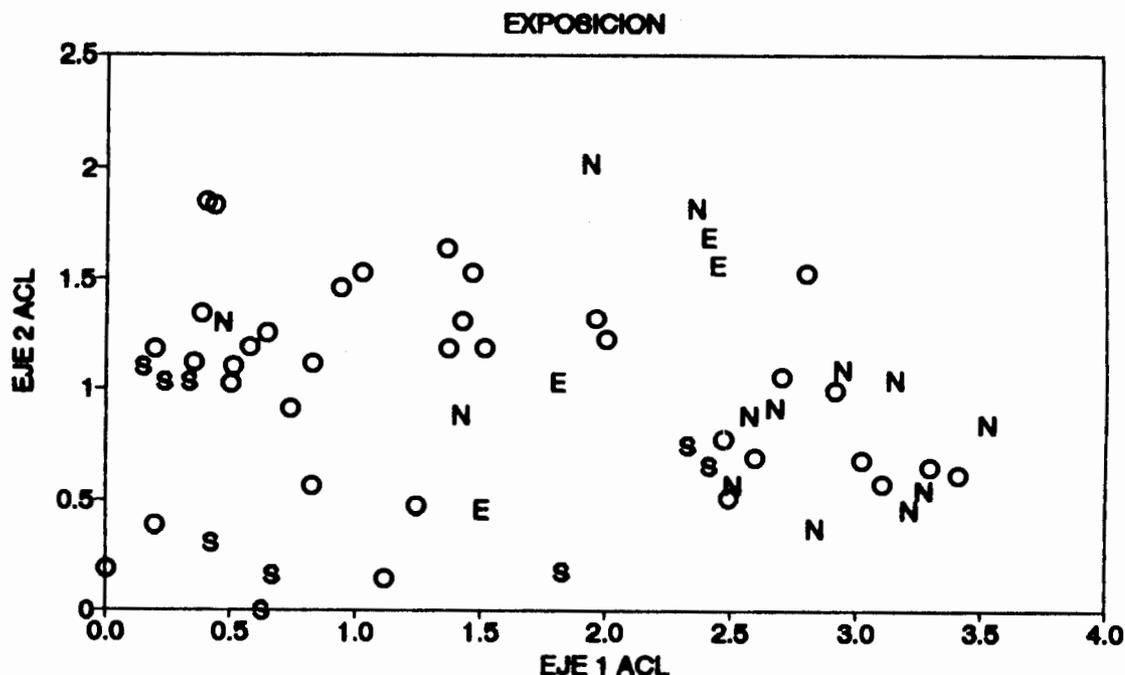


Figura 22. Representación de la Exposición sobre el resultado del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL). N: norte, S: sur, E: este y O: oeste. Censos expuestos al oeste están en casi todo el plano, pero hay un claro predominio en los que están asociados a los pastizales.

Los censos expuestos al oeste se encuentran en casi todo el plano de ordenamiento, aunque son relativamente más numerosos en el núcleo 1 y los censos circundantes. Censos con esta exposición son frecuentes en los núcleos 2 y 3 y sus censos circundantes. En el núcleo 1 y censos circundantes se localizaron las formaciones de gramíneas por lo que se presume que hay asociación entre estas formaciones y la exposición oeste.

En el pastizal Rosetal, el Pastizal Rosetal con arbustos de *Hypericum* y el Pajonal con *Orthosanthus*, lo mismo que con la posición topográfica, se encuentran censos con exposiciones sur, este y norte, los cuales coinciden con los mismos que perteneciendo a vertientes de morrenas, en el caso anterior se encontraron dentro de fondos de valles, por ello, pensamos que estas dos variables juntas están asociadas con las formaciones aquí presentes. Por otro lado, los censos de los núcleos 2, 3 y censos circundantes, donde se localizaron los arbustales, sólo dos censos están expuestos al sur y el resto están expuestos al oeste y norte, indicando asociación entre estas formaciones con la exposición. En resumen, podemos decir, que hay relación entre los censos expuestos al oeste y las posiciones de fondo de valle, aunque numerosos censos de posición externa e interna del arbustal están igualmente orientados, lo cierto es que la relación es más marcada en los censos al norte y oeste, en posiciones externa e interna en los arbustales. Estas relaciones pueden ser explicadas por lo que mostramos antes, en que en los sitios de fondo de valle y las vertientes caras al oeste ocurren temperaturas nocturnas más bajas y en el día quedan protegidas del sol por algunas horas, distinto a los sitios de morrenas que presentan otra exposición donde las temperaturas nocturnas son más altas y en el día son iluminadas desde las primeras horas cuando sale el sol. Podemos decir entonces que la topografía condiciona el clima creando microambientes y ambos están influyendo en la variabilidad de la vegetación.

La unidad geomorfológica muestra también coincidencias con las formaciones (fig. 23). Los censos sobre fondo de valle están localizados a la izquierda del plano de ordenamiento, en los núcleos 1 y censos circundantes, coincidiendo con la distribución de la posición topográfica y menos con la distribución de la exposición, pero en ellos se encuentran, indistintamente censos de otras unidades geomorfológicas, y aunque son pocos, pertenecen a morrenas con poca pendiente, contiguos al fondo del valle.

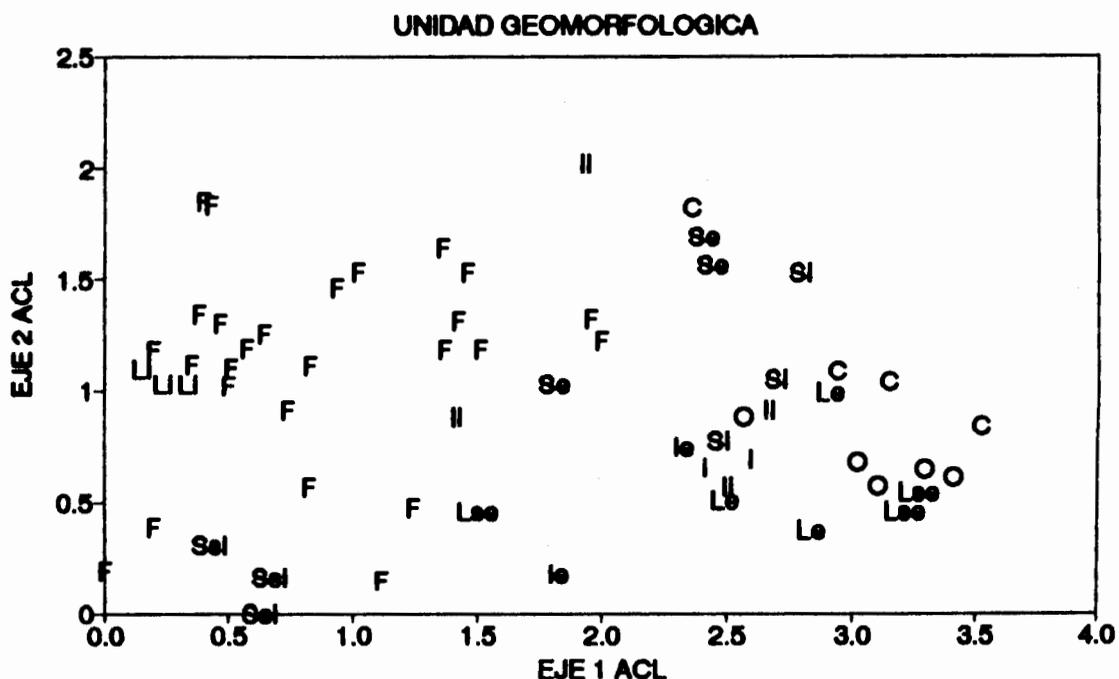


Figura 23. Representación de la Unidad Geomorfológica sobre el resultado del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL). Se: morrena superior externa, Si: morrena superior interna, Lse: morrena lateral superior externa, Ssi: morrena lateral superior interna, Le: morrena lateral inferior externa, Ii: morrena lateral inferior interna, i: morrena interior, C: cerros, O: conos, F: fondo de valle. Los pastizales predominan sobre los fondos de valle, los pajonales están asociados principalmente a morrenas y los arbustales están asociados a conos y cerros altos.

Normalmente la vegetación presente en esta unidad geomorfológica, es una formación de gramíneas, donde se ubicaron las comunidades de pastizales y los pajonales en menor proporción. Por otro lado, las morrenas en más de 80%, los conos, en sus partes altas y los cerros están ocupados por arbustales.

La figura 24 muestra la distribución del tipo de vegetación como la vimos en los censos.

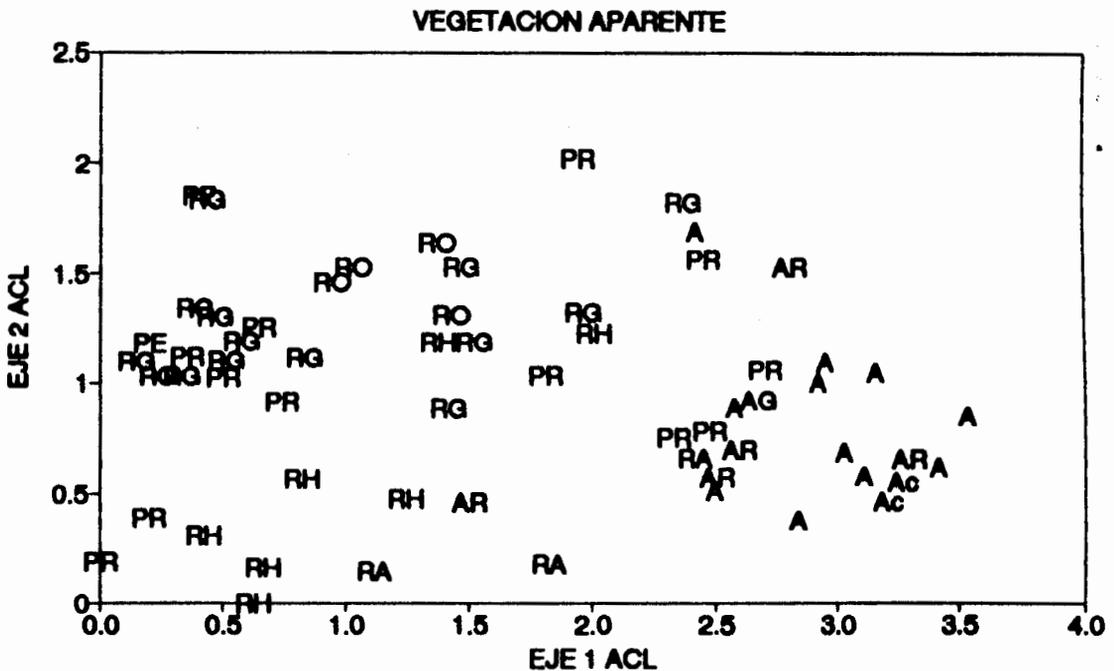


Figura 24. Representación del tipo de vegetación apreciada sobre los resultados del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL). RH: rosetal con *Hypericum*, RA: rosetal arbustal, RO: rosetal con *Orthosanthus*, PR: pajonal con rasetas, A: arbustal, AR: arbustal rosetal, RG: rosetal con gramíneas, AG: arbustal con gramínes, PE: pajonal de *Espeletia*, AC: arbustal de *Chaetolepis*. En forma general se separó la vegetación como rosetal, arbustal, pajonal y las comunidades determinadas a través del ordenamiento no pudieron ser detectadas visualmente.

Es importante recalcar que visualmente sólo pudimos separar núcleos en forma general al nombrar la vegetación como rosetal, pajonal, arbustal, los elementos finos que separan los núcleos identificados con el ordenamiento no pudieron ser detectados de esa manera, ésto nos lleva a decir que el elemento visual, subjetivo, para identificar comunidades y distribución de plantas está en desventaja frente a la técnica objetiva de medición que empleamos.

La estimación de la correlación de los factores edáficos con los ejes de ordenamiento (factores significativos los que están dentro del círculo de correlación) muestra un conjunto importante de factores claramente correlacionados entre sí y con el primer eje de ordenamiento, y otro conjunto menos importante correlacionados entre sí y con el segundo eje (fig. 25). En efecto, la Pendiente, el Fósforo, el Punto de Marchitez, el Carbono Orgánico, la Capacidad de Intercambio Catiónico, el Nitrógeno Total, se correlacionan positivamente entre sí y con el primer eje, y el % de Agua Util se correlaciona negativamente con el primer eje y con los factores antes mencionados. El % de Arcilla, se correlaciona positivamente con el segundo eje, mientras que el contenido de Potasio y de Magnesio lo hacen negativamente con el segundo eje y con el % de Arcilla. Los contenidos de Calcio, Sodio, Saturación de Bases, % de Limo, % de arena y Conductividad, no presentaron correlación con los ejes.

ACL - CORRELACION FACTORES EDAFICOS

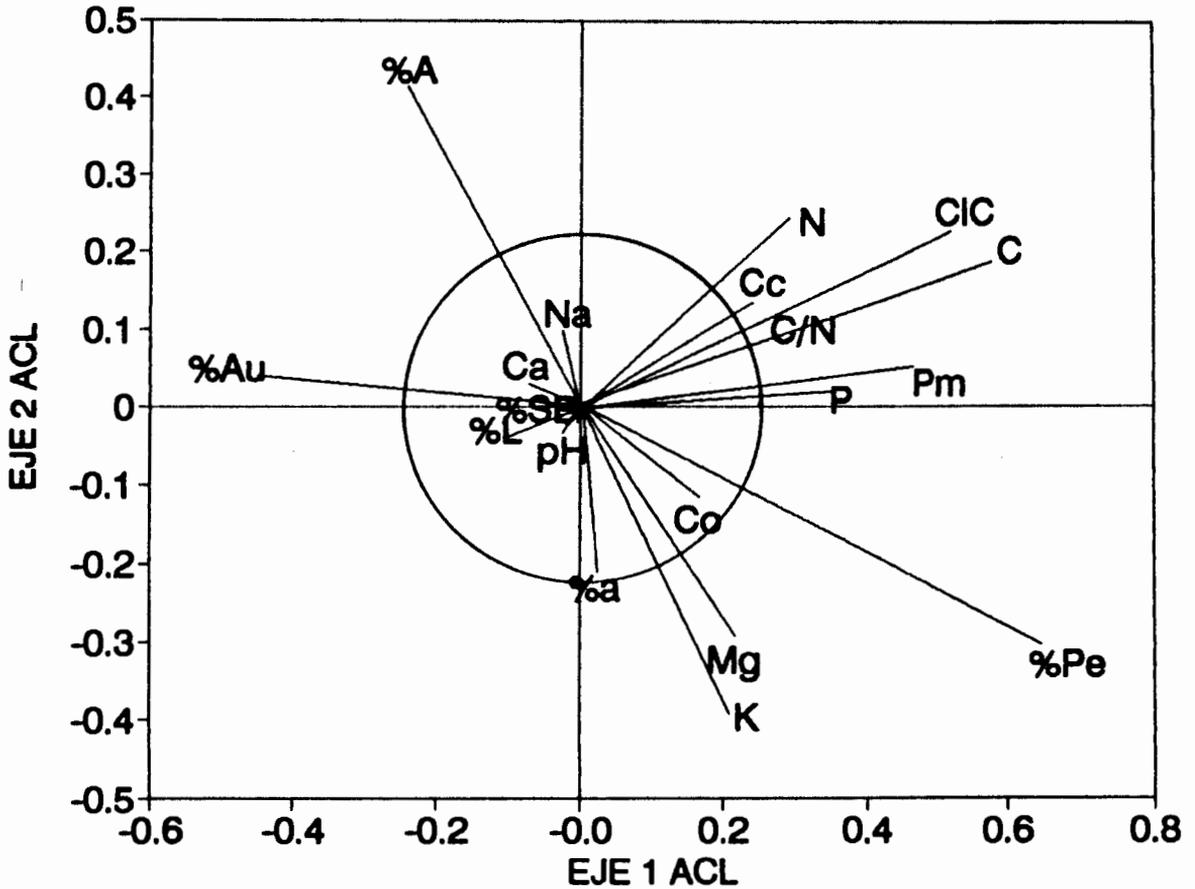


Figura 25. Correlación de los factores edáficos con los ejes del Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL). %a: %arena, %A: %Arcilla, %L: Limo, Cc: Capacidad de Campo, %Au: Aguas Util, Pm: punto de Marchitez, Co: Conductividad eléctrica, C: Carbono, N: Nitrógeno total, C/N: Relación Carbono/Nitrógeno, P: Fósforo, CIC: Capacidad de Intercambio Catiónico, pH: pH, Ca: Calcio, Mg: Magnesio, Na: Sodio, K: Potasio, %ST: %Saturación de bases, %Pe: Pendiente. El primer eje se asocia con un gradiente topográfico conjuntamente con un gradiente de fertilidad y el segundo eje se asocia con un gradiente de drenaje interno y acumulación.

El conjunto de correlaciones que acabamos de señalar sugiere, que el primer eje de ordenamiento puede interpretarse como un gradiente topográfico al cual se asocia un gradiente de fertilidad. Así, vemos que la Pendiente aumenta en el mismo sentido en que lo hacen el contenido del Fósforo, la Materia Orgánica, la Capacidad de Intercambio Catiónico, el Nitrógeno Total y el Punto de Marchitez Permanente. Los sitios más inclinados tendrían mayor contenido de Nitrógeno Total, de Materia Orgánica y de Fósforo y tendrían mayor Capacidad de Intercambio Catiónico y un Punto de marchitez más elevado y una menor disponibilidad de Agua Util, lo cual pudiera ser consecuencia de la presencia de la formación arbustiva o del mayor desarrollo del perfil edáfico dada la mayor estabilidad de estos sitios comparada con el fondo del valle que ha seguido recibiendo deposiciones sedimentarias de origen fluvial. La tendencia al aumento del Punto de Marchitez hacia los arbustales, sugiere que esta vegetación estaría sometida a estrés hídrico con menor dificultad que en el fondo del valle, dada la disminución en la disponibilidad de Agua Util. Puede decirse en definitiva, que los elementos que más están influyendo en la presencia de los arbustales son, por un lado, la edad y estabilidad de los sedimentos, estando el till morrénico presente desde la última glaciación, y por otro el efecto de las bajas temperaturas sobre las diferentes exposiciones. La pendiente y el till morrénico no condicionan la presencia de arbustales, ya que existen arbustales y pajonales sobre

sitios pendientes con sedimentos merrénicos, sin embargo, en exposiciones opuestas sobre el mismo tipo de sedimento y pendiente se presentan arbustales y formaciones de graminoides. Otros elementos que parecen ser consecuencia de la presencia de los arbustales, son la Materia Orgánica y el Punto de Marchitez Permanente. Los sitios más planos, por el contrario, tendrían mayor disponibilidad de Agua Util y menos contenidos de Nitrógeno Total, de Materia Orgánica y de Fósforo, una menor Capacidad de Intercambio Catiónico y menor Punto de Marchitez Permanente, lo cual pudieran ser consecuencia de la presencia de la formación de graminoides o de la menor evolución del perfil edáfico como consecuencia de la presencia de sedimentos relativamente más jóvenes, no diferenciados, de origen fluvial. Pudiera ser que los sedimentos jóvenes y las bajas temperaturas serían los que más influyen en la presencia de la formación de graminoides en el fondo del valle. Los primeros por su deposición relativamente reciente y la última por la limitación al establecimiento de especies arbustivas. Con respecto al segundo eje, sería un gradiente de drenaje interno ya que el % de de Arcilla presenta una fuerte correlación positiva con el eje, oponiéndose a este factor, se encuentran los contenidos de Potasio y Magnesio, correlacionados positivamente al % de arena. Los sitios con menos contenidos de Arcillas serían más ricos en Magnesio y Potasio lo que pudiera ser resultado del material parental.

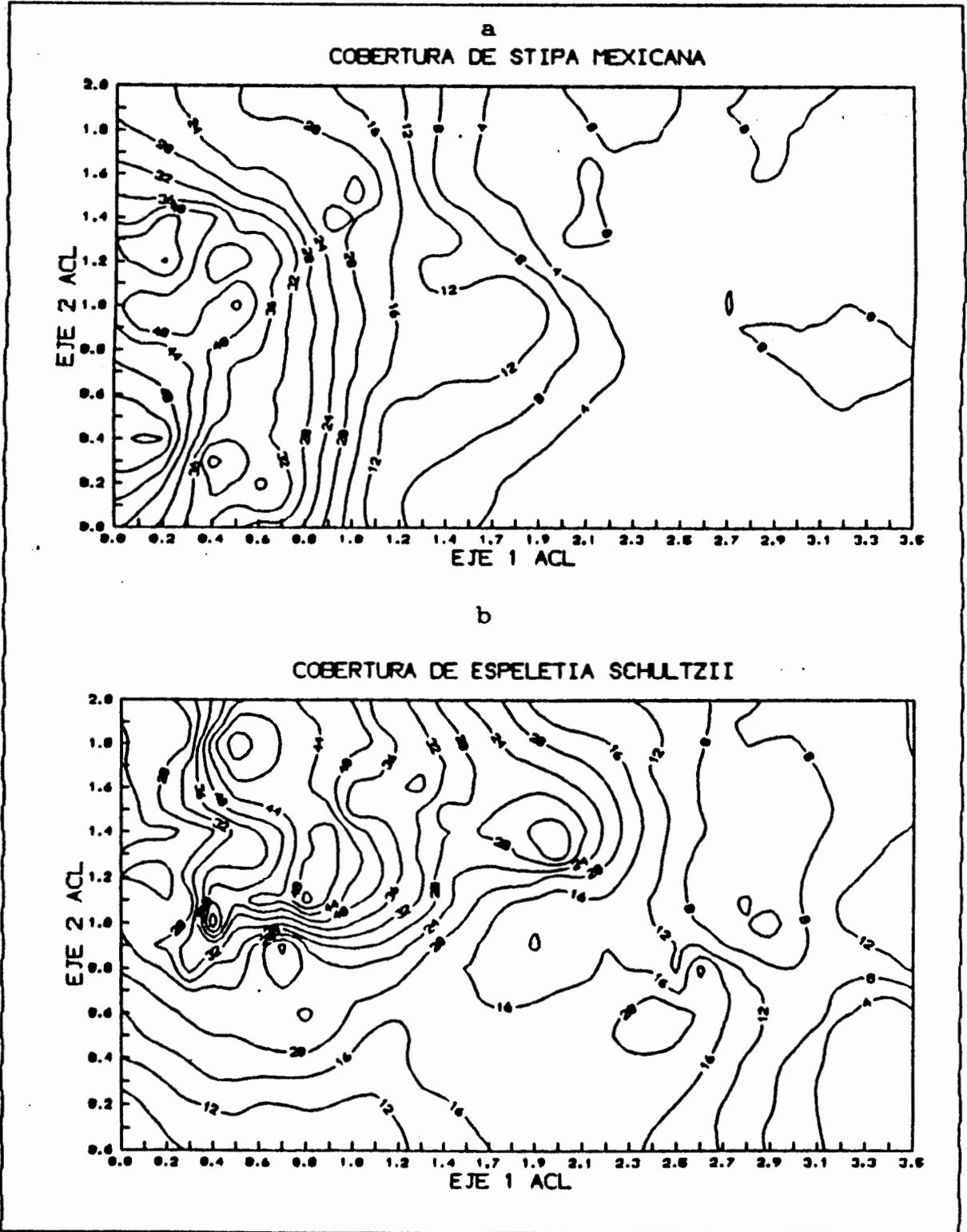
Comparando las correlaciones antes detalladas con las comunidades que señalamos en el plano de ordenamiento, podemos decir que éstas se desarrollan en un gradiente de pendiente, asociado con la elevación, en donde se distribuyen continuamente en el espacio ecológicamente representado un complejo de ocho comunidades (ver fig. 20). El Pastizal con Rosetas, el Pastizal con Rosetas y cojines de *Aciachne* y el Pastizal Rosetal con *Hypericum*, se localizan en los sitios más bajos, de fondos de valle, donde ocurren las temperaturas máximas y mínimas diarias más extremas. Son sitios de suelos relativamente poco drenados externamente y con un alto % de de Agua Util. Estos sitios son además, poco fértiles, ya que tienden a presentar proporciones bajas de elementos, tanto minerales, como orgánicos. Son sitios, con suelos extremadamente ácidos. Las comunidades Pastizal con *Hypericum*, Pajonal con *Orthosanthus* y Pajonal con Rosetas, se desarrollan en sitios de elevación media, en sitios del valle con baja inclinación, en base de morrenas y vertientes de morrenas poco inclinadas. En esos sitios igualmente se presentan temperaturas mínimas nocturnas más bajas, como en el fondo del valle, y son de suelos relativamente más drenados externamente, con menor % de de Agua Util. Los suelos son relativamente más ricos, porque tienden a contener mayores proporciones de elementos minerales y orgánicos y son menos ácidos que los suelos de las anteriores comunidades. Las comunidades de Arbustal con Rosetas, principalmente localizadas en las vertientes de morrenas, las

de Arbustal de *Pernettya-Arcitophylum* y Arbustal de *Chaetolepis-Pernettya*, presentes también en vertientes de morrenas, conos y cerros, están ubicadas en los sitios más elevados y de mayores pendientes. Aquí se registran temperaturas nocturnas más elevadas que en los sitios anteriores. El contenido de arena en los suelos es mayor, siendo más drenados interna y externamente y con menos agua disponible. Por otro lado, son los sitios de suelos más ricos, desde el punto de vista orgánico y químico y son los menos ácidos.

IV.3.2.1. Patrón de distribución de las especies principales sobre el plano de ordenamiento.

Las especies principales que hacen separar los núcleos, censos y comunidades antes presentados, son analizadas aquí, mediante la distribución de su valor de cobertura en cada censo, sobre el ordenamiento. *Stipa mexicana* se presenta en la fig. 26a, esta especie está presente casi exclusivamente en la mitad izquierda del plano de ordenamiento, donde se ubicaron las formaciones dominadas por gramíneas. Los valores de cobertura presentan su máximo a la izquierda donde se ubicaron las comunidades pastizal-rosetal y pastizal rosetal con arbustos de *Hypericum*. La cobertura va disminuyendo hacia la derecha, siendo menor en el pajonal y toma valores de cero a la derecha donde dominan los arbustales. *Espeletia schultzii* está presente en todo el ordenamiento (figura 26b).

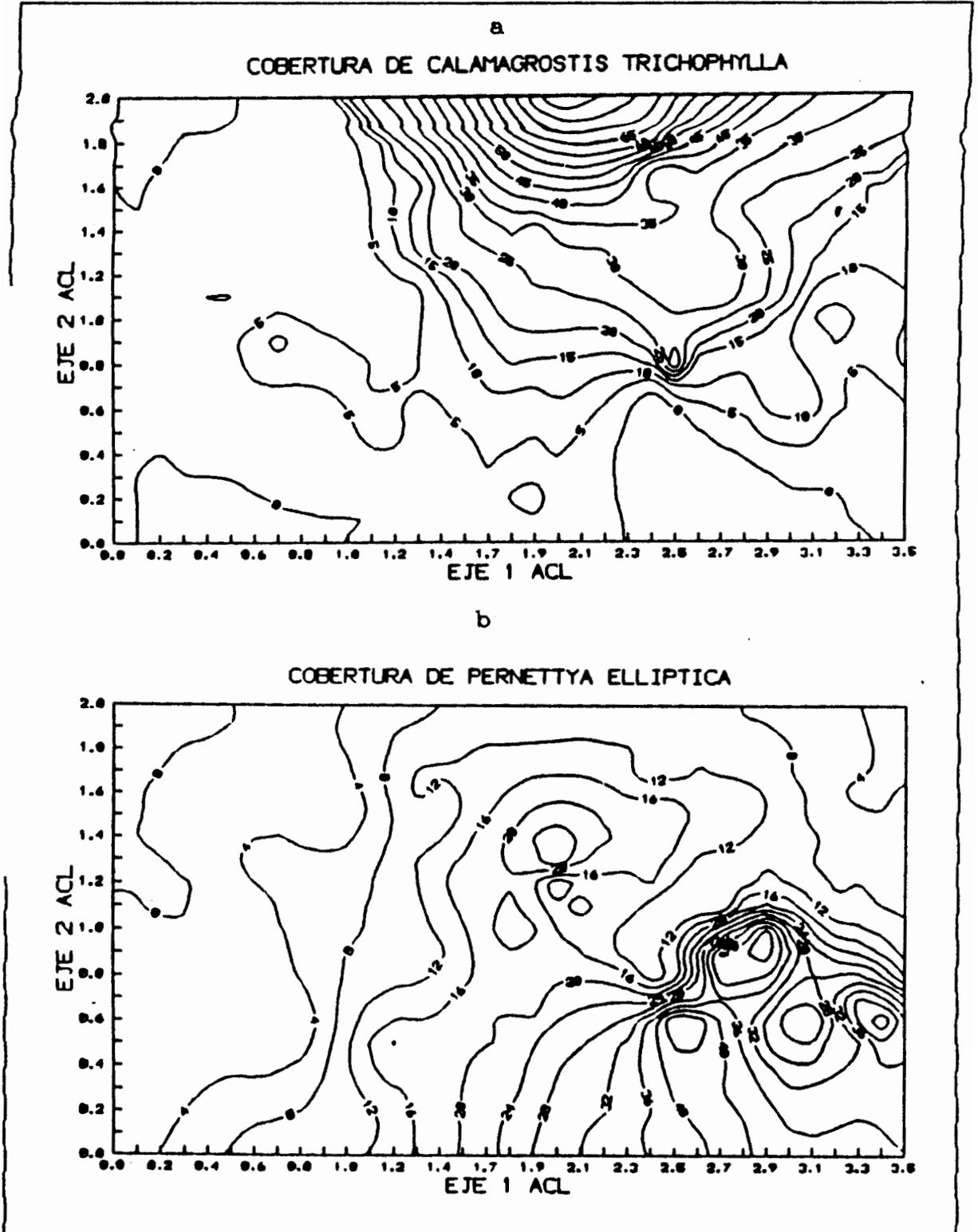
Figura 26. Distribución de la cobertura de: a) *Stipa mexicana*, y b) *Espeletia schultzii*, sobre el plano de ordenamiento producido con Análisis de Correspondencias Linearizado. Explicación en el texto.



Las curvas de nivel no muestran un patrón tan claro como en el caso anterior, pero se ve que los mayores valores de cobertura están en la parte superior izquierda y central del plano. Valores óptimos se presentan en varios puntos de la parte superior izquierda donde se ubicaron el Pastizal con rosetas, y el Pastizal con rosetas y cojines de *Aciachne*. Valores importantes se localizan en la parte inferior, donde se ubicó el Pajonal rosetal con arbustos de *Hypericum* y más a la derecha superior, en los pajonales. Su cobertura va disminuyendo hacia la derecha siendo menor en el Arbustal con rosetas y con valores muy bajos en los demás arbustales.

Calamagrostis trichophylla está presente principalmente en la parte superior derecha del plano (figura 27a) donde están los pajonales y arbustales. Su valor óptimo lo presenta en la parte superior, donde se ubicaron los pajonales y va disminuyendo hacia abajo, siendo menor en el Arbustal rosetal y casi nula en los demás arbustales. La figura 27b presenta la repartición de la cobertura de *Pernettya elliptica*, esta especie está presente en las tres terceras partes del plano y ausente en la parte izquierda donde se ubicaron los pastizales. Su óptimo se encuentra en los arbustales y va disminuyendo su valor hacia la izquierda, siendo menor en los pajonales, en estas comunidades sugerimos que se trata de otra especie de *Pernettya* ya que, en los arbustales, se presentó como un arbusto de más de un metro y además con hojas más grandes que la que se encontró en los pajonales,

Figura 27. Distribución de la cobertura de: a) *Calamagrostis trichophylla* y b) *Pernettya elliptica*, sobre el plano de ordenamiento producido con Análisis de Correspondencias Linearizado. Explicación en el texto.



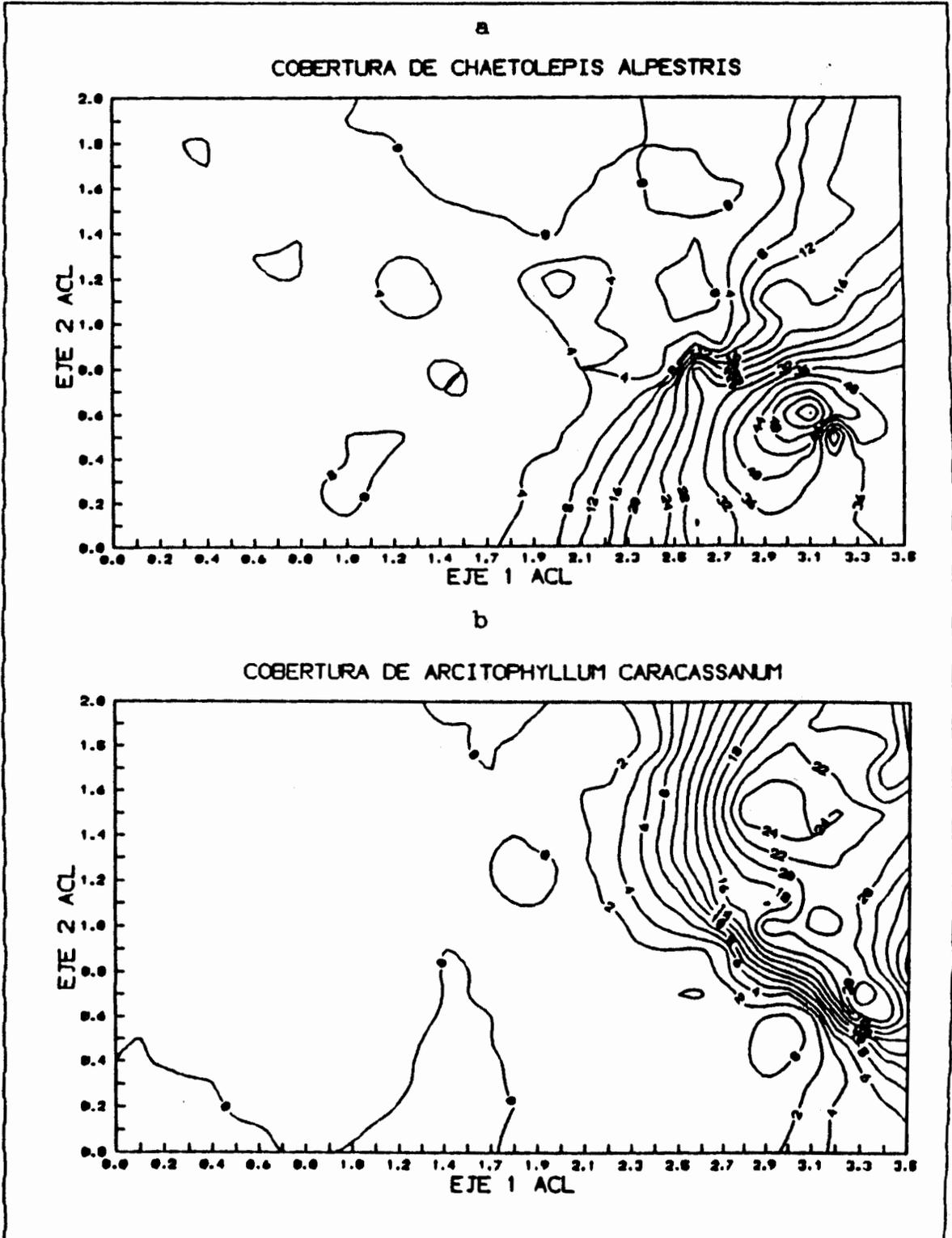
donde varía desde pocos centímetros y forma rastrera, hasta arbustillos de 20cm.

Chaetolepis alpestris está presente sólo en la parte derecha del plano (figura 28a) en los arbustales, mayormente concentrada en la parte inferior en el Arbustal con *Chaetolepis* donde presenta su máximo. Está ausente en todo el resto del plano, en los pajonales y pastizales. Casi contrario a esta especie, *Arcitophyllum caracassanum* (figura 28b) está mayormente concentrada en la parte superior derecha, en el Arbustal de *Pernettya arcitophyllum* e igualmente está ausente en el resto del plano, en los pajonales y pastizales.

IV.3.2.2. Análisis Canónico de Correspondencias (ACC)

El ordenamiento de los censos mediante el Análisis Canónico de Correspondencias continuó produciendo el efecto de arco a pesar de haberse eliminado las variables de alta correlación con el segundo eje (variables supuestamente superfluas y causantes del efecto Gutman según Ter Braak, 1986). El ordenamiento de censos con el Análisis Canónico de Correspondencias Linearizado ACCL después de eleminar las variables colineales (fig. 29), dio el mismo resultado que el ACL, esto es, están distribuidos formando una sola franja como resultado de la linearización de la nube de puntos. El primer eje de ordenamiento ACCL₁ tiene una longitud de 3,487 Desviaciones Estandar y sobre este eje se logra la mayor

Figura 28. Distribución de la cobertura de: a) *Chaetolepis alpestris*, y b) *Arcitophyllum caracassanum*, sobre el plano de ordenamiento producido con Análisis de Correspondencias Linearizado. Explicación en el texto.



separación de censos. Sobre el segundo eje ACCL₂ la separación es menor y su longitud es de 1,574 Desviaciones Estandar. El porcentaje de inercia para los dos primeros ejes (suma de autovalores) fue de 20,54% y los autovalores son respectivamente de 0,484 y 0,144. Estos valores son bajos y arrojan un porcentaje de inercia igualmente bajo, pero el porcentaje acumulativo de varianza para los dos primeros ejes es de 96,9%. Las variables colineales, es decir, altamente correlacionadas con otras, se detectan por su factor de inflación.

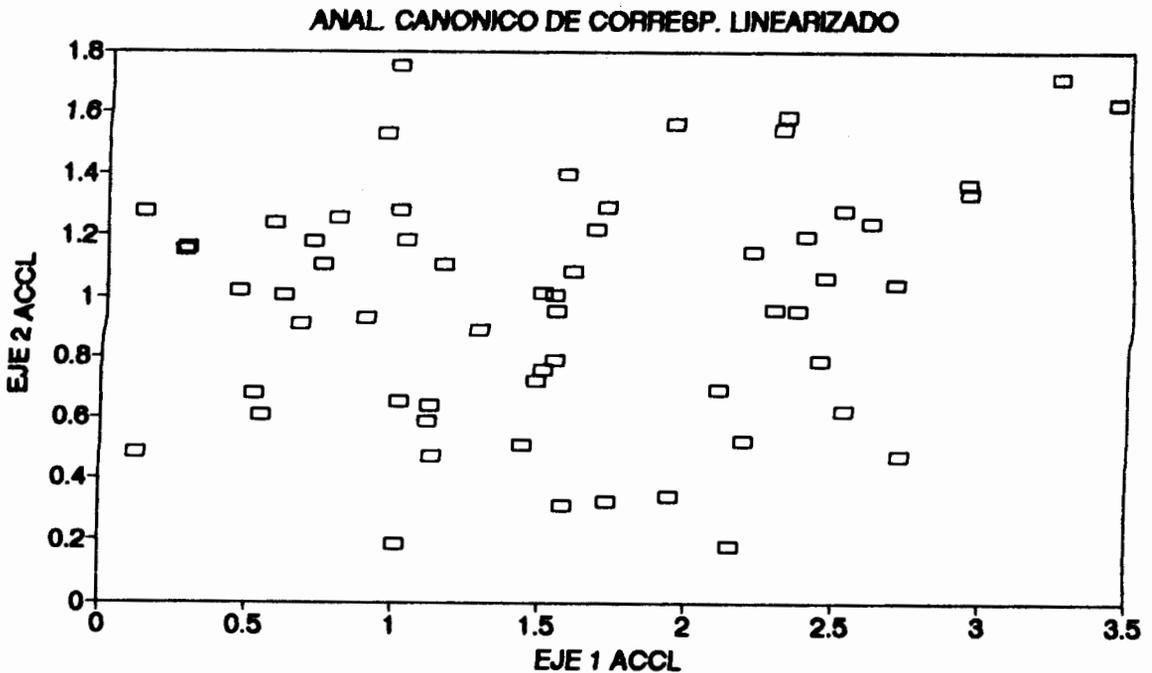


Figura 29. Ordenamiento de los censos por Análisis Canónico de Correspondencias Linearizado (ACCL). Censos distribuidos en secuencia, formando una sola franja, como resultado de la linearización de la nube de puntos, semejante al producido por ACL.

Cuando este valor fue mayor de 20 para un factor dado, entonces se considera que está altamente correlacionado a otras variables y además su coeficiente de correlación no merece ser interpretado (Ter Braak, 1986). Lo mismo que en ACL, los censos se disponen en secuencia e igualmente se presentan núcleos de ellos, fuertemente agrupados.

Tabla 5. Coeficientes de Correlación y Regresión de las variables de suelo para los dos primeros ejes generados por Análisis Canónico de Correspondencias Linearizado. El asterisco señala las variables significativas.

N	FACTOR	Correlación		Regresión	
		X1	X2	X1	X2
1	% ARENA	-.0065	-.2349	-.0250	-1.6374
2	% ARCILLA	-.1601	.2624	-1.0555	-1.8667
3	% LIMO	-.1202	.0936	.5608	-.8119
4	pH H2O	-.0665	-.0708	-.1832	-2.0196
5	CONDUC. (mhos/10 ⁻⁵)	.1472	.1516	-.7782	-1.4093
7	% MATERIA ORGANICA*	.5327	.6552	.0653	-.4988
9	% C/N	.3228	.1717	1.0397	-.8152
10	FOSFORO (ppm)	.3534	.2009	1.7386	-1.9602
11	CIC (mq/100g)*	.5070	.6529	1.9556	-2.2438
13	MAGNESIO (mq/100g)	.2264	-.0309	1.0151	-.8907
14	SODIO (mq/100g)	-.0114	-.0854	-.1366	.9670
15	POTASIO (mq/100g)	.2347	-.0828	-1.6206	.9329
19	% AGUA UTIL*	-.4935	-.2241	-1.2346	1.6285
20	% PENDIENTE*	.7119	-.2633	6.5000	6.9399

El primer eje (fig. 30), está principalmente delineado por las variables: Pendiente, Materia Orgánica, Capacidad de Intercambio Catiónico, las cuales están a la derecha, y por Agua Util en la izquierda. El segundo eje está delineado, principalmente por Arcilla en la parte superior y Arena hacia la parte inferior. Se puede ver entonces, (figs. 30 y 31) que las especies *Stipa mexicana* (3), *Oenothera cuprea* (4), *Carex bomplandii* (6), *Agrostis trichodes* (6), *Espeletia*

ACCL - CORRELACION FACTORES EDAFICOS

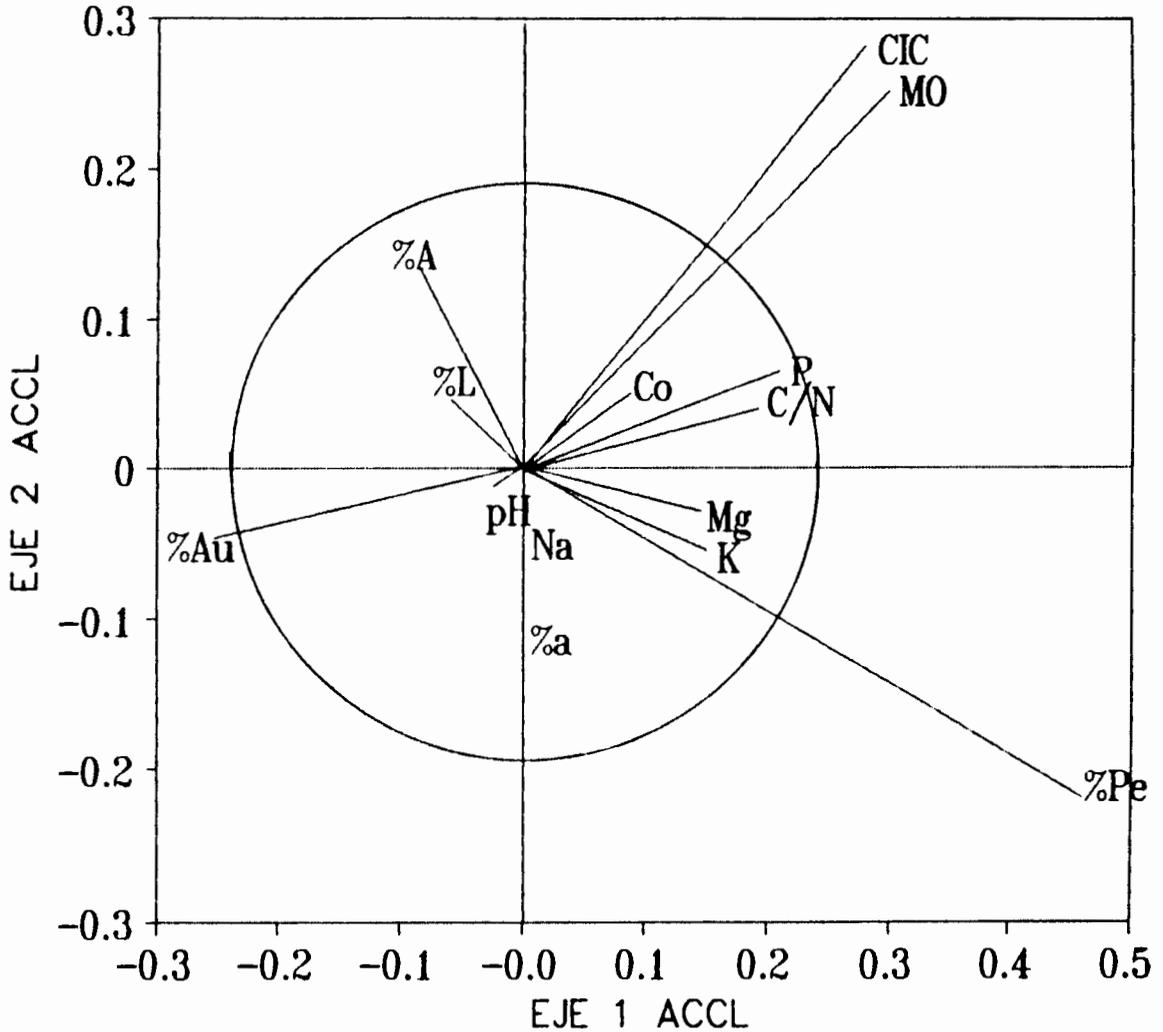


Figura 30. Correlación de factores edáficos con los ejes del Análisis Canónico de Correspondencias Linearizado (ACCL). %a: %arena, %A: %Arcilla, %L: %Limo, %Au: %Agual Util, Co: Conductividad eléctrica, C/N: Relación Carbono/Nitrógeno, M: Materia Orgánica, P: Fósforo, CIC: Capacidad de Intercambio Catiónico, Mg: Magnesio, Na: Sodio, K: Potasio, %Pe: %Pendiente. El primer eje se asocia con un gradiente topográfico conjuntamente con un de fertilidad y el segundo eje se asocia con un gradiente de drenaje interno y acumulación.

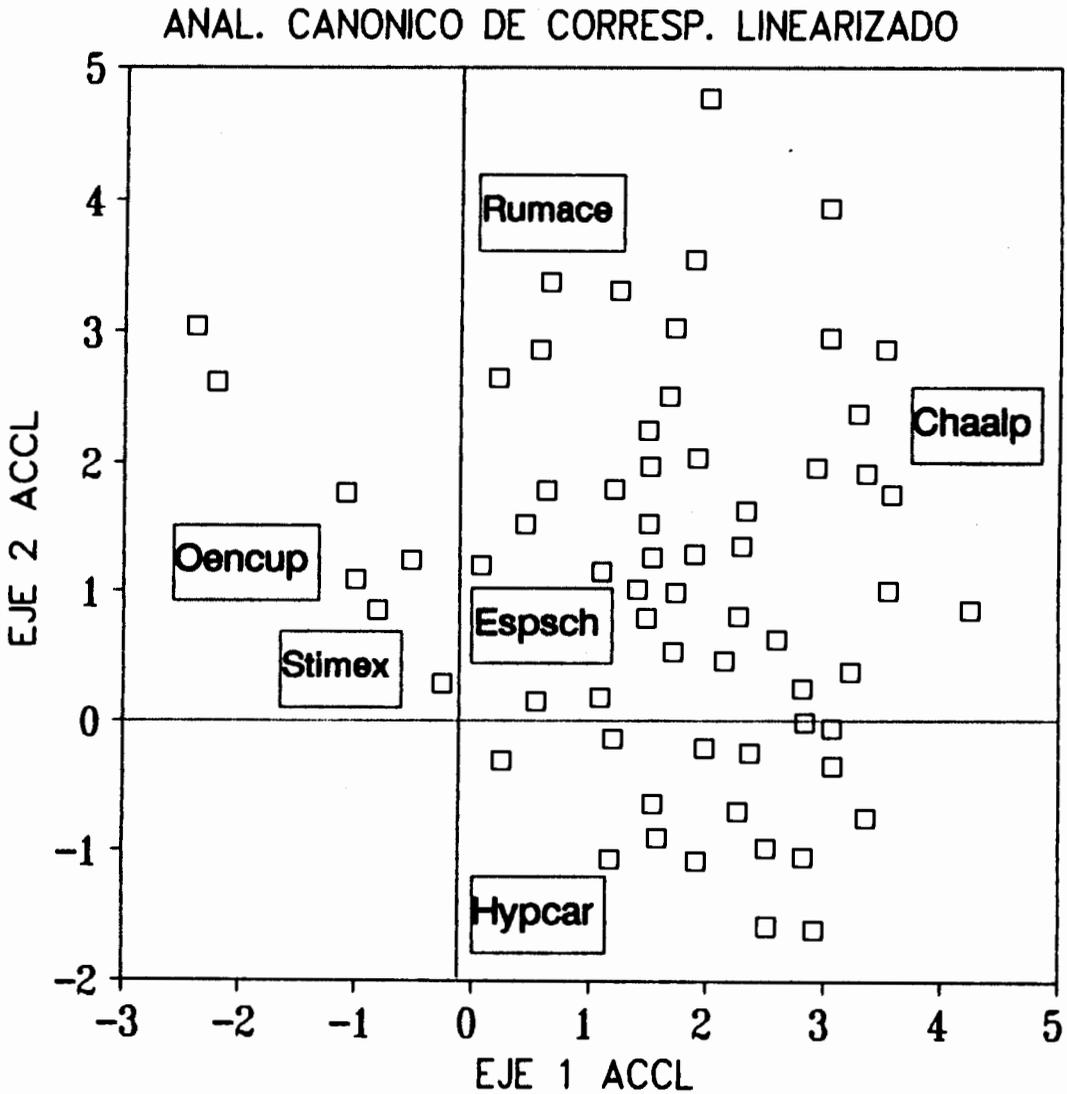


Figura 31. Ordenamiento de las especies por Análisis Canónico de Correspondencias Linearizado (ACCL). Especies con coordenadas negativas sobre el primer eje: Stimex= *Stipa mexicana* y Oencup= *Oenothera cuprea*, ; especies con coordenadas negativas sobre el segundo eje: Hypcar= *Hypericum caracasianum*; especies con coordenadas positivas, situadas en el centro el plano: Espsch= *Espeletia schultzei*; especies de los extremos positivos de los ejes: Rumace= *Rumex acetosella* y Chaalp= *Chaetolepis alpestris*.

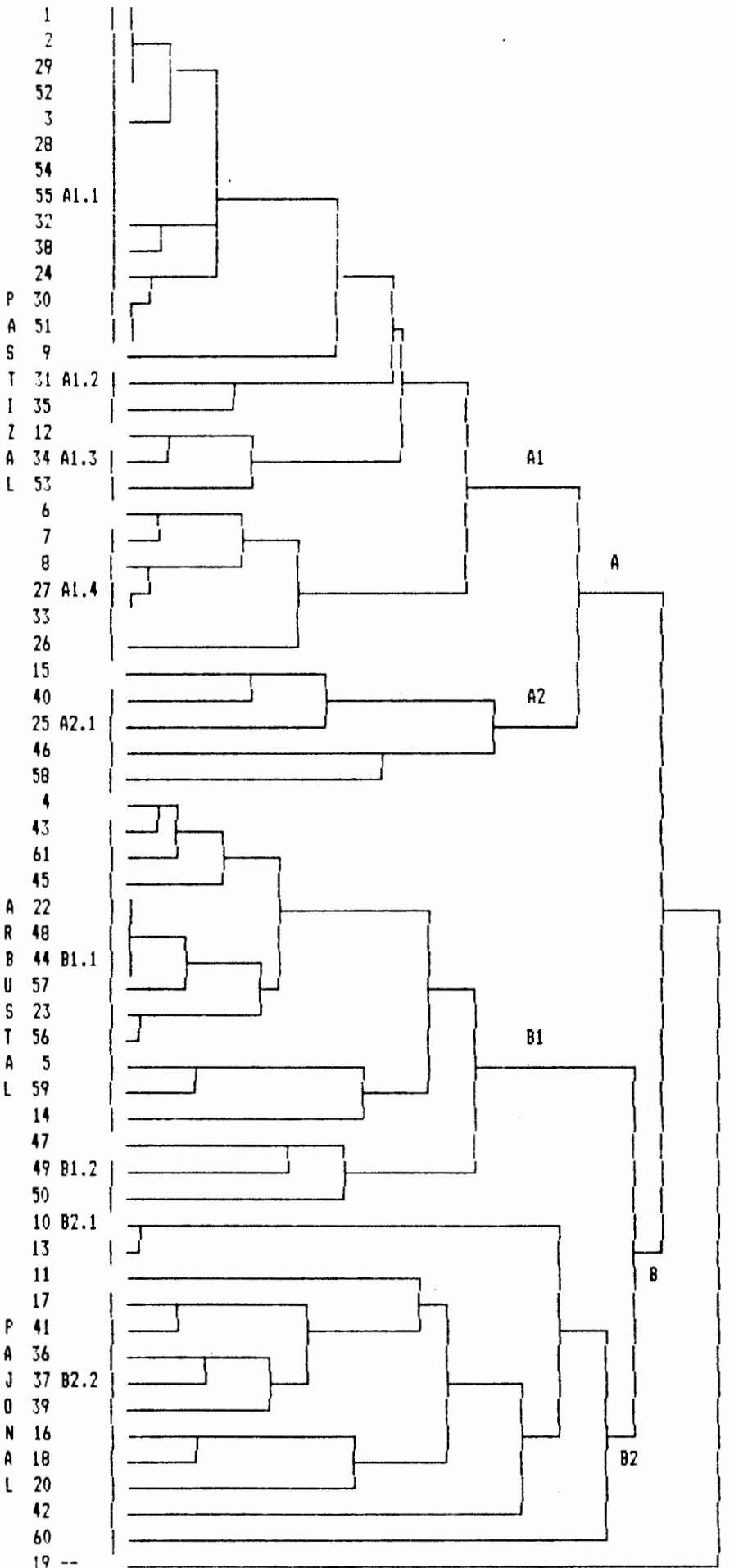
schultzei (1), entre otras, se localizan en sitios, con mayor % de Agua Util en el suelo y menor Capacidad de Intercambio Catiónico y Materia Orgánica. Esas especies están separadas ligeramente de las que se localizan en sitios más secos y que ocupan posiciones centrales en el ordenamiento, como son: *Calamagrostis pittieri* (2), *Gnaphallyum meridanum* (40), *Danthonia secundiflora* (18), *Gnaphallyum americanum* (44), *Lobelia tenera* (42), *Poa pauciflora* (57), entre otras. Esas especies están, además separadas del resto de las especies que muestran tendencias opuestas, sitios con poco Agua Util en el suelo, localizándose en sitios más ricos en Materia Orgánica, con mayor Capacidad de Intercambio Catiónico y mayores contenidos de Fósforo soluble y Relación Carbono Nitrógeno. Entre esas especies, están: *Lycopodium spurium* (60), *Chaetolepis alpestris* (32), *Hypericum laricifolium* (43), *Lycopodium clavatum* (61), *Hypericum brathys* (39). El eje 2, por otro lado, separa las especies: *Baccharis tricuneata* (45), *Orthosanthus chimboracensis* (21), *Geranium chamaense* (56), *Oritrophium paramensis* (7), *Aciachne pulvinata* (59), *Rumex acetosella* (13), las cuales están localizadas en la parte superior derecha del plano en sitios arcillo-limosos con bajas pendientes. De igual forma, de esas especies se separan las que se localizan en sitios con menores contenidos de esos elementos, de las que mencionamos que ocupan posiciones centrales en el plano, encontrándose en el extremo opuesto, especies de sitios arenosos, como son: *Gnaphallyum antenaroides* (15), *Hinterhubera ericoides* (53),

Hypericum caracasense (24), *Jamesonia canescens* (65),
Hesperomeles pernettyoides (50), entre otras.

Hasta ahora, a través del análisis con ACCL, hemos logrado una relación directa entre un grupo de especies y una serie de variables ambientales, identificando una base ambiental para la composición en especies de los censos, observando esto (fig. 30), la distribución coincide con la obtenida con el ordenamiento anterior (ACL), por lo que no ofrecemos mayores detalles.

IV.4. Clasificación

El dendrograma construido mediante el método de la unión promedio y a partir de la Distancia Euclidiana (fig. 32) está caracterizado por 10 divisiones de varios grupos de censos. La primera división separa dos censos (19,21) de Arbustal Rosetal con gramínoideas dominados por *Pernettya elliptica*, *Espeletia schultzii* y *Calamagrostis trichophylla*. El resto de censos se separan en dos grupos: A y B. El grupo A reúne los censos de Pastizal Rosetal y el B los censos de Pajonal y de Arbustal. Ambos grupos pueden subdividirse en dos subgrupos A1 y A2 y B1 y B2 respectivamente. El grupo A1 se subdivide en dos subgrupos: A1.1 que reúne censos de Pastizal Rosetal y el subgrupo A1.2 que reúne censos del mismo pastizal, pero donde aparecen arbustos de *Hypericum* con cierta importancia. Dentro del subgrupo A1.1 existe un subgrupo de censos del pastizal rosetal propiamente dicho y dos pequeños grupos transicionales. El subgrupo A2 reúne censos de Pastizal sin proporción importantes de arbustos de *Hypericum*. El subgrupo A1.2 está constituido por censos de comunidades transicionales entre el Pastizal Rosetal y el Pastizal Rosetal con Arbustos de *Hypericum*. El subgrupo B1 se subdivide en dos subgrupos B1.1 y B1.2. El subgrupo B1.1 reúne censos del Arbustal Rosetal y el B1.2 reúne censos de Arbustal de *Pernettya-Arcitophyllum*. El subgrupo B2 reúne censos del Pajonal Rosetal de *Calamagrostis trichophylla* y *Espeletia schultzii* y un pequeño grupo transicional de Pajonal Rosetal con Arbustos de *Pernettya elliptica*.



Figurura 32. Dendrograma que resultó del análisis de agrupamiento de los censos representando el área de estudios. Las partes marcadas indican los niveles a los cuales el análisis produce los grupos.

A1.1: *S. mexicana*, *E. schultzei*
 A1.2: *S. mexicana*, *E. schultzei*, *A. musciformis*
 A1.3: *S. mexicana*, *E. schultzei*, *O. chibboracensis*, *H. laricoidea*
 A1.4: *S. mexicana*, *E. schultzei*, *H. laricoidea*, *O. chibboracensis*
 A2.1: *S. mexicana*, *E. schultzei*, *H. laricoidea*
 B1.1: *P. elliptica*, *C. alpestris* y *E. schultzei*,
 B1.2: *P. elliptica*, *A. caracasana*, *C. alpestris*
 B2.1: *C. trichophylla*, *E. schultzei*, *P. elliptica*,
 B2.2: *C. trichophylla*, *E. schultzei*, *O. chibboracensis*
 -- : *P. elliptica*, *E. schultzei*, *C. trichophylla*

Para los grupos y subgrupos identificados, mostramos las relaciones con los factores físicos ambientales (tabla 6). Sobre la unidad geomorfológica, el 63% de los censos de los pastizales están ubicados en fondos de valle, lo que muestra la fuerte relación entre esta formación y esta unidad. El resto de censos están en unidades de morrenas y conos, pero con características florísticas similares a las de los de fondo de valle y ésto probablemente se debe a que están en posiciones internas de morrenas, contiguos al valle y presentando bajas pendientes. Para la posición topográfica, el 70% de los censos de los grupos de los pastizales, se ubican en posiciones de fondos de valle, coincidiendo, la mayoría con la unidad geomorfológica para estos sitios. La mayor parte del resto de censos, como hemos mencionado, se ubican en las posiciones internas de morrenas y son semejantes a los del valle. En cuanto a la exposición, el 66% de los censos, están expuestos al oeste, coincidiendo, casi todos, con los de unidades y posiciones de fondos de valle, por lo que estas variables juntas probablemente representan un importante factor asociado a la vegetación. La mayor parte del resto de censos, están expuestos al sur, coincidiendo con los de morrenas internas, lo que confirma aún más que son censos con características similares. Los pastizales, de acuerdo a estas relaciones, ocupan sitios bajos (fondos de valle) o de mediana elevación (morrenas y conos) donde las pendientes son bajas y básicamente con orientación oeste y sur.

Tabla 6. Variables cualitativas en cada censo de los distintos grupos generados por análisis de agrupamiento.

A1.1				B1.1			
NC	UG	PT	Exp	NC	UG	PT	Exp
1	Di	I	S	4	Di	X	O
2	Di	I	S	43	Mn	I	O
29	V	F	O	61	Di	X	N
52	V	F	O	45	Ds	X	N
3	Di	I	S	22	Co	I	O
28	V	F	O	48	Co	I	O
54	V	F	O	44	Ds	X	N
55	Co	F	O	57	Co	I	N
32	V	F	O	23	Co	I	O
38	V	F	O	56	Co	I	O
24	Co	F	N	5	Di	X	O
30	V	F	O	59	Mi	I	N
51	V	F	O	14	Mi	I	N
9	V	F	O				
A1.2				B1.2			
31	V	F	O	47	Ce	I	N
35	V	F	O	49	Co	I	N
				50	Ce	I	N
A1.3				B2.1			
12	V	F	O	10	Ce	I	N
34	V	F	O	13	Mi	I	N
53	V	F	O				
A1.4				B2.2			
6	Ds	I	S	11	V	F	O
7	Ds	I	S	17	S	X	E
8	Ds	I	S	41	V	F	O
27	V	F	O	36	V	F	O
33	V	F	O	37	V	F	O
26	V	F	O	39	V	F	O
				16	S	X	E
				18	S	X	E
				20	S	I	O
				42	Mn	I	S
				60	Mi	X	S
A2.1							
15	Mi	X	S	--			
40	V	F	O	19	S	I	O
25	V	F	O	21	S	I	O
46	Ds	X	E				
58	Mi	I	N				

Simbología:

U. Geomorfológica

- V: fondo de valle
- Di: morrena der. inferior
- Ds: morrena der. superior
- Mi: morrena inferior
- S: morrena superior
- Co: cono
- Ce: cerro

P. Topográfica

- I: interno
- X: externo
- F: f. de valle

Exposición

- N: norte
- S: sur
- E: este
- O: oeste

Los censos que se ubicaron en los pajonales (grupos B1.1, B1.2), en cuanto a la unidad geomorfológica, pertenecen, tanto a morrenas (casi todos a la morrena superior) y fondo de valles. De acuerdo a la posición, los de unidad de fondos de valle corresponden a esta misma posición y el resto son internos o externos. Sólo los censos de fondos de valle presentan la misma exposición al oeste, el resto están al norte y oeste. De acuerdo a esto, los pajonales ocupan sitios de elevación media (valles en pie de morrenas) y alta (morrenas), con pendientes altas o bajas. Todos los censos de los arbustales están ubicados en morrenas, conos y cerros, con posiciones internas o externas y pueden estar expuestos al norte, sur y oeste. Estas formaciones están relacionadas con sitios elevados, con pendientes fuertes.

Para los cuatro grupos principales, tipos de formaciones, mostramos la variación de los factores edáficos (tabla 7). De esos factores, sólo: % Agua Util, Carbono Orgánico, Conductividad eléctrica, % Limo, pH y Sodio, presentan diferencias significativas entre sus valores medios ($P < 0,05$). Las comunidades de pastizales están en sitios con mayor % Agua Util en el suelo, presentando un rango de 17,29 a 19%. Estas comunidades también están en sitios con tendencias a mayor contenido de % Arcilla en el suelo, en un rango de 6 a 9%. El contenido de arena no está bien diferenciado en los grupos, aunque se observa una ligera tendencia a presenta mayores porcentajes en el Pastizal Rosetal con *Hypericum*.

Tabla 7. Medias y Desviaciones Estandar de los Factores Edáficos medidos en los censos de los grupos A1, A2 y B1, B2, generados por análisis de agrupamiento. Las variables marcadas con asterísco presentaron significación al nivel de probabilidad 0,05.

VARIABLES	Grupo A1		Grupo A2		Grupo B1		Grupo B2	
	MEDIA	DE	MEDIA	DE	MEDIA	DE	MEDIA	DE
% arena	50.80	6.137	56.00	8.831	52.25	5.555	54.46	4.976
% Arcilla	8.960	3.322	6.000	3.741	6.500	3.224	5.384	2.218
% Limo*	40.24	5.141	40.40	8.876	37.25	9.291	40.15	3.869
Cap. Campo	47.29	8.403	45.83	8.693	48.58	8.460	40.30	9.342
Agua útil*	17.27	4.787	18.90	3.081	14.06	2.904	14.32	4.196
P. Marc.	30.01	7.099	26.93	7.134	34.52	9.617	25.98	10.43
Conduct.*	1.404	0.663	1.584	0.747	2.050	1.545	1.035	0.265
Carbono*	11.21	2.591	10.16	1.547	13.24	3.432	10.44	1.953
Mat. Org.	19.36	4.451	17.89	2.972	22.40	5.735	18.05	3.341
Nitrógeno	0.605	0.130	0.594	0.093	0.698	0.185	0.559	0.131
Rel. C\N	18.65	2.541	17.03	1.112	19.28	3.401	18.95	1.913
Fósforo	4.280	0.936	3.800	0.447	4.687	1.250	4.846	1.675
CIC	29.52	7.342	27.17	7.189	34.87	10.54	25.21	7.206
pH*	4.717	0.145	4.460	0.206	4.616	0.152	4.642	0.194
Calcio	1.828	5.752	0.003	0.013	0.117	0.228	0.743	1.552
Magnesio	0.206	0.079	0.138	0.060	0.351	0.303	0.322	0.264
Sodio*	0.038	0.022	0.064	0.080	0.024	0.020	0.063	0.065
Potasio	0.172	0.122	0.170	0.082	0.394	0.340	0.320	0.361
%Sat. Bases	8.292	21.70	0.720	0.659	2.898	3.305	5.729	8.228

Igualmente, los pastizales están en los sitios con ligera tendencia a mayores contenidos de Calcio en los suelos y esta

tendencia es mayor aún en el Pastizal Rosetal y Pastizal Rosetal con *Aciachne*. Las comunidades, Arbustal de *Pernettya-Chaetolepis* y de *Pernettya-Arcitophyllum*, dominan los sitios con mayores contenidos orgánicos. Carbono y Materia Orgánica, en estas comunidades, presentan respectivamente, 13,24% y 22,40%, así presentaron tendencia a mayores contenidos, de Nitrógeno total y de la relación Carbono/Nitrógeno, siendo los valores respectivos de 0,69 y 19,19%. En estas comunidades también se encontraron ligeras tendencias a mayores valores, para Capacidad de Intercambio Catiónico y Conductividad Eléctrica, los cuales fueron de 34mq/100g y 2,05mhos/10⁻⁵ respectivamente. Los Pajonales, Pajonal con Rosetas y con *Orthosanthus* están en sitios con ligeras tendencias a contenidos más altos de Fósforo Soluble en el suelo, cuyo valor es de 4,84ppm. En los pajonales y arbustales predominan los sitios con ligeras tendencias a mayores contenidos de Magnesio en el suelo, en un rango de 0,32mq/100g, en el Pajonal y 0,35mq/100g. Potasio tiene tendencia a tener mayores contenidos igualmente en los sitios, donde predominan estas comunidades, estando sus valores en el rango de 0,32mq/100g, en los pajonales y 0,39mq/100g, en los arbustales.

La clasificación produjo 10 grupos los cuales forman la mayor parte de la vegetación del área estudiada. Esas comunidades son dominadas por las asociaciones: *S. mexicana* y *E. schultzii*, *S. mexicana*, *Espeletia schultzii* y *A. musciformis*, *S. mexicana*, *E. schultzii*, *O. chimboracensis*

e *Hypericum laricoides*, *S. mexicana*, *E. schultzii* y *H. laricoides*. Esas asociaciones crecen en sitios, principalmente caracterizados por ser bajos y poco inclinados. Son sitios, relativamente poco drenados, donde se presenta mayor disponibilidad de agua en el suelo, los cuales son pobres en nutrientes minerales y orgánicos y es básicamente importante el Calcio en el Pastizal Rosetal y Pastizal Rosetal con *Aciachne* y el Fósforo, Magnesio y Potasio en el Pajonal de *Calamagrostis-Orthosanthus* y *Calamagrostis-Espeletia*. Hay asociaciones dominadas por *P. elliptica* y *E. schultzii*, *P. elliptica* y *A. caracassanum*, *Chaetolepis alpestris* y *P. elliptica*, que por otro lado, están en sitios, principalmente caracterizados por ser elevados, sobre morrenas, conos y cerros con pendientes desde moderadas a fuertes. Son sitios más secos y más ricos en nutrientes minerales y orgánicos siendo muy importantes el Carbono Orgánico y el Nitrogéno Total.

Vale la pena aquí analizar la asociación de las especies con las formaciones vegetales delineadas tanto con el ordenamiento como con la clasificación, para ello se usaron los Perfiles Ecológicos cuyo análisis con los factores edáficos se presentan en el siguiente capítulo. La forma como son realizados los perfiles ecológicos (Fariñas, 1987; Suárez de G., 1990), se muestra usando como ejemplo la Formación Vegetal y la especie *Stipa mexicana*. El perfil de conjunto de las Formaciones Vegetales (tabla siguiente) consta de la

división del total de los censos usados en la clasificación, el cual produjo 3 grupos principales, los que tomamos como clases o estados para el perfil ecológico.

Formaciones Vegetales

Clases Número de censos	Pastizal	Pajonal	Arbustal
	30	13	16

Los perfiles ecológicos son los siguientes:

	Pastizal A	Pajonal B	Arbustal C	Total	
Perf. de censos	30	16	13	59	(1)
Perf. Frec. absolutas	30	6	8	44	(2)
Perf. Frec. relativas	1,00	0,38	0,62	0,75	(3)
Perf. Frec. corregidas	1.34	0.50	0,83		(4)

- 1- Número de censos en cada formación.
- 2- Número de censos en los que la especie está presente en cada formación.
- 3- Resulta de dividir la frecuencia absoluta de la especie de cada formación entre el número de censos en cada formación.
- 4- Resulta de dividir la frecuencia relativa observada de la presencia de cada especie, entre la frecuencia relativa esperada de la especie en el total de censos. La Frecuencia relativa esperada (0,75) resulta de dividir el total de Frecuencias absolutas entre el total de censos.

Después se presenta la tabla de contingencia (relación siguiente), a partir de la cual se realiza el análisis.

Tabla de Contingencia

	Pastizal	Pajonal	Arbustal	
Presencias	30	6	8	44
Ausencias	0	10	5	15
Total	30	16	13	59

Finalmente esta tabla es analizada con el test de "G" (Sokal & Rohlf, 1981; Ezcurra & Montaña, 1984) también denominado G^2 , para obtener la información contenida. G^2 sigue una distribución de chi-cuadrado con un número de grados de libertad igual al número de estados menos uno, dos grados de libertad en nuestro ejemplo, porque hay tres formaciones. El estadístico en nuestro ejemplo se calcula como sigue:

$$G^2 = 2[(30 \ln 30 + 6 \ln 6 + 8 \ln 8 + 0 \ln 0 + 10 \ln 10 + 5 \ln 5 + 59 \ln 59) - (30 \ln 30 + 16 \ln 16 + 13 \ln 13 + 15 \ln 15 + 44 \ln 44)]$$

$$G^2 = 2 \times (401,1) - (386,9) = 28,4$$

El valor de G^2 es superior al de $X^2(0,05)$ con dos grados de libertad:

$$G^2 = 28,4 > X^2(1. 0,05) = 5,99$$

De acuerdo a este análisis *S. mexicana* está significativamente asociada a la Formación Vegetal. Esta cantidad de información, es llamada Información Recíproca por Fariñas (1987) y es conveniente descomponerla en las cantidades correspondientes a cada formación. Tomando como ejemplo el Pastizal, el cálculo se hace como sigue:

$$G^2 = 2[(30 \ln 30 + 0 \ln 0 + 30 \ln 59) - (30 \ln 44 + 0 \ln 15 + 30 \ln 30)]$$

$$G^2 = 2 \times (224,37 - 215,57) = 2 \times (8,8) = 17,6$$

Para cada formación, el valor es:

	F. Corr.	G ²	X ²	Significación	Asociación
Pastizal	1,34	17,60	> 3,84	S	+
Pajonal	0,83	9,74	> 3,84	NS	0
Arbustal	0,50	1,07	< 3,84	S	-

De acuerdo a ésto, *S. mexicana* está significativamente asociada, especialmente, a dos formaciones: al pastizal y al arbustal. Al pastizal se asocia positivamente siendo más frecuente en él de lo esperado, si fuera indiferente (f. corr. > 1). Al arbustal está asociada negativamente siendo menos frecuente de lo esperado en él (f. corr. < 1), y es indiferente al pajonal, lo que significa que la especie puede o no estar presente en él.

Los perfiles ecológicos de las especies con respecto a la formación vegetal, muestran que 39 especies están asociadas al tipo de formación (tabla 8), representando el 60% del total. Estas especies presentan 4 grupos principales de acuerdo a su respuesta a los diferentes estados, constituyendo grupos ecológicos (Gounot, 1969; S de Gimenez, 1990). En el grupo 1 todas las especies con la excepción de *Oenothera cuprea*, presentan un patrón común. *O. cuprea* es sensible a las tres formaciones, estando negativamente asociada con los Pajonales y Arbustales, pero en esta última está ausente y en los Pajonales es menos frecuente de lo esperado, lo que significa que es poco probable que se encuentre.

Tabla 8. Información Recíproca y Perfiles Ecológicos para las especies que aportan la mayor información sobre 3 grupos de censos generados por el análisis de agrupamiento, representando las formaciones vegetales del sector de páramo estudiado.

Factor For. vegetales	clases 3	Estados de clases		
Especie	Información Recíproca 2x(IR)	A	B	C
		Perf. Ecológicos		
<i>Oenothera cuprea</i>	24.48	+	-	- *
<i>Stipa annua</i>	31.09	+	0	- *
<i>Stipa mexicana</i>	28.41	+	0	-
<i>Carex bomplandii</i>	27.46	+	0	-
<i>Lachemilla fulvesc</i>	20.01	+	0	-
<i>Rumex acetosella</i>	19.91	+	0	-
<i>Hypochoeris setosus</i>	19.72	+	0	- *
<i>Aciachne pulvinata</i>	18.04	+	0	- *
<i>Oritrophyum paramens.</i>	15.88	+	0	-
<i>Lucilia longifolia</i>	15.10	+	0	-
<i>Coniza filaginoides</i>	13.12	+	0	- *
<i>Agrostis trichodes</i>	8.80	+	0	-
<i>Lucilia radians</i>	11.03	0	0	- *
<i>Gnaphalium antnar.</i>	9.17	0	0	-
<i>Agrostis toluensis</i>	8.89	0	0	-
<i>Bidens triplinervia</i>	7.31	0	0	-
<i>Poa pauciflora</i>	5.44	0	0	-
<i>Arenaria musciformis</i>	5.13	0	0	-
<i>Orthosanthus chimb.</i>	9.28	0	-	0
<i>Stevia lucida</i>	5.68	0	- *	0
<i>Lycopodium spurium</i>	18.31	-	-	0
<i>Helechol</i>	11.36	-	0	0
<i>Hinterhubera eric.</i>	9.62	0	+	0
<i>Calamagrostis trich.</i>	32.92	-	+	+
<i>Hypericum brathys</i>	9.11	0	0	+
<i>Pernettya prostata</i>	8.27	0	0	+
<i>Elaphoglossum domb.</i>	10.15	0	0	+
<i>Chaetolepis alpest.</i>	40.76	-	0	+
<i>Arcitphilum carac.</i>	35.48	-	0	+
<i>Jamesonia imbricata</i>	29.70	-	0	+
<i>Hieratium frigidum</i>	25.34	-	0	+
<i>Lycopodium clavatum</i>	20.30	-	0	+
<i>Relbunium Hypocarpium</i>	17.69	-	0	+
<i>Poa petrosa</i>	17.05	-	0	+
<i>Hypericum laricifol .</i>	17.00	-	0	+
<i>Castilleja fissifolia</i>	14.13	-	0	+
<i>Elaphoglossum petiol.</i>	9.77	-	0	+

Leyenda: A = Pastizal (30) B = Pajonal (16)

C = Arbustal (13)

+: más frecuente de lo esperado,

-: menos frecuente de lo esperado,

0: indiferente

*: Especies ausentes en la comunidad

Esta especie está asociada a los pastizales, donde es más frecuente de lo esperado. *O. cuprea* también, lo que la relaciona a las demás especies del grupo porque es menos frecuentes de lo esperado en los Arbustales. El grupo 1 es indiferente a los Pajonales, es decir que ellas pueden o no estar presentes en estas formaciones. El grupo 2 está compuesto por 6 especies cuya respuesta ante las formaciones es como sigue: sólo son sensibles a los arbustales, en cuyas formaciones son más frecuentes de lo esperado. *Lucilia radians* está ausente de esta formación. Las 6 especies son indiferentes tanto a los pastizales como a los pajonales pudiendo éstas, estar o no en estas formaciones. El grupo 3 lo componen sólo 4 especies, de las cuales, las dos primeras están asociadas negativamente a los Pajonales y de ellas *Stevia lucida* está ausente de esta formación. *Orthosanthus chimboracensis* es menos frecuente de lo esperado, lo cual resulta contradictorio, ya que esta especie fué asociada a los pajonales y se esperaría que fuera una especie indicadora de esta formación. Estas 4 especies, por otro lado, son indiferentes a los Pastizales y Arbustales en cuyas formaciones pueden o no ser encontradas. El último grupo lo componen 15 especies de las cuales *Hinterhubera ericoides* y *Calamagrostis trichophylla*, presentan respuestas distintas entre sí y con las demás especies. *Hypericum brathys*, *Pernettya prostata* y *Elaphoglossum dombellanum*, presentan igual respuesta y el resto de las especies presentan respuestas en conjunto distintas a las de las anteriores. Las

dos primeras del grupo, están positivamente asociada al pajonal, lo que las acerca, pero *H. ericoides* es indiferente a las demás formaciones, mientras *C. trichophylla* es sensible a ellos, también positivamente al Arbustal y negativamente al Pastizal. Las tres especies siguientes sólo presentan asociación positiva con los arbustales, lo que las acerca a la especie anterior, a las demás formaciones son indiferentes. Las diez especies restantes, se caracterizan por presentar respuestas asociadas con dos formaciones, al pastizal, al que están negativamente asociadas y al Arbustal, al que están positivamente asociadas; son indiferentes al Pajonal.

En resumen podemos decir que las especies de los grupo 1 y 4 son indicadoras del Pastizal y del Arbustal respectivamente con cuyas formaciones esas especies tienen asociación positiva. Esos grupos de especies, que a su vez representan grupos ecológicos, resultaron ser las más frecuentes al pastizal y arbustal. Del último grupo además, las dos primeras son indicadoras del Pajonal y ambas igualmente resultaron ser muy frecuentes en esa formación, siendo *A. trichophylla* la especie principal de las comunidades aquí presentes. Los grupos intermedios lo constituyen especies, que a excepción de *L. radians*, ausente en el Arbustal y *S. lucida*, ausente en el pajonal, pueden indistintamente ser encontradas en ellos, el grupo 2 en el Pastizal y Pajonal y el grupo 3, las cuatro especies en el Arbustal, las dos

primeras en el Pastizal y la última en el Pajonal. *O. chimboracensis*. podría decirse es un caso excepcional ya que como hemos indicado antes, de acuerdo a la importancia que ocupa en las formaciones de Pastizal y Pajonal, esperaríamos que sea indicadora de al menos el Pajonal en cuya formación es una especie importante, caracterizando una comunidad, pero contrariamente es menos frecuente de lo esperado en esta formación y es indiferente al Pastizal.

IV.5. Respuestas de especies a factores ambientales

IV.5.1. Perfiles Ecológicos

Los Perfiles Ecológicos para: Pendiente, %arena, %Arcilla, %Agua Util, Punto de Marchitez Permanente y Materia Orgánica, variables que presentaron mayor correlación con los ejes de ordenamiento de la vegetación, dieron los siguientes resultados: La Pendiente es el factor que presenta mayor correlación con la variabilidad de la vegetación. Esta variable está ligada a diferencias de altitud y como vimos antes, en el área estudiada, existe un gradiente de altura, con sitios bajos, de fondos de valle, muy poco o nada inclinados que están ocupados por pastizales y rosetales y sitios medios, medianamente inclinados, ocupados también por pastizales y pajonales. Los sitios más elevados, con las mayores pendientes están ocupados por pajonales y arbustales. Sólo dos especies resultaron asociadas a los 4 estados de la Pendiente (tabla 9). Ambas especies presentaron respuestas distintas frente al factor. *Acaena elongata* es indiferente a sitios poco y moderadamente inclinados, es más frecuente de lo esperado en sitios de inclinación media y está ausente en sitios muy inclinados. *Geranium meridense* es indiferente a sitios poco y medianamente inclinados y a sitios muy inclinados, en estos lugares la especie puede o no ser encontrada. Ella es más frecuente de lo esperado en sitios de pendientes moderadas, donde es más probable que la encontremos.

Tabla 9. Información Recíproca y Perfiles Ecológicos para las especies que aportan la mayor información sobre 4 estados del factor Pendiente en porcentaje.

Factor % Pendiente	clases 4	Estados de clases			
Especie	Información Recíproca 2x(IR)	A	B	C	D
		Perfiles Ecológicos			
<i>Acaena elongata</i>	12.60	0	+	0	- *
<i>Geranium meridense</i>	6.56	0	0	+	0

Leyenda: A = (3-8%) B = (9-17%)
 C = (18-30%) D = (31-41%)

+: más frecuente de lo esperado,
 -: menos frecuente de lo esperado,
 0: indiferente
 *: Especie ausente en el estado del factor

Significativas 2, No significativas 63

Las especies que resultaron significativas al % de arena fueron 9 (tabla 10). De ellas sólo dos presentaron el mismo comportamiento, aunque algunas están muy cercanas. Tres especies están asociadas a los sitios con los menores porcentajes de arena: *Carex Bomplandii*, *Pernettya elliptica* y *Elaphoglossum dombellanum*. La primera está asociada positivamente a los sitios con menor % de arena, la segunda y la tercera están asociadas negativamente a los % bajos de arena, la última además está ausente de este tipo de sitio. El resto de especies son indiferentes a este estado. *Hypericum brathys* y *Bidens triplinervia* están asociadas con contenidos de arena entre 50-52%. La primera es más frecuente de lo esperado y la segunda es menos frecuentes de los esperado. El resto de especies son indiferentes.

Tabla 10. Información Recíproca y Perfiles Ecológicos para las especies que aportan la mayor información sobre 4 estados del factor % arena.

Factor % Arena	clases 4	Estados de clases			
Especie	Información Recíproca 2x(IR)	A	B	C	D
		Perfiles Ecológicos			
<i>Carex bomplandii</i>	10.06	+	0	0	0
<i>Baccharis tricuneata</i>	8.90	0	0	0	-
<i>Lupinus paniculatus</i>	7.05	0	0	- *	0
<i>Hypericum brathys</i>	7.18	0	+	0	0
<i>Bidens triplinervia</i>	12.33	0	-	0	+
<i>Pernettya eliptica</i>	9.01	-	0	0	0
<i>Elaphoglossum domb.</i>	6.46	- *	0	0	0
<i>Agrostis meridensis</i>	7.15	0	0	0	+

Leyenda: A = (36-48%) B = (50-52%)
 C = (54-56%) D = (58-68%)

+: más frecuente de lo esperado,
 -: menos frecuente de lo esperado,
 0: indiferente
 *: Especie ausente en el estado del factor

Significativas 9, No significativas 56

Sólo una especie esta asociada a los sitios con porcentajes de arena en el suelo entre 54%-56%, *Lupinus paniculatus*, en cuyos lugares está ausente. El resto de especies es indiferente a este estado. Tres especies están asociadas al cuarto estado, con porcentajes entre 58%-68%, *Baccharis tricuneata*, *Bidens triplinervia* y *Agrostis meridensis*. La primera es menos frecuente de lo esperado y la tercera es más frecuente de lo esperado en ese estado, la segunda es simultaneamente más frecuente de lo esperado en ese estado y menos frecuente en sitios con % de arena entre 50% y 52%.

El % de Arcilla en los suelos mostró una posición contraria al % de Arena, como era de esperarse. Los sitios con menores proporciones de % Arcilla en el suelo son los de elevación media y alta y están ocupados por el pastizal con arbustos de *Hypericum* y los arbustales. Los sitios con proporciones medias y moderadas se encuentran en el fondo de valle y hacia las vertientes de morrenas con poca elevación, éstos están ocupados por pastizales y rosetales y por pajonales y menos por arbustales. Las proporciones altas de % Arcilla están en el fondo del valle en sitios ocupados por los pastizales con rosetas y con cojines de *Aciachne*. Las especies que resultaron significativas con este factor (tabla 11) presentan básicamente 4 patrones. El primero y el segundo lo forman 2 especies, el tercero lo forman 4 especies y el cuarto sólo 2. Del primer grupo, *Hypericum caracasianum* y *Eupatorium* sp1 son más frecuente de lo esperado en sitios con la menor proporción de Arcilla, rango de 2-4% (sitios más arenosos), al que están positivamente asociado y son indiferentes a los estados restantes. En el segundo grupo *Poa pauciflora* e *Hinterhubera ericoides* son sensibles al mayor porcentaje de Arcilla, con rango de 12-16%, al que la primera está ausente y la segunda está negativamente asociada. Todas las especies del tercer grupo presentan el mismo patrón. Son indiferentes a los estados con % Arcilla de 2-4%, 6% y 12-16%, pero son menos frecuente de los esperado en el estado con % Arcilla de 8-10%.

Tabla 11. Información Recíproca y Perfiles Ecológicos para las especies que aportan la mayor información sobre 4 estados del factor % Arcilla.

Factor % Arcilla	clases 4	Estados de clases			
Especie	Información Recíproca 2x(IR)	A	B	C	D
		Perfiles Ecológicos			
<i>Hypericum caracas.</i>	10.16	+	0	0	0
<i>Eupatorium sp1</i>	8.34	+	0	0	0
<i>Poa pauciflora</i>	8.65	0	0	0	- *
<i>Hinterhubera ericoid.</i>	5.56	0	0	0	-
<i>Oritrophyum param.</i>	8.85	0	0	-	0
<i>Orthosanthus chimbor.</i>	7.44	0	0	-	0
<i>Pernettya eliptica</i>	7.10	0	0	-	0
<i>Stevia lucida</i>	6.68	0	0	-	0
<i>Calamagrostis pittier</i>	8.00	0	+	0	0
<i>Agrostis toluensis</i>	10.06	-	+	0	0

Leyenda: A = (2-4%) B = (6%)
 C = (8-10%) D = (12-16%)

+: más frecuente de lo esperado,
 -: menos frecuente de lo esperado,
 0: indiferente
 *: Especie ausente en el estado del factor

Significativas 10, No significativas 55

Las dos especies del grupo 4 están asociadas positivamente al estado con 6% de arcilla y son indiferentes a los estados con mayores porcentajes con rangos respectivos de 8-10% y 12-16%, pero la primera es indiferente al estado con menos porcentaje y la segunda está negativamente asociada a este estado.

Las 22 especies que resultaron asociadas al Punto de Marchitez Permanente (tabla 12) llevaron a la formación de 6

grupos. Los primeros tres están compuestos cada uno por tres especies y los dos últimos por cuatro. Las 3 especies del primer grupo son más frecuente de lo esperado en los sitios con menor PMP (13-22%). Las del segundo grupo están asociadas negativamente al cuarto estado (36-48%). De las especies del tercer grupo, la primera está ausente en el estado C (29-35%) Las otras dos especies están positivamente asociadas al estado B y las primeras dos especies del siguiente grupo son sensibles a los estados A y B a los que están asociados en forma negativa y positiva respectivamente. La otra especie de este grupo es igualmente sensible a dos estados, en este caso al 1 y 3 a los que se asocia negativa y positivamente. Las especies del grupo cinco son indiferentes a los primeros tres estados y están positivamente asociadas al estado 4. De las especies del grupo 6, cuatro están negativamente asociadas al primer estado (13-22%), mientras *Senecio formosus* está ausente de dicho estado. Luego ellas son indiferentes de los estados 2, 3 y 4 con la excepción de *Hypericum caracasasanum* que es indiferente a los estados 2 y 3, pero está positivamente asociada al estado 4 (36-48%).

Los perfiles ecológicos para la Materia Orgánica mostraron que 30,78% de las especies estudiadas fueron sensibles a cuatro estados de esta variable, lo cual representa a un número de especies considerables. Las 20 especies significativas (tabla 13) presentaron respuestas que nos llevaron a conformar 5 grupos ecológicos.

Tabla 12. Información Recíproca y Perfiles Ecológicos para las especies que aportan la mayor información sobre 4 estados del factor Punto de marchitez.

Factor Punto de marchitez	clases 4	Estados de clases			
Especie	Información Recíproca 2x(IR)	A	B	C	D
		Perfiles Ecológicos			
<i>Hypericum laricoid.</i>	17.89	+	0	0	0
<i>Coniza filaginoides</i>	10.14	+	0	0	0
<i>Sysirinchium tinc.</i>	8.12	+	0	0	0
<i>Hinterhubera ericoid.</i>	10.26	0	0	0	-
<i>Lucilia radians</i>	10.08	0	0	0	-
<i>Oritrophyum param.</i>	8.19	0	0	0	-
<i>Bartsia laniflora</i>	6.93	0	0	- *	0
<i>Hypochoeris setosus</i>	11.34	0	+	0	0
<i>Arenaria muscifer.</i>	6.95	0	+	0	0
<i>Baccharis tricuneata</i>	23.06	-	+	0	0
<i>Aciachne pulvinata</i>	9.93	-	+	0	0
<i>Geranium meridense</i>	14.44	-	0	+	0
<i>Relbunium hipocarp.</i>	11.03	-	0	0	0
<i>Senecio formosus</i>	8.30	- *	0	0	0
<i>Orthosanthus chimbor.</i>	6.56	-	0	0	0
<i>Geraniuml</i>	6.43	-	0	0	0
<i>Chaetolepis alpestris</i>	21.73	0	0	0	+
<i>Jamesonia imbricata</i>	11.12	0	0	0	+
<i>Oenothera cuprea</i>	7.25	0	0	0	+
<i>Lycopodium clavatum</i>	6.11	0	0	0	+
<i>Hypericum brathys</i>	5.99	0	0	0	+
<i>Hypericum laricif.</i>	16.74	-	0	0	+

Leyenda: A = (13-22%) B = (25-28%)
C = (29-35%) D = (36-48%)

+: más frecuente de lo esperado,
-: menos frecuente de lo esperado,
0: indiferente

*: Especie ausente en el estado del factor

Significativas 22, No significativas 43

Tabla 13. Información Recíproca y Perfiles Ecológicos para las especies que aportan la mayor información sobre 4 estados del factor % Materia orgánica tomando en cuenta todas las comunidades.

Factor % Materia Orgánica	clases 4	Estados de clases			
Especie	Información Recíproca 2x(IR)	A	B	C	D
		Perfiles Ecológicos			
<i>Carex bomplandii</i>	16.68	+	0	0	-
<i>Lucilia radians</i>	14.93	+	0	0	- *
<i>Hypericum caracass.</i>	12.99	+	0	0	0
<i>Oritrophyum paramens.</i>	7.79	+	0	0	0
<i>Stipa mexicana</i>	10.72	0	0	0	-
<i>Gnaphalium antenar.</i>	9.27	0	0	0	-
<i>Rumex acetosella</i>	9.25	0	0	0	-
<i>Lachemilla fulvescens</i>	8.84	0	0	0	-
<i>Stipa annua</i>	7.68	0	0	0	-
<i>Eupatorium spl</i>	12.02	0	-	0	0
<i>Gnaphalium americ.</i>	5.92	0	- *	0	0
<i>Baccharis tricuneata</i>	5.93	-	0	0	0
<i>Senecio formosus</i>	12.91	0	- *	0	+
<i>Hypochoeris setosus</i>	11.55	0	+	0	+
<i>Jamesonia imbricata</i>	17.20	0	0	0	+
<i>Arcitphillum carac.</i>	14.83	0	0	0	+
<i>Hieratium frigidum</i>	11.35	0	0	0	+
<i>Hypericum laricifol.</i>	8.95	0	0	0	+
<i>Lycopodium clavatum</i>	7.20	0	0	0	+
<i>Chaetolepis alpest.</i>	23.14	-	0	0	+

Leyenda: A = (10-15%) B = (16-18%)
C = (19-21%) D = (22-31%)

+: más frecuente de lo esperado,
-: menos frecuente de lo esperado,
0: indiferente
*: Especie ausente en el estado del factor

Significativas 20, No significativas 45

El primero formado por 4 especies, el segundo por 5, el tercero por 3, el cuarto por 6 y el quinto sólo por 2 especies. Del primer grupo, las cuatro especies están asociadas positivamente al estado con menos porcentaje de Materia Orgánica en el suelo (10-15%). De ellas *Carex bomplandii* y *Lucilia radians* están asociadas negativamente al mayor porcentaje (22-31%) y la última está ausente de este estado. Las especies del grupo dos son indiferentes a sitios con porcentajes de Materia Orgánica inferiores a 20% y son menos frecuente de lo esperado al de mayor porcentaje de este factor (22-31%). El grupo tres reúne especies que son menos frecuente de lo esperado en el rango de 16-18% de Materia Orgánica y de ellas: *Gnaphallium americanum* y *Senecio formosus*, están ausentes en este estado. Esta última especie además está positivamente asociada a los lugares con mayores porcentajes de Materia Orgánica. Todas las especies del grupo 4 están asociadas positivamente a los sitios con más altos porcentajes de Materia Orgánica (22-31%) e *Hypochoeris setosus*, además está positivamente asociado a lugares con porcentajes en rango de 16-18% de Materia Orgánica. Las dos especies del grupo 5 están asociadas negativamente a los sitios con rango de 10-15% de Materia Orgánica y *Chaetolepis alpestris* es simultáneamente menos frecuente de lo esperado en el estado A y más frecuente de lo esperado en el estado D.

Los resultados obtenidos con los Perfiles Ecológicos en relación los factores antes detallados, se resumen en la tabla siguiente: (tabla 14).

Tabla 14. Relación de las especies significativas y no significativas para los factores edáficos considerados en los Perfiles Ecológicos.

Factor	S	I
Pendiente	2	63
Arena	9	56
Arcilla	10	55
P. Marchitez	22	43
Materia Orgánica	20	45

S: significativas
I: no significativas

De la reducida cantidad de especies que respondieron a la Pendiente podemos decir que, aunque este factor fue asociado al gradiente florístico observado, él está actuando, posiblemente en forma conjunta con otros factores, como la altura y la posición topográfica, pero no directamente sobre las especies. En cuanto a las dos especies, tanto *A. elongata* como *G. meridense* crecen preferentemente en sitios donde se desarrollan pastizales, rosetales y pajonales. En lugares particulares de esas formaciones, con pendientes muy bajas y moderadas, como en el Pastizal Rosetal y en el Pastizal Rosetal con arbustos de *Hypericum*, podemos o no encontrarlas. Como en el caso anterior de la Pendiente, pocas especies están asociadas al % de arena, por lo que

igualmente su acción sobre la vegetación está probablemente ligada a otros factores; la arena, por ejemplo, estaría asociada al drenaje interno, es decir, a sitios con poca retención de agua y como tal, alto Punto de Marchitez Permanente.

La Arcilla presenta un número reducido de especies a la que está directamente asociada en sus diferentes estados, como ocurrió con los factores Pendiente en porcentaje y % arena por lo que igualmente su acción sobre la vegetación está probablemente ligada a otros factores. Lo mismo que en el caso anterior, la Arcilla igualmente estaría ligada al drenaje interno, a sitios donde la retención de agua sería mayor, pero los sitios con tendencias a mayores contenidos de arcilla están disociados a los de mayor % de Agua Util y % de Materia Orgánica, por lo que no queda claro qué está reteniendo el agua en esos sitios. Resulta interesante que las especies asociadas al % de arena no son las mismas que respondieron al % de Arcilla.

Un número considerable de especies (33,84%) responden al Punto de Marchitez Permanente y ellas presentan un patrón de respuestas, desde especies mas frecuentes de lo esperado en un porcentaje bajo de disponibilidad de agua, hasta las más frecuentes en porcentajes relativamente altos. *Hypericum caracassanum*, *Coniza filaginoides*, *Sysirinchium tinctorium*, *Hypochoeris setosus*, *Arenaria musciformis*, *Baccharis*

tricuneata, *Aciachne pulvinata* y *Geranium meridense* son más frecuente de lo esperado en lugares con bajos porcentajes relativos de agua disponible en el suelo, (13-35% de PMP) que son los sitios bajos, de fondo de valle y de ciertos lugares de morrenas con bajas pendientes, donde se desarrollan los pastizales y el Pajonal con *Orthosanthus*. Estas especies presentaron mayor frecuencia en estas formaciones y ellas además pueden o no ser encontradas en el Pajonal con Rosetas y los arbustales, donde se presentan porcentajes más bajos de agua disponible en el suelo o en otro caso, como ocurre con las tres últimas especies, más frecuentes de lo esperado en sitios con el rango de 25-35% de PMP, que sea poco probable que se encuentren en el rango más bajo de (13-22%) de agua disponible en el suelo. Respuestas, podría decirse, contrarias a las de las especies anteriores presentan: *Chaetolepis alpestris*, *Jamesonia imbricata*, *Oenothera cuprea*, *Lycopodium clavatum* e *Hypericum brathys*, las que son más frecuentes de lo esperado en sitios con más altos porcentajes relativos de agua disponible en el suelo (36-48% de PMP) que son los sitios más elevados, de morrenas y cerros, donde se desarrollan el Pajonal con Rosetas y los arbustales. Estas especies presentaron mayor frecuencia en estas formaciones y ellas además pueden o no ser encontradas en las otras antes mencionadas. *Hypericum caracassanum* constituye un caso excepcional porque, aunque es más frecuente de lo esperado, como en el caso anterior, en el Pajonal con Rosetas y los arbustales, donde se presentan porcentajes más bajos de agua

disponible en el suelo o en otro caso, como ocurre con las tres últimas especies, más frecuentes de lo esperado en sitios con porcentajes altos relativos de agua disponible en el suelo, es poco probable que ella sea encontrada en sitios con porcentajes bajos relativos de agua disponible en el suelo, como en los pastizales, pero ella se encuentra indistintamente en el Pastizal Rosetal con arbustos de *Hypericum*, donde se encontró que fue mucho más frecuente. El resto de especies son intermedias, con respecto al patrón detallado y en su mayoría pueden encontrarse indistintamente en las distintas comunidades, con distintos rangos de agua disponible en el suelo.

Como en el caso del Punto de Marchitez, las especies asociadas a la Materia Orgánica, presentan un patrón y aquí se encuentra que un grupo es más frecuente de lo esperado en un extremo donde se encontraron suelos menos fértiles y un grupo en el otro extremo, con suelos más fértiles. Las demás especies se encuentran o no dentro de esos extremos, en posición intermedia o en determinados casos es poco probable encontrarlas. *Carex bomplandii*, *Lucilia radians*, *Hypericum caracassanum* y *Oritrophyum paramensis* son más frecuentes de lo esperado en sitios con suelos relativamente poco fértiles, que son los sitios bajos, de fondo del valle, donde se localizaron los pastizales en general, sólo *Hypochoeris setosus* está favorecida donde se desarrolla el Pastizal Rosetal con arbustos de *Hypericum*. Estas especies además

pueden ser encontradas en la mayoría de sitios con suelos más fértiles con la excepción de *C. bomplandii*, *L. radians* y *H. setosus*, que son, la primera poco probable que este presente; la segunda que esté ausente y la última más frecuente de lo esperado en los sitios con suelos de mayor fertilidad. Por otro lado, *Senecio formosus*, *Hypochoeris setosus*, *Jamesonia imbricata*, *Arcitophillum caracassanum*, *Hieratium frigidum*, *Hypericum laricifolium*, *Lycopodium clavatum*, *Baccharis tricuneata*, *Chaetolepis alpestris* son más frecuentes de lo esperado en sitios con los suelos más fértiles, ubicados en los arbustales.

IV.6. Diversidad

Los diferentes aspectos de la diversidad considerando el esfuerzo de observación: especies muy abundantes (N_2), especies más abundantes (N_1) y el número total de especies (N_0), no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre las comunidades comparadas (tabla 15).

Tabla 15. Medidas de Diversidad, considerando el número efectivo de especies de los grupos de censos de la clasificación, representando las diferentes formaciones vegetales. Para las especies muy abundantes (N_2) y las especies más abundantes (N_1) se indican las medias de los valores de cada grupo y su Desviación Estándar (DE). Para el número total de especies (N_0) se indica la mediana del valor de cada grupo y su rango (R). El análisis estadístico mostró que no hay diferencias significativas de la diversidad entre las formaciones.

Comunidades	N_0 Rango	N_1 Desv. Est.	N_2 Desv. Est.
Pastizales (A)	24 17-31	8,58 2,04	6,33 1,59
Pajonales (B1)	27 19-30	8,74 1,59	6,32 1,92
Arbustales (B2)	26 20-40	8,77 1,04	6,13 1,91

Leyenda:

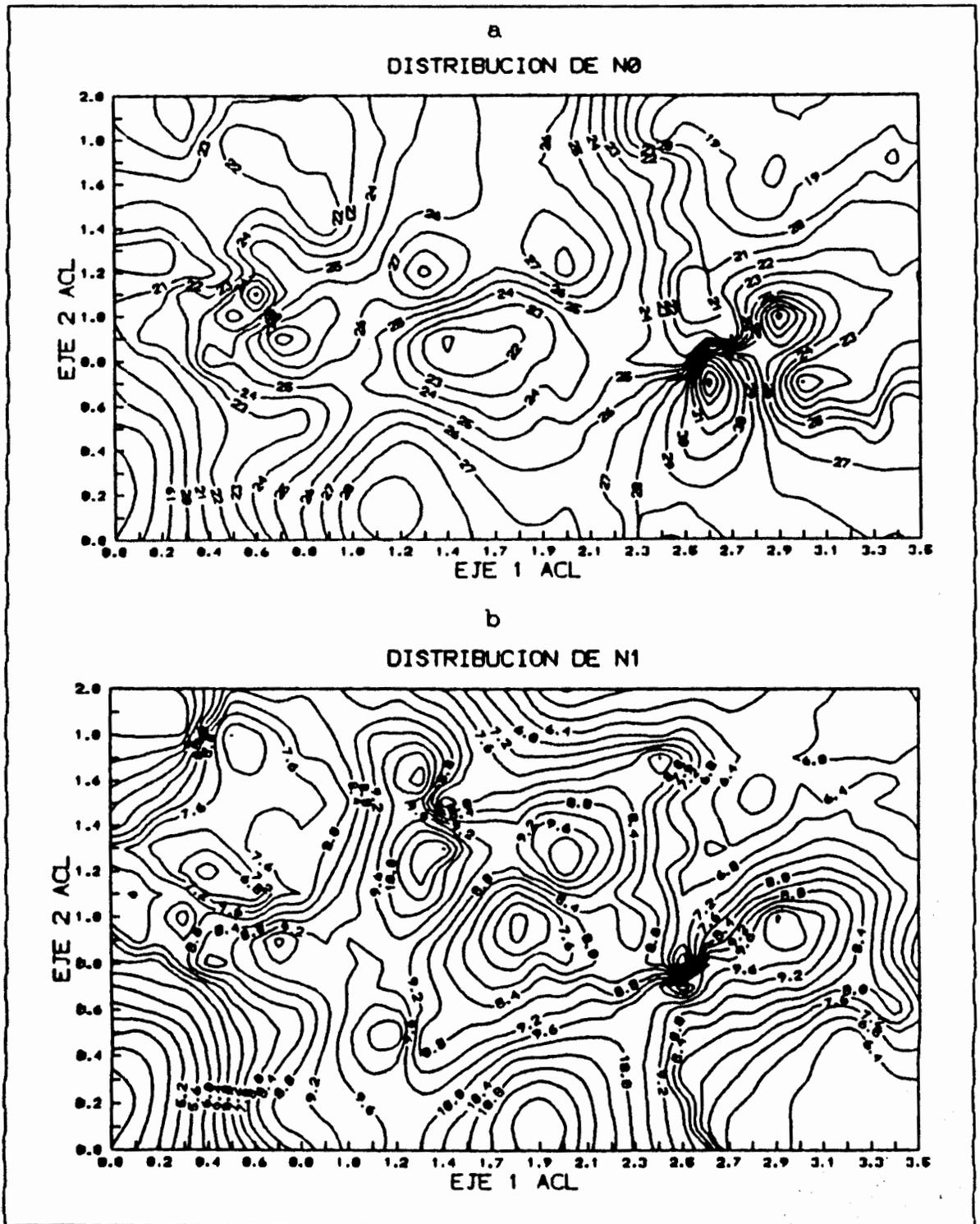
- N_0 : número de especies (div. específica)
- N_1 : exponencial del índice de Shannon
- N_2 : recíproco del índice Simpson

Una idea de cómo varía el valor de la diversidad en el modelo sociológico constituido en el área, nos es dado por la distribución de los valores de N_0 y N_1 en el plano de ordenamiento producido por el Análisis de Correspondencias Linearizado (ACL). La distribución de N_0 (figura 33a) muestra

que no hay en el área un patrón claro, aunque se pueden señalar zonas con valores máximos asociadas a los pastizales y a los arbustales. Se pueden señalar también zonas de valores mínimos de N^0 , una se localiza en posiciones del Pastizal Rosetal con arbustos de *Hypericum* y otra en posiciones del Pajonal con Rosetas. La distribución de N^1 en el plano presenta un comportamiento similar al de N^0 presentando máximos y mínimos repartidos en él. Los máximos corresponden a pastizales y pajonales y a arbustales. Los mínimos de N^1 corresponden al Pastizal con arbustos de *Hypericum* y a los pajonales (fig. 33b).

Los valores de diversidad al ser estudiados por grupos de censos o por censos separados presentan dos situaciones, una en la diversidad por comunidades y la otra en la diversidad por unidad de área de muestreo. La diversidad de las comunidades no mostraron diferencias estadísticamente significativas, indicando que en este lugar no hay una comunidad más diversa que otra.

Figura 33. a) Distribución de la Diversidad de especies (N_0) y b) distribución de las abundancias de las especies por el recíproco de Shannon (N_1), sobre el plano de ordenamiento producido con Análisis de Correspondencias Linearizado. Explicación en el texto.



Para N° puede ser difícil saber si se trata de un valor alto o bajo por comunidad, ya que el número de especies se incrementa con el tamaño de la muestra y con el esfuerzo de muestreo (Magurran, 1983) . El valor del índice de Shannon de acuerdo a Margalef (1972) citado por la autora anterior, varía entre 1,5 y 3,5 y rara vez sobrepasa 4,5, y según el mismo autor (1981) los árboles del bosque de la zona templada y los árboles del bosque tropical, presentan valores, en rangos respectivos de 1 a 2.5 y de 3 a 5, por lo que podemos considerar que las comunidades estudiadas por nosotros presentaron, en general, valores altos de diversidad. En cuanto el índice de Simpson, sus valores se corresponden con los del índice anterior en la mayoría de casos, por lo que los valores de acuerdo a Simpson en nuestro caso son considerados también como intermedios o relativamente altos, en comparación con el valor real relativo de la diversidad.

V. Discusión

Para el sitio de estudio, un área de páramo relativamente reducida, las 119 especies de plantas superiores encontradas podría ser considerado un número alto si lo comparamos con las cerca de 420 especies de plantas superiores que señala Vareschi (1970) para los páramos de Venezuela. Las 12 formas de vida señaladas por nosotros contrastan en número con las 4 señaladas por Monasterio (1980a) para los páramos de Venezuela, y con las 5 señaladas por Hedberg y Hedberg (1979) para la alta montaña tropical de Africa y Suramérica, pero hay que destacar que ambos se refieren a formas principales dentro de la gama que puede ser encontrada. En el área de estudio, las hierbas, son las formas de vida más frecuentes, seguidas por plantas en macolla, arbustos, plantas en rosetas, arbustos enanos, caulirrosulas y plantas en cojín. Monasterio (1980a) señala el número de formas de vida fundamentales que constituyen las estrategias de poblamiento que domina fisionómicamente las formaciones vegetales de la alta montaña del norte de Suramérica y Hedbert y Hedberg (1979), por su parte, compara las formas de vida principales que dominan la alta montaña tropical en Suráfrica y Suramerica; ambos autores consideran éstas como las formas dominantes típicas de estos ambientes. En nuestro caso, encontramos estas formas típicas y además consideramos más formas de vida de acuerdo con Vareschi (1970) porque nos pareció importante un mayor nivel de resolución para este tipo de estudio. Según Hedberg y Hedberg (1979) las formas de

vida son el resultado de estrategias adaptativas a las condiciones climáticas (bajas temperaturas) para mantener el balance hídrico. Squeo et al (1991), por otra parte, señalan que estas estrategias pueden constituir mecanismos de tolerancia a las temperaturas congelantes, como en las plantas en cojín y en plantas en roseta acaulescentes, pero que ambos mecanismos están presentes en algunas plantas de formas herbáceas y arbustivas, es decir, algunas son tolerantes y otras son evasoras. Las formas de vida de mayor tamaño, en contraste, solamente presentan mecanismos de evasión. Estos factores mencionados, la estrategia de las plantas ocupando el espacio aéreo para captar luz y el patrón de distribución, son los que más influyen en la variedad y predominio de formas de vida. Definir el rol de estos factores o conjuntos de ellos, requiere de estudios detallados, más precisos.

La clasificación condujo a la identificación de 3 formaciones y 10 comunidades. Las formaciones y 9 de las comunidades pudieron ser reconocidas en el plano de ordenamiento. La clasificación permitió diferenciar el Pastizal Rosetal con Arbustos de *Hypericum* y *Orthosanthus* del Pastizal con Arbustos de *Hypericum*, la primera representada por pocos censos. Ambos métodos entonces producen resultados semejantes hasta cierto nivel, pero la clasificación tiene mayor poder de resolución.

Monasterio (1980b) señala comunidades semejantes desde el punto de vista de las formaciones, pero que difieren en cuanto a las asociaciones de plantas. Dentro de las comunidades propias del páramo andino, esta autora señala diferentes rosetales dominados por distintas especies de *Espeletia*, y señala a *E. schultzii* como constituyente de estos rosetales. Nosotros observamos una formación que aparentemente era un rosetal dominado por *E. schultzii*; sin embargo, al cuantificar la cobertura de las especies encontramos que la dominancia era ejercida por gramíneas, lo que caracterizó dicha formación como un pastizal con rosetas. Sin embargo, encontramos que esta especie se asocia con otras, dando origen a diferentes comunidades. Fariñas (1975) señala rosetales con *E. schultzii* en fondos de valle y vertientes de morrenas en Mucubají, mientras que Baruch (1984) lo hace en los páramos de Mucubají y Piedras Blancas. Nosotros encontramos un pajonal dominado por *Calamagrostis trichophylla*, y Monasterio (1980b) señala en esta formación, una asociación dominada por *C. pittieri* y *Cortaderia nitida*. Pensamos que pudiera tratarse de la misma especie de *Calamagrostis* ya que *C. pittieri* es mucho más pequeña que *C. trichophylla*; en el área de estudio *C. trichophylla* fue encontrada junto a *C. nitida*, aunque de manera muy restringida en morrenas orientadas al sur, además, la fotografía mostrada por la autora presenta una formación con una fisonomía semejante a nuestro pajonal. La especie *Stipa mexicana* se encontró formando pastizales en el área de

estudio, Monasterio (1980b) señala distintos pastizales, para los Andes venezolanos, pero no señala ninguno dominado por esta especie, mientras que Fariñas (1975), para Mucubají, tampoco señala pastizales con esa especie. Los arbustales nombrados por nosotros, dominados básicamente por *Pernettya elliptica* y *Chaetolepis alpestris* se ubicaron en morrenas y cerros rocosos; Sarmiento et al (1971) señalan la misma formación en sectores húmedos, climáticamente protegidos sobre morrenas y pequeñas terrazas en las galerías de ríos y quebradas, de acuerdo con ellos las especies dominantes son: *P. elliptica* y *Chaetolepis lindeniana*.

Asociamos la variabilidad de la vegetación del sitio de estudio, por un lado, a un gradiente topográfico al cual se asoció a un gradiente de fertilidad y por otro a un gradiente de drenaje interno asociado a la textura del suelo. La presencia de arbustales está asociada con los sitios más inclinados, con mayor contenido de Nitrógeno Total, de Materia Orgánica, de Fósforo, tendrían mayor Capacidad de Intercambio Catiónico, un Punto de Marchitez más elevado y una mayor disponibilidad de Agua Util (morrenas, cerros y partes altas de los conos). La mayoría de estas características pudieran ser consecuencia de la presencia de arbustales, que contribuirían al suelo con proporciones relativamente altas de materia orgánica y nutrientes, sin embargo, estos lugares presentan un mayor desarrollo del perfil edáfico el cual resulta, por una parte del aporte de

la vegetación y por otra de la mayor estabilidad que han debido tener dada su mayor edad, ya que las morrenas fueron depositadas durante la última glaciación constituyendo una deposición más antigua que las del fondo de valle, unidades ocupadas por vegetación de gramínoideas, estas formaciones están asociadas a los sitios bajos del fondo del valle o en vertientes contiguas a éste, sitios pocos inclinados que tienden a tener mayor disponibilidad de agua y menos contenidos de Nitrógeno Total, Materia Orgánica y Fósforo, una menor Capacidad de Intercambio Catiónico y menor Punto de Marchitez Permanente, en este caso estas características, pudieran ser consecuencia de los sedimentos aluviales que son relativamente jóvenes y aunque el perfil edáfico, en general está bien desarrollado, las proporciones de materia orgánica y nutrientes son menores que en los suelos en los arbustales, lo que pudiera ser debido a un menor aporte de la vegetación y por el lavado. Como consecuencia de la variación geomorfológica y la topografía, el microclima también influye sobre esta variabilidad. En las vertientes de morrenas que están expuestas al norte y este y están ocupadas por arbustales, las temperaturas son mayores durante las horas de la noche, que las de vertientes expuestas al sur, oeste y en el fondo del valle, ocupadas por formaciones de gramínoideas; en cambio, durante el día, en las primeras, las temperaturas son generalmente más bajas. Los arbustales están expuestos a temperaturas bajas, pero más moderadas que las que ocurren en las formaciones de gramínoideas, por lo que probablemente,

el establecimiento de las especies arbustivas se ve limitado en estas formaciones. Fariñas (1975) encontró que la variabilidad de la vegetación en Mucubají está de acuerdo a un gradiente hídrico, que constituye el elemento más importante que influye en la variabilidad de la vegetación, dado por la variabilidad geomorfológica, las secuencias topográficas y la variabilidad térmica. Baruch (1984) diferencia solamente las formaciones de páramo alto y páramo bajo por un gradiente ambiental complejo y en segundo lugar por disturbio humano. Los pastizales se desarrollan en lugares bajos, poco inclinados y con temperaturas nocturnas más extremas, de suelos con menor drenaje superficial, con alta disponibilidad de agua y con los contenidos orgánicos y minerales más bajos; los arbustales se desarrollan en sitios altos, inclinados, relativamente menos fríos, de suelos con mayor drenaje superficial, con baja disponibilidad de agua y con los mayores contenidos orgánicos y minerales. Los pajonales ocupan una posición intermedia entre estas dos formaciones y no presentan especies características como ocurre en las formaciones anteriores.

El comportamiento de las especies, en cuanto a su distribución en el plano de ordenamiento, muestra que hay especies que presentan su óptimo de distribución en diferentes sitios del plano y del espacio ecológico estudiado, Así, encontramos especies con su óptimo en los pastizales, como *Stipa mexicana*, que se desarrollan en

lugares de fondos de valle; en los pajonales como *Calamagrostis trichophylla*, que se desarrollan en fondos de valle, pero más elevados que éste, con leves inclinaciones y más precisamente, en base de morrenas y vertientes de morrenas poco inclinadas; y en los arbustales como *Pernettya elliptica*, *Chaetolepis alpestris* y *Arcitophyllum caracassanum* localizadas en morrenas, cerros y conos; y también especies que aunque su óptimo lo presentan en determinados lugares, presentan alta tolerancia y están presente en todas las formaciones como *E. schultzii* que se encontró en todos los sitios con óptimos en los pastizales y pajonales. Parecería como si su presencia continuara hacia las formaciones de páramo propiamente y terminara en los arbustales. Fariñas (1975) señala un patrón de comportamiento semejante con especies en el páramo de Mucubají y lo asoció directamente con los factores de hábitat, teniendo su óptimo en determinados lugares y con distintos rangos de tolerancia. Así por ejemplo, *E. schultzii* y *P. elliptica* muestran posiciones contrarias en Mucubají (al igual que en nuestro caso) la primera se presenta en sitios bien drenados de morrenas, depósitos de morrenas en el valle y terrazas no inundables del río y extendiéndose por toda la variabilidad térmica. La última especie, está restringida a la parte más alta, mejor drenada y menos fría del valle.

Los Perfiles ecológicos, mostraron, en cuanto a los tipos de vegetación, que alrededor de 60% de las especies

estudiadas están asociadas a un tipo de vegetación, es decir son más o menos frecuente de lo esperado, lo que indica que en realidad están respondiendo a las condiciones ambientales en las que aquellos se desarrollan. De esta manera, se encontraron 4 grupos de especies: 2 grupos extremos cuyas especies son indicadoras (del pastizal y del arbustal) y dos grupos intermedios. Concluimos que en esta área se presentan comunidades transicionales, sin la presencia de comunidades discretas, hecho detectado mediante el Análisis de Correspondencias Linearizado, método totalmente opuesto, en principio al de los Perfiles Ecológicos.

De los 5 factores edáficos analizados, sólo dos: Punto de Marchitez Permanente y Materia Orgánica, mostraron que un número considerable de especies, entre 30 y 36% son sensibles a ellos. El análisis con respecto al Punto de Marchitez Permanente generó 6 grupos de especies, mientras que con el % de Materia Orgánica se obtuvieron 5 grupos. Llama la atención poderosamente que la Pendiente en porcentaje, un factor ambiental que presentó la más alta correlación con el gradiente florístico principal, no mostró asociación sino con dos especies, cuando se le utilizó como factor de referencia para construir perfiles ecológicos. Esto pudiera atribuirse a que la pendiente, como factor ecológico, no actúa sola sino en conjunción con otros factores, como por ejemplo altitud, unidad geomorfológica y topografía.

No existe un trabajo que envuelva un volumen de especies y factores, como los aquí usados, que analice el comportamiento de las especies en vegetación de páramo con las formaciones vegetales o con factores edáficos, por lo que se hace difícil establecer comparaciones: pero una idea de cómo puede ocurrir este comportamiento en selva, por ejemplo, lo muestra Suárez de G. (1990) para 5 tipos de comunidades, identificadas a priori en la Reserva Forestal de Caparo, encontrando especies indicadoras de cada una de ellas. La autora concluye diciendo que podría inferir acerca de la existencia de comunidades netamente discretas, pero para ello tendría que contarse con el total de las comunidades del sitio y no obstante encontró que a nivel de condiciones de humedad y caducifolia se logran grupos de especies representando comunidades discretas separadas.

La diversidad de las distintas formaciones vegetales fue considerada comparativamente alta de acuerdo a los valores señalados por Margalef (1981), y éstos son mayores que lo presentados por Baruch (1984) para sitios de bajo y alto páramo en Mucubají y Piedras Blancas. Por otro lado, en nuestro caso, no se presentaron diferencias significativas entre la diversidad de las formaciones, es decir, que la diversidad no contribuyó a diferenciar comunidades, esto pudiera sugerir que las comunidades están en un límite de diversidad impuesto por el ambiente.

Finalmente, podemos decir que el ordenamiento con el Análisis de Correspondencias produjo distorsión de los datos, la cual fue eliminada con el Análisis de Correspondencias Linearizado, que nos permitió asociar los ejes de ordenamiento con factores de hábitat. El Análisis Canónico de Correspondencias no mejoró los resultados obtenidos con el ACL, y sus resultados fueron semejantes a los producidos por éste.

Bibliografía Consultada

Andressen, R. y R. Ponte. 1973. Climatología e Hidrología. Estudio integral de las cuencas de los ríos Chama y Capazón. Subproyecto No II. Instituto de Geografía y Conservación de Recur. Nal., ULA-Mérida.

Aristeguieta, L. 1964. Flora de Venezuela, Compositae. Vol. X 1 y 2, Edición especial Instituto Botánico, Caracas.

Austin, M.P. 1987. Models for the analysis of species' response to enviromental gradients. *Vegetatio* 69:35-45.

Azócar, A. 1974. Análisis de las características de diferentes habitats en la formación páramo. Fac. Ciencias, Depto. de Biología, Universidad de Los Andes, Mérida, 73 p.

Azócar, A. y M. Monasterio, 1980a. Caracterización Ecológica del Clima en el Páramo de Mucubají. En M. Monasterio (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Azócar, A. y M. Monasterio, 1980b. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el páramo de Mucubají. En M. Monasterio (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Azócar, A. F. Rada, Y G. Goldstein 1988. Freezing tolerance in *Draba chionophylla*, an miniature caulescent rosette species. *Oecology*. 75:156-169.

Baruch, Z. 1979. Elevational differentiation in *Espeletia schultzi* (Compositae), a giant rosette plant of the venezuelan paramo. *Ecology*. 60(1): 85-98.

Baruch, Z. 1984. Ordination and Classification of Vegetation along an Altitudinal Gradient in the Venezuelan Páramos. *Vegetatio* 55:115-126.

Baruch, Z. y A. Smith 1979. Morphological and Physiological Correlates of Niche Breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andean. *Oecology*, 38:71-92.

Bormann, F. 1953. The statistical efficiency of sample plot size and shape in forest ecology. *Ecology* 34:447-487.

Bourdeau, Ph. F. 1953. A test of random versus systematic ecological sampling. *Ecology* 34:447-487.

Ezcurra, E. 1987. A comparison of Reciprocal Averaging and non-centred Principal component Analisis. *Vegetatio* 71:41-47.

Ezcurra, E. y C. Montaña. 1984. On the measurement of association between plant species and environmental variables. *Acta Ecológica Ecología Generalis*. Vol. 5, No 1, p. 21-33.

Fariñas, M. 1975. "Análisis de la Vegetación de Páramo. Ordenamiento y correlación con factores Edáfico-Climáticos". Facultad de Ciencias, ULA, Mérida., 164 p.

Fariñas, M. 1987. Etudes sur la Structure de La végétation des Páramos des Hautes Andes Tropicales de Venezuela. These d'Etat. Universidad de Montpellier, 224 p.

Fariñas, M. y M. Monasterio. 1980. "La Vegetación del Páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica". En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Gauch, H. & Whittaker, R. 1981. Hierarchical Classification Community Data. *Journal Ecology* 69:537-557.

Goldstein, G. y F. Meinzer 1983. Influence of Insulating Dead Leaves and Low Temperatures on Water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant, Cell & Environment*, 6:649-656.

Goldstein, G., F. Meinzer y M. Monasterio 1984. The role of capacitance in the water balance of andean giant rosette species. *Plant, Cell & Environment*, 7:179-186.

Gounot, M. 1969. *Méthodes D'étude Quantitative de la végétation*. Masson Paris, pag. 314.

Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. 2 ed. London, Buterworth.

Hedberg, I. & O. Hedberg (1979). Tropical-Alpine life forms of vascular plants. *Oikos* 33:297-307.

Hill, M.O. 1973. Reciprocal Averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecology* 61:237-249.

Hill, M.O. and Gauch, H.C. 1980. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42:47-58.

Magurran, A. 1983. *Ecological Diversity and its measurement*. Cambridge University Press. Great Britain.

Malagón, D. 1982. Evolución de Suelos en el Páramo Andino (noreste del edo. Mérida-Venezuela). Serie: Suelos y Clima, SC-56. Cidiat - Mérida, Venezuela.

Margalef, R. 1981. *Ecología*. Ed. Planeta. Barcelona, España. 253 p.

Matteucci, S. y Colma, A. 1982. Metodología para el estudio de la Vegetación. OEA. Washington, D.C.

May, R.M. 1975. Patterns of species abundance and diversity. In Cody M.L. and Diamond J.M. (Eds.): Ecology and Evolution of Communities. Harvard University Press, Cambridge, M.A. pp. 81-120.

McCune, B. 1987. Multivariate analysis on the PC-ORD System. Holcomb Research Institute, Butter University. Indianapolis, Indiana.

Minchin, P. 1987. An evaluation of the relative robustness of technique for ecological ordination. *Vegetatio* 69:89-107.

Monasterio, M. 1980a. Los Páramos Andinos como Región Natural. Características Biogeográficas Generales y Afinidades con otras Regiones Andinas. En M. Monasterio (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Monasterio, M. 1980b. Las Formaciones Vegetales de los Páramos de Venezuela. En M. Monasterio (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Monasterio, M. 1980c. El Páramo de Mucubají dentro del cuadro general de los Páramos Venezolanos. En M. Monasterio (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Monasterio, M. y S. Reyes, 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de Los Andes Venezolanos. En M. Monasterio (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Palmer, M. 1993. Putting thing in even better order: The advantages of Canonical Correspondence Analysis. *Ecology* 74:2215-2230.

Pereyra, J. y J. B. Castillo 1975. Manejo de suelos en Los Andes Venezolanos. Sociedad Venezolana de las Ciencias del Suelo. 1er Seminario Nacional de manejo de suelos. Barquisimeto, p. 35. Mimeografiado.

Pielou, E.C. 1984. The Interpretation of Ecological Data. A Primer on Classification. Public. John Wiley & Sons, New York.

Rada, F. 1983. Mecanismos de Resistencia a Temperaturas Congelantes en *Espeletia schultzii* y *Polylepis sericea*. Tesis de Maestría. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Rada, F. 1993. Ecofisiología de plantas de Los Andes Venezolanos. Seminario bibliográfico, Tesis de Doctorado, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Rada, F., G. Goldstein, A. Azócar y F. Meinzer 1985a. Freezing Avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell & Environment*, 8:501-507.

Rada, F., G. Goldstein, A. Azócar y F. Torres. 1987. Supercooling along an Altitudinal Gradient in *Espeletia schultzei*, a Caulescent Giant Rosette Species. *Journal of Experimental Botany*, 38(188):491-497.

Sarmiento, G., M. Monasterio, A. Azócar, E. Castellano, J. Silva. (1971). Estudio Integral de la Cuenca de los ríos Chama y Capazón. Subproyecto No III. Instituto de Geografía y Conservación de Recur. Nal., ULA-Mérida.

Sarmiento, G. 1986. Ecological Features of Climate in High Tropical Mountains. En F. Vuilleumier and M. Monasterio (Ed.): High Altitude Tropical Biogeography. Published by Oxford University Press and the American Museum of Natural History.

Silva, J. y G. Sarmiento 1976. Influencias de factores edáficos en la diferenciación de las sabanas. Análisis de Componentes Principales y su interpretación ecológica. *Acta Cient. Venezolana* 27:141-147.

Schubert, C. 1972. Suelo estriado, un tipo de suelo pautado en la Zona Periglacial de Los Andes Venezolanos. *Acta Científica Venezolana*, V. 23 pp. 108-114.

Schubert, C. 1973. Páramo La Culata, Estado Mérida: Glaciación del Pleistoceno Tardío. Boletín Informativo, Asociación Venezolana de Geología, Minería y Petróleo. Vol. 16.

Schubert, C. 1979. La Zona de Páramo: Morfología Glacial y Periglacial de Los Andes de Venezuela. En M.L. Salgado Laboriau (Ed.): El medio ambiente páramo. Centro de estudios avanzados IVIC. pp. 11-27.

Schubert, C. 1980. Aspectos Geológicos de Los Andes Venezolanos: historia, breve síntesis, el cuaternario y bibliografía. En M. Monasterio (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Smith, A. P. 1974. Bud Temperature in Relation to Nyctinastic Leaf Movement in an Andean Giant Rosette Plant. *Biotropica* 6: 263-266.

Sneath, P. & Sokal, R. 1973. Numerical Taxonomic. The principles and practice of Numerical Classification. W.H. Freeman and Company. San Francisco, U.S.

Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. Biometry. W.H. Freeman and Company, San Francisco. 766 p.

Squeo, F., F. Rada, A. Azócar y G. Goldstein 1991. Freezing Tolerance and Avoidance in high tropical andean plants: is it equally represented in species with different plants height?. *Oecology*, 86:378-382.

Suárez de G, A. 1990. Perfiles Ecológicos de algunas Especies Vegetales presentes en cinco tipos de comunidades en un sector de la Pica 8 de la Reserva Forestal de Caparo. Facultad de Ciencias Forestales, Centro de Estudios Forestales de Postgrado. ULA. Mérida, Venezuela.

Ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology* 67:1167-1179.

Ter Braak, C.J.F. y C. Prentice. 1988. A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research*. Vol. 18. Academic Press Inc. London.

Van Der Hammen, T. 1974. The Pleistocene Changes of Vegetation and Climate in Tropical South America. *Journal of Biogeography*. 1-3-26.

Vareschi, V. 1970. Flora de los páramos de Venezuela: Ed. del Rectorado. Universidad de Los Andes, Mérida, 429 p.

Walter, H. y H. Lieth. 1960. Klimadiagramm Weltatlas. VEB Gustav Fisher Verlag de Wa. Alemania.

Walter, H. y Medina, E. 1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*. Tomo XXIX, Nos. 119-240.

Anexo 1

LISTA DE LAS PLANTAS COLECTADAS Y OBSERVADAS EN UN SECTOR DE PARAMO CERCANO A LA CULATA

Simbología:

Frec - Frecuencias

Formas de vida: Según Vareschi (1970)

- 1 - Arboles (A)
- 2 - Arbustos (Ar)
- 3 - Arbustos enanos (Are)
- 4 - Caulirrosulas (C)
- 5 - Plantas de espalderas (PE)
- 6 - Plantas en ramilletes de florones (PR)
- 7 - Plantas en macollas (PM)
- 8 - Hierbas (H)
- 9 - Sufrútices (S)
- 10 - Geófitas (G)
- 11 - Plantas arrosetadas (PA)
- 12 - Plantas en cojin (PC)

Prueba: 1^{er} número de colección

B - Bienvenido Santana F.

* - vistas en el sitio, pero no colectada

Nota: Las muestras están depositadas en los herbarios de la Facultad de Ciencias Forestales y Farmacia y en la Facultad de Ciencias, en el laboratorio del Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales (CIELAT) de la Universidad de los Andes.

PLANTA	FREC.	FORMA	PRUEBA
HELECHOS			
<i>Helechol</i>	15	H	B-100
<i>Helecho2</i>	-	H	B-408
Acrostichiaceae			
<i>Elaphoglossum petiolatum</i> Urb.	30	H	B-109
<i>Elaphoglossum dombeyanum</i> Moore.	12	H	B-126
Lycopodiaceae			
<i>Lycopodium spurium</i> L.	25	S	B-185

<i>Lycopodium clavatum</i> L.	38	S	B-189
<i>Lycopodium</i> sp.1	8	S	B-138
<i>Lycopodium</i> sp.2	-	S	B-544
<i>Lycopodium venezuelanum</i> Hert.	2	S	B-289
Polypodiaceae			
<i>Polypodium moniliforme</i> Lag.	2	H	B-215b
Pteridaceae			
<i>Jamesonia canescens</i> Kze.	8	H	B-308
<i>Jamesonia imbricata</i> HK. et Grev.	48	H	B-104
ANGIOSPERMAE			
MONOCOTYLEDONAE			
Cyperaceae			
<i>Carex bomplandii</i> Kunth.	57	PM	B-7
Juncaceae			
<i>Luzula racemosa</i> Desv.	25	PM	B-168
Orchidaceae			
<i>Altensteinia palacea</i> Kunth.	8	G	B-87
Poaceae			
<i>Aciachne pulvinata</i> Benth.	34	PC	B-429
<i>Aciachne musciformis</i> Pl. et trial	34	PC	B-429b
<i>Aeopogon cenchroides</i> H.B. ex Willd.	-	H	B-30
<i>Agrostis meridensis</i> Luces.	12	PM	B-27
<i>Agrostis toluensis</i> H.B.K.	39	PM	B-21
<i>Agrostis trichodes</i> (H.B.K.) Roem. et Schult.	59	PM	B-3
<i>Bromus pitensis</i> H.B.K.	-	PM	B-397
<i>Calamagrostis bogotensis</i> (Pilger.) Pilger.	5	PM	B-327
<i>Calamagrostis pittieri</i> Hack.	89	PM	B-18
<i>Calamagrostis trichophylla</i> Pilger	56	PM	B-123
<i>Cortaderia nitida</i> Pilg.	11	PM	B-547
<i>Danthonia sucundiflora</i> Presl.	11	PM	B-14
<i>Festuca toluensis</i> H.B.K.	3	PM	B-187
<i>Poa pauciflora</i> Roem et Schult.	26	PM	B-255
<i>Poa petrosa</i> Swallen	30	PM	B-113
<i>Stipa annua</i> Mez.	38	PM	B-12
<i>Stipa mexicana</i> Hitchc.	72	PM	B-1
<i>Stipa mucronata</i> H.B.K. H	-	PM	B-427
<i>Trisetum irazuense</i> (Kunth.) Hitchc.	7	PM	B-358
DICOTYLEDONAE			
Asteraceae			
<i>Baccharis tricuneata</i> (Lf.) Pes.	59	Ar	B-119
<i>Bidens triplinervia</i> H.B.K. var. <i>macrantha</i> (Nedd.) Scherff.	39	H	B-416

<i>Coniza filaginoides</i> Hieron	18	H	B-2
<i>Espeletia atropurpurea</i> A. C. SM.	-	C	B-567
<i>Espeletia schultzii</i> Wedd.	100	C	*
<i>Espeletia spicata</i> Wedd.	5	C	B-309
<i>Eupatorium</i> sp1.	26	Ar	B-96
<i>Eupatorium</i> sp.	2	Ar	B-241
<i>Gnaphalium americanum</i> Miller	11	PA	B-97
<i>Gnaphalium antenaroides</i> DC.	31	PA	B-31
<i>Gnaphalium baudiyanum</i> DC.	7	H	B-165
<i>Gnaphalium meridanum</i> Aristeguieta	21	PA	B-52
<i>Gnaphalium moritzianum</i> Aristeguieta	7	H	B-163
<i>Gnaphalium</i> sp. (1)	3	H	B-257
<i>Gnaphalium</i> sp. (2)	3	H	B-457
<i>Gynoxis</i> sp.	3	A	B-579
<i>Hieratium frigidum</i> Wedd.	34	PA	B-120
<i>Hinterhubera ericoides</i> Wedd.	34	Are	B-127
<i>Hypochoeris setosus</i> Rusb.	34	PA	B-24
<i>Lucilia longifolia</i> Cuatr. et Arist.	69	PA	B-11
<i>Lucilia radians</i> (Benth) Cuatrec.	16	PA	B-17
<i>Oritrophium paramensis</i> (Aristeg. & Cuatrec.) Aristeg.	62	PA	B-9
<i>Oxylobus glanduliferus</i> Gray	5	Ar	B-107
<i>Senecio formosus</i> H.B.K.	16	H	B-468
<i>Senecio greenmanianus</i> Hieron	2	H	B-125
<i>Senecio</i> sp. (1)	-	H	B-180
<i>Senecio</i> sp. (2)	-	H	B-202b
<i>Stevia lucida</i> Lag.	16	Ar	B-256
<i>Taraxacum officinale</i> Web.	3	PA	B-592
Campanulaceae			
<i>Lobelia tenera</i> H.B.K.	39	H	B-16
Cariophyllaceae			
<i>Arenaria musciformis</i> Pl. et trial	39	PC	B-35
Crassulaceae			
<i>Echeveria venezuelensis</i> Rose	15	S	*
Klaocarpaceae			
<i>Vallea stipularis</i> Mutis.	2	A	B-140
Kricaceae			
<i>Pernettya elliptica</i> D.C.	84	Ar	B-70
<i>Pernettya prostata</i> Sleu.	16	PE	B-102
Gentianaceae			
<i>Gentiana viridis</i> Griseb.	-	H	B-192b
Geraniaceae			
<i>Geranium meridense</i> Pitt.	85	H	B-43
<i>Geranium</i> sp.1	31	H	B-115
Hypericaceae			
<i>Hypericum</i> sp.	-	Are	B-32

<i>Hypericum laricoides</i> Gleas.	41	Are	B-44
<i>Hypericum brathys</i> SM.	38	Are	B-94
<i>Hypericum laricifolium</i> Juess.	41	Are	B-101
Indeterminadas			
Ind. <i>asteraceae</i> 1	2	Ar	B-155
Ind. <i>asteraceae</i> 2	2	Ar	B-530b
Ind. <i>arbusto esteril</i>	2	Ar	B-106
Ind. <i>gesneria</i>	-	Ar	B-473
Ind. <i>monnina</i>	2	Ar	B-254
Ind. <i>lirio</i> 1	3	G	B-307
Ind. <i>lirio</i> 2	16	G	B-336
Ind. <i>peluda</i>	2	H	B-303b
Ind. <i>polygala</i>	2	Ar	B-474
Iridaceae			
<i>Orthosanthus chimboracensis</i> Bak.	64	G	*
<i>Sisyrinchium tinctorum</i> H.B.K.	49	G	B-13
Labiatae			
<i>Stachys venezuelana</i> Briq.	3	H	B-61
Melastomataceae			
<i>Castratella piloselloides</i> Naud	2	H	B-615b
<i>Chaetolepis alpestris</i> Trian.	46	Ar	*
Onagraceae			
<i>Oenothera cuprea</i> Schl.	33	PA	B-27
Oxalidaceae			
<i>Oxalis tabacomansensis</i> Knuth.	7	G	B-236
Papilionaceae			
<i>Lupinus paniculatus</i> Desr.	15	S	B-312
Piperaceae			
<i>Peperomia microphylla</i> H.B.K.	3	H	B-444
<i>Peperomia peruviana</i> Dahl.	5	G	B-39
<i>Peperomia vareschii</i> Yun.	3	H	B-161
Plantaginaceae			
<i>Plantago linearis</i> Will.	2	H	B-621
Polygonaceae			
<i>Rumex acetosella</i> L.	43	H	B-69
<i>Muehlenbeckia tamnifolia</i> Meissn.	-	Ar	B-258
Polygalaceae			
<i>Monnina meridensis</i> R. et Lind.	-	Ar	B-42
Ranunculaceae			
<i>Ranunculus praemorsus</i> DC.	2	H	B-50

Rosaceae

<i>Acaena cilindrostachya</i> R. et P.	95	PA	*
<i>Acaena elongata</i> R. et P.	10	S	*
<i>Hesperomeles lanuginosa</i> Hook.	2	PE	B-613
<i>Hesperomeles pernettyoides</i> Wedd.	23	PE	B-128
<i>Lachemilla aphanoides</i> L. s. lat.	8	H	B-22
<i>Lachemilla fulvescens</i> Rothm	39	H	B-56
<i>Lachemilla polylepis</i> (Wedd.) Rothm	3	Are	B-362

Rubiaceae

<i>Arcytophyllum caracasenum</i> (H.B.K.) Schul.	44	Ar	B-111
<i>Nertera depressa</i> Bks. et. Sold.	3	H	B-319
<i>Relbunium hypocarpium</i> Hemsl.	48	H	B-121

Saxifragaceae

<i>Ribes canescens</i> Pitt.	3	Ar	B-244
<i>Escallonia tortuosa</i> H.B.K.	2	A	B-610

Scrophulariaceae

<i>Bartsia laniflora</i> Benth.	13	S	B-156
<i>Castilleja fissifolia</i> L. f.	30	S	B-501

Umbelliferae

<i>Apium leptophyllum</i> F. Muell.	3	PA	B-167
<i>Eryngium humile</i> Cav.	5	H	B-59

Violaceae

<i>Hybanthus parviflorus</i> Land.	3	PR	B-36
------------------------------------	---	----	------

Anexo 2

Clave número de especies encontradas en los 61 censos realizados

1 Espsch <i>Espeletia schultzei</i>	55 Eladom <i>Elaphoglossum dombellanum</i>
2 Calpit <i>Calamagrostis pittieri</i>	56 Valsti <i>Vallea stipularis</i>
3 Stimex <i>Stipa mexicana</i>	57 Hesper <i>Hesperomeles pernettyoides</i>
4 Oencup <i>Oenothera cuprea</i>	58 Perpro <i>Pernettya prostrata</i>
5 Agrtri <i>Agrostis trichodes</i>	59 Luzrac <i>Luzula racemosa</i>
6 Pepper <i>Peperomia peruviana</i>	60 Hineri <i>Hinterhubera ericoides</i>
7 Carbow <i>Carex bomplandii</i>	61 Gnamor <i>Gnaphalium moritzianum</i>
8 Oripar <i>Orytriphium paramensis</i>	62 Acaelo <i>Acaena elongata</i>
9 Luclon <i>Lucilia longuifolia</i>	63 Gnabau <i>Gnaphalium baudilladanum</i>
10 Hypset <i>Hypochoeris setosus</i>	64 Barlan <i>Bartsia laniflora</i>
11 Lucrad <i>Lucilia radians</i>	65 Aster2 <i>Ind. 2</i>
12 Systin <i>Sisyrinchium tinctorium</i>	66 Geran1 <i>Geranium 1</i>
13 Confil <i>Coniza filaginoides</i>	67 Poapau <i>Poa pauciflora</i>
14 Liriol	68 Aster3 <i>Ind. 3</i>
15 Rumase <i>Rumex acetosella</i>	69 Calbog <i>Calamagrostis bogotensis</i>
16 Acacil <i>Acaena cilindrostachya</i>	70 Echven <i>Echeveria venezuelensis</i>
17 Gnaant <i>Gnaphalium antenaroides</i>	71 Acipul <i>Aciachna pulvinata</i>
18 Lacaph <i>Lachemilla aphanoides</i>	72 Festol <i>Festuca toluensis</i>
19 Germer <i>Geranium meridense</i>	73 Lycspu <i>Lycopodium spurium</i>
20 Dansec <i>Danthonia secundiflora</i>	74 Lyccla <i>Lycopodium clavatum</i>
21 Arenus <i>Arenaria musciforae</i>	75 Espspi <i>Espeletia spicata</i>
22 Stiann <i>Stipa annua</i>	76 Arbus1 <i>Ind. 4</i>
23 Ortchi <i>Orthosanthus chimboracensis</i>	77 Oxatab <i>Oxalis tabaconensis</i>
24 Luppan <i>Lupinus paniculatus</i>	78 Eupat2 <i>Eupatorium sp2</i>
25 Eryhum <i>Eryngium humile</i>	79 Senfor <i>Senecio formosus</i>
26 Bidtri <i>Bidens triplinervia</i>	80 Pepvar <i>Peperomia vareschii</i>
27 Triira <i>Trisetum irazuense</i>	81 Gnaph1 <i>Gnaphalium spl</i>
28 Hyplar <i>Hypericum laricoides</i>	82 Monnin <i>Ind. 5</i>
29 Lacful <i>Lachemilla fulvescens</i>	83 Cornit <i>Cortaderia nitida</i>
30 Perell <i>Pernettya elliptica</i>	84 Lirio2 <i>Ind. 6</i>
31 Altoal <i>Altensteinia palacea</i>	85 Plalin <i>Plantago linearis</i>
32 Agrmer <i>Agrostis meridensis</i>	86 Jamcan <i>Jamesonia canescens</i>
33 Relhip <i>Relbunium hypocarpium</i>	87 Polmon <i>Polypodium moniliformis</i>
34 Elapet <i>Elaphoglossum petiolatum</i>	88 Ranpra <i>Ranunculus praemorsus</i>
35 Jamimb <i>Jamesonia imbricata</i>	89 Staven <i>Stachys venezuelana</i>
36 Chaalp <i>Chaetolepis alpestris</i>	90 Taroff <i>Taraxacum officinalis</i>
37 Oxigla <i>Oxilobus glanduliferus</i>	91 Lacpol <i>Lachemilla polylepis</i>
38 Steluc <i>Stevia lucida</i>	92 Pecmyc <i>Peperomia mycophylla</i>
39 Poapet <i>Poa petrosa</i>	93 Hyboar <i>Hybanthus parviflorus</i>
40 Arccar <i>Arcytophyllum caracasana</i>	94 Polyga <i>Ind. 7</i>
41 Lycspl <i>Lycopodium spl</i>	95 Gnaph2 <i>Gnaphalium sp2</i>
42 Hyefri <i>Hieratium frigidum</i>	96 Nerter <i>Nertera sp.</i>
43 Casfis <i>Castilleja fissifolia</i>	97 Apilep <i>Apium leptophyllum</i>
44 Hypbra <i>Hypericum brathys</i>	98 Ribcan <i>Ribes canescens</i>
45 Gnamer <i>Gnaphalium meridanum</i>	99 Gynoxi <i>Gynoxis sp.</i>
46 Eupspl <i>Eupatorium spl</i>	100 Peluda <i>Ind. 8</i>
47 Lobtem <i>Lobelia tenera</i>	101 Hyper1 <i>Hypericum spl</i>
48 Hylarf <i>Hypericum laricifolium</i>	102 Heslan <i>Hesperomele lanuginosa</i>
49 Gnaame <i>Gnaphalium americanum</i>	103 Espino <i>Ind. 9</i>
50 Ractri <i>Baccharis tricuniata</i>	104 Heleh2 <i>Helecho 2</i>
51 Caltri <i>Calamagrostis trichophylla</i>	105 Escato <i>Escalonia tortuosa</i>
52 Heleh1 <i>Helecho 1</i>	106 Eryhum <i>Eryngium humboldtii</i>
53 Sengre <i>Senecio greenmanianus</i>	107 Lycven <i>Lycopodium venezolanum</i>
54 Agrtol <i>Agrostis toluensis</i>	

Anexo 3

Clave número de especies usadas en los ordenamientos de vegetación

- | | |
|--|---|
| 1 Espsch <i>Espeletia schultzei</i> | 34 Poapet <i>Poa petrosa</i> |
| 2 Calpit <i>Calamagrostis pittieri</i> | 35 Arccar <i>Arcytophyllum caracasana</i> |
| 3 Stimex <i>Stipa mexicana</i> | 36 Lycspl <i>Lycopodium spl</i> |
| 4 Dencup <i>Denothera cuprea</i> | 37 Hyefri <i>Hieratium frigidum</i> |
| 5 Agrtri <i>Agrostis trichodes</i> | 38 Casfis <i>Castilleja fissifolia</i> |
| 6 Carbow <i>Carex bomplandii</i> | 39 Hypbra <i>Hypericum brathys</i> |
| 7 Dripar <i>Dritrophiun paramensis</i> | 40 Gnaamer <i>Gnaphalium meridanum</i> |
| 8 Luclon <i>Lucilia longuifolia</i> | 41 Eupspl <i>Eupatorium spl</i> |
| 9 Hypset <i>Hypochoeris setosus</i> | 42 Lobtem <i>Lobelia tenera</i> |
| 10 Lucrad <i>Lucilia radicans</i> | 43 Hylarf <i>Hypericum laricifolium</i> |
| 11 Systin <i>Sisyrinchium tinctorium</i> | 44 Gnaame <i>Gnaphalium americanum</i> |
| 12 Confil <i>Coniza filaginoides</i> | 45 Bactri <i>Baccharis tricuniata</i> |
| 13 Rumase <i>Rumex acetosella</i> | 46 Caltri <i>Calamagrostis trichophylla</i> |
| 14 Acacil <i>Acaena cilindrostachya</i> | 47 Helehl <i>Helecho l</i> |
| 15 Gnaant <i>Gnaphalium antenaroides</i> | 48 Agrtol <i>Agrostis toluensis</i> |
| 16 Lacaph <i>Lachemilla aphanoides</i> | 49 Eladom <i>Elaphoglossum dombellanum</i> |
| 17 Germer <i>Geranium meridense</i> | 50 Hesper <i>Hesperomeles pernettyoides</i> |
| 18 Dansec <i>Danthonia secundiflora</i> | 51 Perpro <i>Pernettya prostrata</i> |
| 19 Arenus <i>Arenaria musciforme</i> | 52 Luzrac <i>Luzula racemosa</i> |
| 20 Stiann <i>Stipa annua</i> | 53 Hineri <i>Hinterhubera ericoides</i> |
| 21 Ortchi <i>Orthosanthus chimboracensis</i> | 54 Acaelo <i>Acaena elongata</i> |
| 22 Luppan <i>Lupinus paniculatus</i> | 55 Barlan <i>Bartsia laniflora</i> |
| 23 Bidtri <i>Bidens triplinervia</i> | 56 Gerani <i>Geranium l</i> |
| 24 Hyplar <i>Hypericum laricoides</i> | 57 Poapau <i>Poa pauciflora</i> |
| 25 Lacful <i>Lachemilla fulvescens</i> | 58 Echven <i>Echeveria venezuelana</i> |
| 26 Ferell <i>Pernettya elliptica</i> | 59 Acioul <i>Aciachne pulvinata</i> |
| 27 Altpal <i>Altensteinia palacea</i> | 60 Lycspu <i>Lycopodium spurium</i> |
| 28 Agrmer <i>Agrostis meridensis</i> | 61 Lyccla <i>Lycopodium clavatum</i> |
| 29 Relhip <i>Relbunium hypocarpium</i> | 62 Senfor <i>Senecio formosus</i> |
| 30 Elapet <i>Elaphoglossum petiolatum</i> | 63 Cornit <i>Cortaderia nitida</i> |
| 31 Jamimb <i>Jamesonia imbricata</i> | 64 Lirio2 <i>Ind. 6</i> |
| 32 Chaalp <i>Chaetolepis alpestri</i> | 65 Jamcan <i>Jamesonia canescens</i> |
| 33 Steluc <i>Stevia lucida</i> | |