

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES.  
FACULTAD DE CIENCIAS.  
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLOGICAS (ICAE).  
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL

**Definición de comunidades arbóreas asociadas a sitios  
específicos en una Selva Nublada de  
Los Andes venezolanos**

**Tesis de Maestría en Ecología Tropical**

**Jurados:**

Dr. Teresa Schwarzkopf  
Dr. Miguel Plonzack.  
Dr. José Lozada.

**Autora :**

Ing For. Leodegar Quiroz  
Tutor : Prof. Mario Fariñas  
Co-tutor: Prof. Wilfredo Franco

**Mérida, 2010**



**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES.  
FACULTAD DE CIENCIAS.  
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLOGICAS (ICAE).  
POSTGRADO DE ECOLOGIA TROPICAL**



**Definición de comunidades arbóreas asociadas a sitios  
específicos en una Selva Nublada de Los Andes  
venezolanos**

**Tesis de Maestría en Ecología Tropical**

**Autora : Ing For. Leodegar Quiroz  
Tutor : Prof. Mario Fariñas  
Co-tutor: Prof. Wilfredo Franco**

**Mérida, 2010**

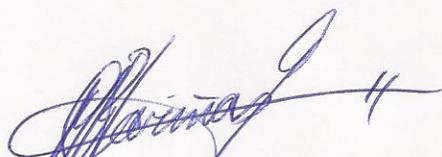
## VEREDICTO

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 el **Trabajo de Grado de Maestría** presentado por **Leodegar Margarita Quiroz Sandoval**, realizado bajo la tutoría del Dr. **Mario Fariñas** y la cotutoría del Dr. **Wilfredo Franco** presentado como requisito parcial para optar al título de **Magíster Scientiae en Ecología Tropical**, que se titula:

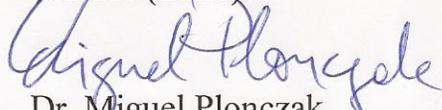
### “Definición de Comunidades Arbóreas Asociados a Sitios Específicos en la Selva Nublada de Los Andes Venezolanos”

Hacen constar lo siguiente:

**PRIMERO:** que hoy 29 de octubre de 2010 a las 2:30 p.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Mario Fariñas. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 3:00 p.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado de Maestría presentado a requerimiento del jurado en el Salón A-10 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó a la 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 y discusión, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el Trabajo de Grado de Maestría a nuestra consideración.



Dr. Mario Fariñas  
Jurado (Tutor)



Dr. Miguel Plonczak  
Jurado



Dra. Teresa Schwarzkopf  
Jurado



Dr. José Lozada  
Jurado

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) de la Facultad de Ciencias y al Postgrado en Ecología Tropical, por la oportunidad recibida de ampliar mi formación académica.

Al Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal (INDEFOR) de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes, por su amplio apoyo para el trabajo de campo en la Estación Experimental San Eusebio, en la oficina y laboratorio, y, muy especialmente, al Grupo de investigación GIMEFOR, por su apoyo institucional y permanente estímulo.

A FUNDACITE-MERIDA, institución que financió el trabajo de campo a través del Proyecto CF-Nro. 09-06 (2009).

Al Herbario MER de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales por su colaboración en la identificación de las muestras botánicas y en la revisión de la Lista de Especies, en las personas de los profesores Remigio Guevara, Enrique Gamez, Gilberto Morillo y Henry Rodríguez.

Al tutor, Dr. Mario Fariñas, por su apoyo incondicional, sus enseñanzas y su extraordinaria paciencia a lo largo del complejo y, en ocasiones difícil, proceso de ejecución y redacción de la Tesis. Mis infinitas gracias por su generosidad al compartir sus conocimientos, por su confianza ofreciendo muchas oportunidades para finalizar con éxito la Tesis, y por su inmensa calidad humana.

Al cotutor, Dr. Wilfredo Franco, por su dirección académica y su apoyo en la realización del trabajo a través de la incorporación de la Tesis a su proyecto de investigación en el Bosque Universitario San Eusebio. De corazón gracias por las horas infinitas de trabajo y asesoría en los temas suelos, dinámica hídrica y sitio.

A los jurados: Teresa Schwarzkopf, Miguel Plonczak y Jose Lozada que con sus recomendaciones y sugerencias, hicieron un valioso aporte a la Tesis.

A los profesores: Ernesto Arends, Domingo Sánchez, Alberto Villareal, Argenis Mora, Leonardo Lugo, Vicente Garay, Lino Valera, Remigio Guevara, Omar Carrero; por sus consejos académicos,

colaboración y palabras de estímulo durante mi permanencia en el INDEFOR. Mil gracias, con ustedes fue posible y fácil el camino.

Igualmente deseo expresar mi reconocimiento a los profesores y profesoras del ICAE, Michelle Ataroff, Fermin Rada, Lina Sarmiento, Dimas Acevedo, Maximina Monasterio, Liccia Romero, Carlos Garcia, Juan Silva, Rigoberto Andressen y Pascual Soriano, de quienes recibí formación y conocimientos, al igual que apoyo y amistad.

A Idalba Guadua y Nancy Gavidia del ICAE, por su constante estímulo y su amistad desde el inicio de mi postgrado.

A mi amigo, profesor jubilado Nicolas Garcia, por su apoyo logístico y en el trabajo de campo, y por su amistad y estímulo constante. Gracias por tanta hospitalidad y confianza. Igualmente por su amistad y colaboración a los Ing.For.: Yenny Rangel y Dimas Hernández.

Al personal de la Estación del Bosque Universitario San Eusebio, baqueanos forestales, señores Ignacio Dugarte, Edecio Rivas Angulo, Francisco Dugarte, Dany Dugarte y Anselmo Dugarte, quienes con su esfuerzo y colaboración personal, mas allá de sus obligaciones, hicieron posible el levantamiento de campo.

A mi amiga, por su apoyo incondicional y gran amistad, cultivada desde su postgrado, siempre presente en cada peldaño. Gracias Mary Fernández.

Gracias a **DIOS** que a través de la Selva Nublada, su infinita belleza y su magia me indico el camino para culminar con éxito este hermoso sueño.

A mis valores y afectos; unos presentes otros ausentes, que motivaron el deseo de continuar la formación académica.

Es solo un peldaño más. Gracias mil a todos.

## RESUMEN

Se estudió la selva nublada andina, ecosistema forestal tropical adaptado al relieve accidentado y variable, y al clima húmedo estacional propio de los Andes septentrionales, con el objetivo de intentar diferenciar comunidades arbóreas asociadas a condiciones de sitio, mediante la aplicación de métodos numéricos en el análisis del inventario de 36 parcelas de 1.000 m<sup>2</sup>, que incluyó 180 submuestras de 20 m<sup>2</sup> para el estudio del sotobosque. El muestreo fue estratificado en base a cuatro clases de pendiente e incluyó variables cuantitativas de sitio: *altitud*, *pendiente*, *profundidad del suelo bien drenado*, *profundidad del estrato gravoso-pedregoso* y *espesor del horizonte A1*, y variables de sitio cualitativas: *posición topográfica*, *tipo de mantillo orgánico* y *definición del sitio en base a la hidromorfía del perfil de suelo* (sitios del 1 al 5). El procesamiento de datos se realizó mediante análisis multivariante usando el programa PC-ORD. Para los análisis de clasificación (método de Ward y distancia euclidiana relativa) y ordenamiento (Análisis de Correspondencia Linealizado, ACL) se utilizaron las matrices de *abundancia*, *índice de valor de importancia* (IVI) y *dominancia* (área basal) de las especies arbóreas, como matriz principal, y la matriz de las variables ambientales cuantitativas, como matriz secundaria.

La clasificación de la vegetación en base a la Dominancia generó cuatro comunidades arbóreas, determinándose que los promedios de *profundidad del estrato gravoso-pedregoso* (*Pgrav60*,  $P = 0,001$ ) y de la *pendiente* (*Pend%*,  $P = 0,005$ ) resultaron significativamente diferentes entre los grupos de parcelas. El test de Duncan diferenció las comunidades *Retrophyllum rospigliosii* (1) y *Alchornea grandiflora-Ladenbergia undata* (2) de las comunidades *Eschweilera tenax - Clusia rosea-Podocarpus oleifolius* (3) y *Hieronyma fendleri - Billia rosea* (4) en base a estas variables. Asimismo, la variable *profundidad del suelo bien drenado* (*Drenal*) permitió diferenciar a las dos primeras comunidades, en conjunto, de cada una de las dos últimas. Del mismo modo, las comunidades en base a la Dominancia resultaron significativamente diferentes (ANOVA) al comparar la media del número de árboles en varias categorías de altura (estructura vertical). Ello no fue el caso de las clasificaciones en base a la Abundancia y al IVI.

Las dos primeras comunidades resultaron asociadas preponderantemente a las condiciones de sitio 1 y 2 en media ladera (mayor pendiente, mejor drenaje y mayor superficialidad del estrato gravoso-pedregoso), mientras que las dos últimas resultaron casi exclusivamente restringidas a las condiciones de sitio 3 y 4, en cima, base de vertiente y fondo de valle (menor pendiente, drenaje restringido la mayor parte de la temporada de lluvias -de abril a noviembre-, y mayor profundidad del estrato gravoso-pedregoso). Los resultados sugieren que la Dominancia es el atributo más efectivo para generar agrupamientos de parcelas con relaciones determinantes con variables ambientales, e igualmente sugieren la existencia de un gradiente compuesto dominado por la *altitud* (relacionada con la posición relativa desde la base al tope de las vertientes), con el cual aumenta la *profundidad del estrato gravoso* y se reduce la *pendiente*; muestran además, que la *pendiente* y la *profundidad del suelo bien drenado* se correlacionan de forma curvilínea con el Eje 1 del ordenamiento (ACL) de la vegetación, variables que alcanzan valores máximos a altitudes intermedias (medias laderas empinadas), y mínimos a las altitudes mínima (base de vertiente) y máxima (cima) a lo largo de las vertientes. Dicho gradiente se pone de manifiesto en el ordenamiento (gráfico) de las especies arbóreas, resultando conjuntos de especies según la Dominancia, que pudieran considerarse característicos de *sitios/posiciones topográficas* definidos.

El estudio del sotobosque, incluyendo la regeneración de las especies arbóreas, sugiere poca relación de esa vegetación de las variables ambientales consideradas. Asimismo, muestra que la composición florística actual debería mantenerse en el futuro gracias a la regeneración existente. Sólo *Weinmania jahnii* parece haber reducido su presencia en los últimos 50 años.

**Palabras claves:** selva nublada, análisis multivariante, diversidad, asociación de especies, variables de sitio.

## ABSTRACT

The differentiation of tree species communities in relation with site conditions in a cloud forest of the Venezuelan Andes was the main goal of the study. For that purpose, the inventory of 36 plots 1000 m<sup>2</sup> each, which included 180 underground vegetation subplots (20 m<sup>2</sup>) were processed using the PC-ORD program. Plots were established in accordance with four slope classes. Site characterization included slope inclination (%), altitude (m), depth in cm of well-drained soil, depth in cm of high gravel content and depth of A1 horizon, and additionally, qualitative descriptions of topographic position, organic layer and soil site water dynamic (hydromorphic soil site). Data processing included classification (Ward's method and relative Euclidian distance) and ordination (Principal Component Analysis, PCA) based on Abundance (ind/ha), Importance Value Index (IVI) and Dominance (m<sup>2</sup>/ha) as main matrix and site variables as secondary matrix. The classification of the vegetation produced four tree species communities, whose average values of *depth of high gravel content*, and *slope inclination* were significantly different. Duncan test showed that communities *Retrophyllum rospigliosii* (1) and *Alchornea grandiflora-Ladenbergia undata* (2) were different from the other two communities *Eschweilera tenax - Clusia rosea- Podocarpus oleifolius* (3) and *Hieronyma fendleri - Billia rosea* (4). Furthermore, the *depth of well-drained soil* differentiated the first two communities from each one of the others. Underground vegetation did not show any relationship with site variables. No changes are expected in forest species composition in the foreseeable future since most of the species are present in the underground vegetation. Therefore, *Weinmania jahnii* seems to have reduced its presence in the last 50 years.

**Key words:** *cloud forest, multivariate analysis, tree species communities, site variables.*

## INDICE

	<b>Pág</b>
AGRADECIMIENTOS	
RESUMEN	
ABSTRACT	
LISTA DE CUADROS	i
LISTA DE FIGURAS	iv
<b>CAPÍTULO I</b>	<b>1</b>
INTRODUCCION	1
1.1. La Selva Nublada	1
1.2. Hipótesis	6
1.3. Objetivos	6
1.3.1. General	6
1.3.2. Específicos	6
<b>CAPÍTULO II</b>	<b>8</b>
ANTECEDENTES EN LA CLASIFICACIÓN DE LA VEGETACIÓN Y LOS SITIOS DEL BUSE	8
2.1. Antecedentes en la Clasificación de la Vegetación	8
2.2. Caracterización de sitios en el BUSE y su relación con la vegetación	15
<b>CAPÍTULO III</b>	<b>23</b>
MATERIALES Y MÉTODOS	23
3.1. Sitio de Estudio	23
3.1.1. Localización	23
3.1.2. Geología y Suelos	23
3.1.3. Clima	29
3.1.4. Vegetación	31
3.2. Métodos	32
3.2.1. Levantamiento de la Vegetación	32
3.2.2. Levantamiento de información sobre los Sitios	34
3.2.3. Procesamiento inicial de los Datos	37
3.2.4. Análisis Multivariante	38
3.2.5. Estimación de la Diversidad	41
3.2.6. Diferenciación de Comunidades	42
<b>CAPÍTULO IV</b>	<b>44</b>
RESULTADOS Y ANÁLISIS DE LA VEGETACIÓN ARBÓREA	44

4.1. Caracterización de los Sitios	44
4.2. Caracterización de la Vegetación	46
4.3. Efectos del Inventario a partir de 5cm dap sobre los Resultados	51
4.4. Clasificación de la vegetación	51
4.4.1. Clasificación en base a la Abundancia de las Especies	51
4.4.2. Clasificación en base al Índice de Valor de Importancia de las Especies (IVI)	55
4.4.3. Clasificación en base a la Dominancia de las Especies	60
4.5. Ordenamiento de la Vegetación	68
4.5.1. Ordenamiento en base a la Abundancia	68
4.5.2. Ordenamiento en base al Índice de Valor de Importancia (IVI)	72
4.5.3. Ordenamiento en base a la Dominancia	79
4.6. Diferenciación de Comunidades	85
4.7. Frecuencia de las Especies (Matriz Presencia/Ausencia)	87
4.8. Condiciones de Sitio de las Comunidades diferenciadas	91
4.9. Óptimo de las Especies	94
4.10. Diversidad	97
4.10.1. Estimación de la Diversidad Alfa de las Comunidades definidas	97
4.10.2. Coeficiente de Mezcla y Relación Especies – Área	97
<b>CAPÍTULO V</b>	100
RESULTADOS Y ANÁLISIS DEL SOTOBOSQUE	100
5.1 Composición y Densidad del Sotobosque	100
5.2 Clasificación de la Vegetación del Sotobosque	102
5.3 Ordenamiento de la Vegetación del Sotobosque	107
<b>CAPTULO VI</b>	111
DISCUSIÓN	111
6.1 Caracterización de los Sitios y la Vegetación	111
6.2. Distribución del Óptimo de las Especies según las Condiciones de Sitio	117
6.3. Diferenciación y Comparación de Comunidades Arbóreas	118
6.4. Estructura y Composición Florística de las Comunidades diferenciadas	120
6.5. Comparación con Tipos de Bosque propuestos previamente	121
6.6. Condiciones de Sitio de las Comunidades Arbóreas	122
6.7. Diversidad y Estructura Vertical de las Comunidades	123
6.8. El Sotobosque y la Regeneración de Especies Arbóreas	125
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	127
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.	130
ANEXOS	135

Lista de Especies	135
Parcelas y principales Variables Ambientales y de la Vegetación por Sitio	138
Cuadros Estadística	139

<b>LISTA DE CUADROS</b>	<b>Pág</b>
2.1. Síntesis Tipos de Bosque de Hetsch y Hoheisel (1976)*	11
2.2.a. Grupo I-Especies Generalistas	12
2.2.b. Grupo II-Especies Localistas	13
2.3. Síntesis de los tipos de bosque de Bockor (1978)	14
2.4. Descripción interpretativa de los “sitios” de la hidrosecuencia propuesta por Hetsch y Hoheisel (1976).	18
2.5. Leyenda del Mapa de Sitios del Bosque Universitario San Eusebio Valcarcel (1982)	22
3.1. Nomenclatura de la Vegetación del área de estudio (BUSE), según varios autores	31
3.2. Localización geográfica de las parcelas en el BUSE	32
4.1. Promedios de las variables ambientales, según las clases de pendiente	44
4.2. Promedios de las variables ambientales, según la posición topográfica	45
4.3. Promedios de dominancia y abundancia según el sitio y las variables ambientales en la Selva Nublada de San Eusebio (dap $\geq$ 5 cm)	47
4.4. Máximos de dominancia de las principales especies, con indicación de variables ambientales	48
4.5. Máximos valores de IVI con indicación de especies y variables ambientales	49
4.6. Diversidad Gamma de la vegetación (Números de Hill) en el rango altitudinal 2.255-2.410 m.s.n.m en San Eusebio	50
4.7. Las 9 especies más abundantes en la muestra de 3,6 ha. (ind/ha, dap $\geq$ 5 cm)	50
4.8. Promedios de abundancia de las especies en las parcelas de los grupos del dendrograma (ind/ha, dap $\geq$ 5). (Nombre botánico y código).	53
4.9. Estructura vertical de las comunidades en base a la abundancia	54
4.10. Media, número de parcelas y desviación estándar de las variables ambientales en las comunidades diferenciadas en base a la Abundancia	55
4.11. Promedios de IVI de las especies en las parcelas de los grupos del dendrograma	57
4.12. Estructura vertical de las comunidades diferenciadas en base al IVI	58
4.13a. Media, número de parcelas y desviación estándar de las variables ambientales en las	59

comunidades diferenciadas en base al IVI	
4.13b. ANOVA Grupos Cluster en base al IVI	60
4.14. Comparación entre los agrupamientos de parcelas generados por el análisis de clasificación en base a la Dominancia y al IVI	62
4.15. Promedios de dominancia de las especies en las parcelas de los grupos del dendrograma, con indicación de la dominancia total promedio por grupo (m <sup>2</sup> /ha)	63
4.16. Estructura vertical de las comunidades diferenciadas en base a la dominancia	65
4.17. Diferenciación de las comunidades en base a la dominancia según la estructura vertical	66
4.18a. Media , número de parcelas y desviación estándar de las variables ambientales de los grupos del Cluster de Dominancia	67
4.18b. ANOVA Grupos Dominancia	67
4.19. Correlación de las variables ambientales con los ejes del ordenamiento (DECORANA), en base a la abundancia de las especies arbóreas	72
4.20. Correlación de variables ambientales con los ejes en base al IVI	79
4.21. Correlaciones de las variables ambientales con los ejes del Ordenamiento en base a la dominancia	83
4.22. Matriz Presencia/Ausencia de las Especies según las Comunidades	89
4.23. Síntesis del Análisis de Frecuencia de las Especies en las Comunidades	91
4.24. Estadística de las variables ambientales en las parcelas de las Comunidades	92
4.25. Diferenciación de las Comunidades Arbóreas según variables ambientales (Anova)	93
4.26. Óptimo de las Especies diferenciales de las Comunidades definidas en base a dominancia, según las variables ambientales cuantitativas	95
4.27. Diversidad Alpha de las Comunidades diferenciadas en base a la dominancia	97
4.28. Coeficientes de Mezcla promedio de las parcelas de cada Comunidad	98
5.1. Abundancia de las especies del sotobosque	100
5.2. Especies más abundantes en el sotobosque (ind/ha)	101
5.3. Variación del número de especies y abundancia en el sotobosque según la topografía	102
5.4. Promedios de abundancia de las especies más importantes en el sotobosque (ind/ha) en	103

los grupos derivados del Dendrograma ( $dap < 5$ cm)	
5.5. Promedios de las variables ambientales en los grupos del sotobosque	105
5.6. Comparación entre los grupos generados por el análisis de clasificación en base a la abundancia de las especies en el sotobosque ( $dap < 5$ cm) y la masa adulta ( $dap \geq 5$ cm)	104
5.7. Comparación de las especies más abundantes en los grupos definidos por el dendrograma del sotobosque y de la masa adulta	106
5.8. Coeficientes de correlación signif. ( $P < 5\%$ ) de las especies con los ejes 1 y 2 del ACP.	109
5.9. Coeficientes de correlación de las variables ambientales con los ejes del ordenamiento (ACP)	110
5.10. Abundancia en el sotobosque según el sitio	110
6.1. Comparación de algunos estudios florísticos en Los Andes Venezolanos	112
6.2. Comparación entre las Comunidades generadas por el análisis de clasificación	119
6.3. Abundancia (ind/ha) de la regeneración de especies arbóreas 45 años atrás	126

<b>LISTA DE FIGURAS</b>	<b>Pág.</b>
2.1. Hidrosecuencia según Hetsch y Hoheisel: presenta 7 Sitios acordes con la pendiente, espesor del horizonte A y zona de actividad biológica, y color dominante en el horizonte B	17
2.2. Frecuencia de estados de saturación a 25 y 80 cm de profundidad (expresados en cm de tensión de adsorción) en los sitios 2, 4, 5 y 7	19
2.3. Volumen medio de los fustes en las parcelas de acuerdo a los sitios del 1 al 6 (m <sup>3</sup> /ha).	19
2.4. Mapa de Sitios del Bosque Universitario San Eusebio	21
3.1. Ubicación relativa del área de estudio.	24
3.2. Ejemplo de conformación del terreno en el Bosque Universitario san Eusebio	26
3.3. Tipos de formas del terreno evolucionadas sobre roca lutita en San Eusebio	26
3.4. Cimas convexas y cauce disectado profundamente, visibles en áreas deforestadas	27
3.5. Vertientes de variable pendiente con posiciones de base de vertiente y fondo de valle.	27
3.6. Media ladera muy empinada de suelo muy delgado sobre el estrato gravoso.	28
3.7. Variación de las formas del relieve a corta distancia visible en áreas deforestadas.	28
3.8. Distribución de la Precipitación del sitio La Cuchilla (a 12 km del BUSE)	30
3.9. Tamaño y forma de las parcelas de muestreo.	33
4.1. Análisis de Clasificación en base a 36 parcelas, a partir de datos de Abundancia	52
4.2. Análisis de Clasificación en base a 36 parcelas, a partir de datos del IVI.	56
4.3. Análisis de Clasificación a partir de la dominancia de las especies.	61
4.4. Comparación de la distribución proporcional por categorías de altura (estructura vertical) en las comunidades en base a Dominancia.	65
4.5. Ordenamiento de las parcelas mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) en base a la abundancia de las especies.	68
4.6. Ordenamiento de las especies arbóreas en base a su abundancia, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA).	69
4.7. Análisis de Correspondencia Linealizado mostrando el ordenamiento de 36 parcelas en base a la abundancia de las especies, con indicación de la posición topográfica.	71
4.8a. Ordenamiento de las parcelas según los ejes 1 y 2, mediante el Análisis de	73

Correspondencia Linealizado (DECORANA) en base a la matriz del IVI de las especies.	
4.8b. Ordenamiento de las parcelas según los ejes 1 y 3, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) en base a la matriz del IVI de las especies.	74
4.9a Ordenamiento de las especies según los ejes 1 y 2, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) en base a la matriz del IVI.	75
4.9b. Ordenamiento de las especies según los ejes 1 y 3, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) en base a la matriz del IVI.	76
4.10. Ordenamiento de parcelas (DECORANA) en base a la matriz del IVI de las especies, con indicación de la topografía: 1: cima, 2: media ladera, 3: base de vertiente, 4: fondo de valle	78
4.11. Ordenamiento de parcelas en base a matriz dominancia (36 parcela), Decorana (ACL).	79
4.12. Ordenamiento de las especies generado por Decorana (ACL), en base a la matriz de dominancia (36 parcelas).	81
4.13. Ordenamiento de las parcelas generado por Decorana (ACL), en base a la matriz dominancia (36 parcelas), con indicación de la posición topográfica.	82
4.14. Variables ambientales en relación a los ejes del Ordenamiento en base a Dominancia	83
4.15. Ajuste parabólico de la correlación de las variables pendiente y drenaje libre con el eje 1 del ordenamiento en base a la Dominancia	84
4.16. Comparación entre los óptimos de algunas especies	96
4.17. Curvas Especie – Área (cuatro comunidades en base a la dominancia)	98
4.18. Curvas Especie – Área (cuatro comunidades en base a la dominancia)	99
5.1. Clasificación de la vegetación del sotobosque en base a la abundancia de las especies	102
5.2. Ordenamiento de las parcelas (ACP) en base a la abundancia de las especies en el sotobosque (incluye regeneración natural de especies arbóreas)	107
5.3. Correlaciones de las especies más importantes (ACP en base a la abundancia en el sotobosque), incluyendo regeneración natural de especies arbóreas	108
6.1. Posiciones topográficas en el área de estudio	114

## **CAPITULO I INTRODUCCIÓN**

### **1.1. La Selva Nublada**

La *Selva Nublada* también denominada *Bosque Nublado Tropical Montano* es la denominación que identifica a bosques siempreverdes, cubiertos frecuentemente por niebla o nubes, localizados mayormente en zonas montañosas entre 1500 y 3000 m de altitud, aunque en áreas cercanas a cuerpos de agua, como en islas oceánicas, pueden presentarse en elevaciones de sólo 500 m. La alta humedad atmosférica prevaleciente permite la abundancia de helechos, plantas epifitas y musgos, y su mayor importancia radica en su rol de bosques recolectores de agua en cuencas altas y en su biodiversidad contentiva de alto endemismo en especies de la flora y la fauna. Al incrementarse la altitud ocurren cambios en la composición y estructura del bosque, siendo los principales la reducción en la altura de los árboles y la tendencia en las hojas en volverse más pequeñas, gruesas y duras adquiriendo características xeromórficas. Debe destacarse que la zonación altitudinal de la selva nublada se comprime en montañas de pequeñas dimensiones en comparación con grandes montañas (Bruinjeel y Hamilton, 2000).

Huber *et al* (1986) definen la selva nublada tropical como el tipo de bosque que ocupa, en los sistemas montañosos tropicales, aquellas fajas altitudinales en las cuales la formación de niebla orográfica está presente durante la mayor parte del año. Este ecosistema es de invaluable importancia porque cubre el rango altitudinal de condensación y por ende de máxima precipitación en las cuencas altas, constituyendo el factor de mayor importancia para la protección de los recursos hídricos de la región más habitada del país, el arco montañoso-costero. (Stadtmüller, 1987; IUCN, 1996).

Sarmiento *et al* (1971) afirman que la *Selva Nublada Andina* actual es un ecosistema tropical de montaña que ha venido evolucionando con pocas perturbaciones desde la última era glacial (11.000 años) en la Cordillera de Los Andes, asimismo exponen que durante la última fase del Pleistoceno, los Andes Venezolanos, ya establecidos en alturas parecidas a las actuales, estuvieron sometidos a las influencias de varios ciclos glaciales a lo largo de unos 300.000 años, lo cual promovió la especiación o formación de nuevas especies de plantas y animales y fue definiendo su distribución geográfica.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

Veillon (1955) estudió los bosques nublados de La Mucuy (Sierra Nevada de Mérida) y La Carbonera (San Eusebio en la Sierra de La Culata o Sierra del Norte) en Venezuela encontrando que el *Bosque Andino* se iniciaba cerca de los 1.500 m.s.n.m. y alcanzaba hasta los 3.000-3.200 m de altitud, asimismo describe al bosque como alto, denso, siempreverde y muy rico en especies arbóreas.

Varios autores han propuesto diversas formas de clasificación de la vegetación de la selva nublada. Lamprecht y Veillon (1957) propusieron una zonificación en base a pisos altitudinales, diferenciando cinco zonas en base a especies dominantes o indicadoras:

1. 2.300-2.600 m: *bosque mixto* con dos subtipos, con o sin *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso).
2. 2600 y 2800 m: *bosque de transición*, donde aparece *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) y donde *Oreopanax moritzii* y *Ocotea calophyllum* tienden a dominar.
3. 2800 y 3200 m: *bosque de Podocarpus oleifolius*, florísticamente más pobre que el bosque mixto, con dos subtipos: uno entre 2800 y 3000 m con dominio de especies de los géneros *Hedyosmum*, *Havetia*, *Freziera*, *Weinmania*, *Oreopanax*, *Brunellia*, además del *Podocarpus oleifolius*; y, el otro, entre 3000 y 3200 m, bosque más abierto con dominio de especies de los géneros *Hedyosmum*, *Espeletia* y *Senecio*.
4. 3.150-3.250 m: franja de bosque de páramo de ancho variable con *Polylepis sericea* (Coloradito) y *Escallonia sp.* (Quitasol) que pueden subir hasta 4000 m en estancias protegidas.
5. A partir de 2.900 m: el páramo o estepa arbustiva en posición de cumbre o sub-cumbre.

En general, se reconoce como el piso de selva nublada la faja entre los 1700 y 3000 m, enmarcando el límite superior del bosque continuo. Sarmiento *et al* (1971), Ataroff (2003) diferencian la *Selva Nublada Montana baja*, en el piso altitudinal 1.700 – 2.200 m y la *Selva Nublada Montano Alta* entre 2.200 y 3.000 m de altitud, ocupando las vertientes húmedas. Ambas integran una franja de selvas húmedas con características climáticas comunes, que incluyen temperaturas relativamente bajas, alta nubosidad diaria que influye fuertemente en una baja insolación y en una alta humedad relativa, con altas precipitaciones durante casi todo el año (sin meses secos) con un rango que varía entre 1000 y 3000 mm. Según estos autores estas selvas reciben un aporte adicional de agua atmosférica por la intercepción de neblina.

### *Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

La Selva Nublada es uno de los ecosistemas forestales de mayor densidad de árboles y mayor cantidad de biomasa en Venezuela (Grimm y Fassbender, 1981; Veillon 1985), que, además posee una alta diversidad biológica y es contentivo de numerosas especies endémicas y especies en peligro de extinción (Vareschi, 1992; IUCN, 1996). Entre las especies arbóreas destacan las de la familia Podocarpaceae (*Retrophyllum rospigliosii*, pino laso y *Podocarpus oleifolius*, pino aparrado), por ser las únicas coníferas autóctonas de Venezuela (Lamprecht, 1954, Veillón, 1985).

Las investigaciones de la Universidad de Los Andes en la selva nublada se enmarcaron en las décadas 1950-1990 en las líneas de trabajo establecidas por Veillon (referida a especies, biomasa de fustes y crecimiento) y Lamprecht (referida a estudios de la estructura y fisonomía de las comunidades forestales), todo ello dirigido a crear las bases para una silvicultura que justificara económicamente la conservación de estos ecosistemas. Ello incluyó el estudio botánico, en lo cual ha trabajado el Herbario MER de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales desde los años 60 y otros grupos botánicos de la ULA y el país. Aportes importantes se lograron con el Programa de Investigaciones Göttingen-ULA entre 1972 y 1980, el cual se focalizó en el Bosque Universitario San Eusebio (BUSE), (Hetsch y Hoheisel, 1976; Hoheisel, 1976; Bockor, 1979, 1981; Grimm y Fassbender, 1981; Hetsch y Fölster, 1982).

En años más recientes, a través de los trabajos del ICAE-Facultad de Ciencias, se ha avanzado significativamente en el entendimiento del ecosistema Selva Nublada (Sarmiento *et al*, 1971; García, 1992; Ataroff y Rada 2000; Ataroff, 2002; Ataroff y Sarmiento, 2003, 2004; Schwarzkopf, 2003; Pacheco y Ataroff, 2005, Linares 2008, entre otros estudios). En términos generales, estos trabajos han arrojado información sobre aspectos ecosistemáticos específicos de la selva Nublada, incluyendo la dinámica fitosociológica y las relaciones suelo-agua-vegetación, con lo cual se ha ampliado el conocimiento de este complejo ecosistema. Actualmente, el INDEFOR de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales continúa los estudios de la dinámica y crecimiento de la selva nublada, focalizados a determinar la captura de CO<sub>2</sub> y su importancia para la conservación de la biodiversidad y los recursos hídricos.

La selva nublada, ubicada en la zona de vida *Bosque Húmedo Montano Bajo* en el sistema de Holdridge, fue incluida por Veillon (1985) en la red de parcelas de estudio de los bosques de Venezuela, habiendo sido monitoreada en parcelas del Bosque Universitario San Eusebio (BUSE) desde 1961 y de la Mucuy desde 1956. Estos estudios señalan un área basal promedio de 35 m<sup>2</sup>/ha, 300 m<sup>3</sup>/ha de volumen de fustes y un incremento anual de 1,4 %, resultando el ecosistema forestal

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

de mayor biomasa (y por ende de mayor fijación de CO<sub>2</sub>) en Venezuela, después del estudiado en el *Bosque Húmedo Premontano* (400 m<sup>3</sup>/ha) localizado igualmente en el Estado Mérida. (Tabla de Productividad Forestal estimada de los Bosques de Venezuela, Veillón 1985, Pág. 109). Destaca el hecho de que hasta un 20% de dicha biomasa corresponde a la flora epífita (Hetsch & Hoheisel, 1976; Grimm y Fassbender, 1981).

Ataroff y Sarmiento (2004) señalan que la vegetación de selva nublada es compleja en su estructura y sus estratos son difíciles de definir, estando dominada por árboles siempreverdes de dosel alto y con gran abundancia de epifitas. Los autores señalan un promedio de 50 especies de árboles por hectárea, con un dosel que alcanza los 35 m de altura, el cual se hace más bajo a medida que se asciende en altitud. Igualmente señalan a los géneros *Billia*, *Brunellia*, *Weinmania*, *Clusia*, *Retrophyllum*, *Montanoa* y *Alchornea*, como los más específicos del tipo de selva nublada montano baja y para el tipo montano alta destacan a *Podocarpus*, *Oreopanax*, *Havetia* y *Ocotea*. En el sotobosque acotan la presencia de una gran cantidad de especies por hectárea (puede pasar de 100), siendo característico el helecho arborescente de la familia *Cyatheaceae*, como también los géneros *Chusquea*, *Canna*, *Gaultheria*, *Chamaedorea*, *Piper*, *Psychotria*, *Renealmia*, *Miconia* y *Solanum*.

Las epifitas conforman un elemento característico de las selvas nubladas, estimándose más de 100 especies de epifitas vasculares, entre las que destacan especies de *Bromeliaceae*, *Piperaceae* y *Orchidaceae* (Grimm y Fassbender, 1981; Ataroff y Sarmiento, 2004).

Los estudios de Hetsch y Hoheisel (1976), Valcarcel (1982) y Schwarzkopf (1985,2003) han mostrado que las selvas nubladas se desarrollan bajo condiciones de topografía accidentada y alta dinámica geomórfica sobre diversidad de sustratos geológicos, además de media y alta pluviosidad, de donde se deriva una alta variabilidad en la textura y profundidad de los suelos y en su dinámica hídrica, lo que afecta la vegetación en diversa forma. Schwarzkopf (1985) concluye que la vegetación del sotobosque de la selva nublada se desarrolla bajo condiciones ambientales muy heterogéneas producto de: **a)** Gradientes de humedad en el suelo resultado de la micro y macrotopografía, así como de la resultante heterogeneidad espacial en la textura de los suelos; **b)** gradientes de cobertura del dosel por caída de árboles (luz) y **c)** disturbios ocasionales de baja intensidad, que aunque no afectan a la vegetación arbórea si generan cambios en la composición y distribución de especies del sotobosque.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

En la selva nublada del BUSE la topografía accidentada, asociada a variaciones en el sustrato de roca lutita derivadas de los procesos geomorfológicos, determinan variaciones significativas en la cubierta edáfica y el régimen hídrico de los sitios. Hetsch y Hoheisel (1976) describieron esa variabilidad y formularon una clasificación de tipos de bosques basada en la diferenciación previa de sitios, en el contexto edáfico-hídrico.

Bockor (1978, 1979) propuso igualmente una clasificación de tipos de bosques en el BUSE, basados en parámetros florístico-estructurales de la vegetación. Por su parte, en un análisis exhaustivo de los estudios adelantados en la selva nublada de San Eusebio, Rollet (1984) finaliza con la proposición de utilizar a las clasificaciones “automáticas”, refiriéndose al uso de métodos matemáticos, para la clasificación de la vegetación, y, además, sugiere el empleo de la caracterización de los suelos para el análisis cuantitativo de la vegetación.

En ese contexto, el propósito fundamental de este estudio es contribuir con la serie de estudios que se han venido realizando con la finalidad de intentar describir la respuesta de la vegetación frente a los cambios en las condiciones del sitio. En este caso, el trabajo se circunscribe a una faja altitudinal limitada (2.250-2.400 metros) de la Selva Nublada del BUSE, y está dirigido a formular una clasificación de comunidades arbóreas asociadas a sitios específicos (tipos de bosques). Para ello se parte del análisis de la información sobre vegetación y sitios, tratando de relacionar la agrupación y el ordenamiento de las especies con variables de sitio cuantitativas y cualitativas, fácilmente detectables en el campo. Similarmente, comparar los resultados con los reportados por estudios previos, especialmente el trabajo basado en el concepto de *hidrosecuencia* (Hetsch y Hoheisel, 1976).

Finalmente, una vez diferenciadas las comunidades arbóreas y los sitios asociados, se propone un esquema de clasificación de unidades integradas (vegetación-sitio) que podría posibilitar la cartografía detallada de rodales del bosque (tipificación) en la selva nublada de San Eusebio. Este esquema, fundamentado en la relación suelo-vegetación, podría orientar proyectos de recuperación de áreas degradadas en la zona.

## **1.2. Hipótesis**

Algunas preguntas conducentes al planteamiento metodológico y a la hipótesis son las siguientes:

- i. ¿Cómo estimar la variabilidad de las condiciones de sitio, partiendo del hecho que existe un equilibrio entre la vegetación y el sustrato?
- ii. ¿Cómo evaluar la estructura de la vegetación y relacionarla con el medio físico? y ¿Cómo evaluar la variabilidad florístico-estructural de la selva nublada considerando el cambiante mosaico de sitios a corta distancia, asociado a la topografía de montaña?
- iii. ¿Cómo se relacionan y distribuyen las variables de sitio en las formas de relieve existentes en el área de estudio?
- iv. ¿Qué gradientes ambientales pudieran estar asociados a la vegetación arbórea?

Una vez definido el contexto de la investigación, se puede sintetizar la hipótesis del trabajo en la siguiente forma:

*Las variaciones en la composición florística, la diversidad y la estructura de la selva nublada, en una franja altitudinal estrecha y en condiciones climáticas similares, serían un reflejo de la condición del sitio, por lo tanto, se espera que los grupos de comunidades caracterizadas florísticamente se relacionen con cambios del sustrato edáfico.*

## **1.3. Objetivos**

### **1.3.1 General**

Estudiar la vegetación arbórea de un sector de la selva nublada del Bosque Universitario San Eusebio (BUSE), a los fines de diferenciar comunidades vegetales e investigar sus posibles relaciones con cambios en la altitud, pendiente y variables del suelo a corta distancia.

### **1.3.2 Específicos**

- Definir áreas relativamente homogéneas de acuerdo a la pendiente y a las propiedades morfológicas del perfil del suelo, e identificar variables características del “sitio”, tomando en consideración el concepto de *hidrosecuencia* de Hetsch y Hoheisel (1976).

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

- Realizar el inventario forestal en parcelas de vegetación, siguiendo el método de Gentry (1982a, 1993), en las áreas definidas y obtención de las variables primarias de la vegetación (especies, abundancia, dominancia e IVI).
- Diferenciar comunidades arbóreas mediante métodos de clasificación usando las variables primarias, y hacer el análisis comparativo de estas clasificaciones.
- Realizar el Análisis de Ordenamiento de las parcelas de vegetación en base a su composición florística y obtener las correlaciones de algunos factores ambientales con los ejes de ordenamiento.
- Estudiar la vegetación del sotobosque incluyendo la regeneración natural de especies arbóreas, en las mismas parcelas inventariadas y con los mismos métodos de análisis.
- Preparar listas de especies autóctonas, dominantes de acuerdo a las variables primarias utilizadas, a los fines de orientar proyectos de reforestación en áreas degradadas del piso de Selva Nublada.

## CAPÍTULO II

### ANTECEDENTES EN LA CLASIFICACIÓN DE LA VEGETACIÓN Y LOS SITIOS DEL BOSQUE UNIVERSITARIO SAN EUSEBIO (BUSE)

#### 2.1. Antecedentes en la Clasificación de la Vegetación

Los intentos por clasificar la vegetación de la montaña andina incluyen varios autores. La zonificación en base a pisos altitudinales de Lamprecht y Veillon (1957) orientó los primeros estudios en el BUSE. Entre 1960 y 1970 se realizaron numerosos estudios forestales en la selva nublada de San Eusebio denominados: “Análisis Estructural Numérico-Gráfico”, así como inventarios forestales, normalmente en parcelas de 1 hectárea. Los resultados permitieron caracterizar a la comunidad forestal en base a los parámetros usuales (especies, abundancia, dominancia, frecuencia e IVI), incluyendo el estado de la regeneración y el sotobosque. (Ariza, 1962; Serrano, 1965).

Hetsch y Hoheisel (1976) propusieron por primera vez una clasificación de *tipos de bosques*, partiendo de la definición de *sitios* de acuerdo al régimen hídrico y desarrollaron el concepto de *hidrosecuencia*. Para ello inventariaron 17 parcelas de 50x50 m<sup>2</sup> en seis sitios diferenciados, principalmente en base a la pendiente y las condiciones de drenaje interno de los suelos (3 parcelas en cinco sitios y 2 en uno de ellos), incluyendo los árboles a partir de 10 cm dap. Los resultados arrojaron diferencias significativas entre cuatro de los seis grupos de parcelas en cuanto a: número de árboles, altura media, diámetro medio, el área basal y el volumen de los fustes. Los autores concluyen que la estratificación en base a los sitios definidos en la hidrosecuencia permite hacer diferenciaciones en la selva nublada, y proponen *seis tipos de bosques* (y un tipo adicional de vegetación arbustiva) en base a especies dominantes y parámetros estructurales.

A continuación se presenta la clasificación de Hetsch y Hoheisel (1976), basada en inventarios de 50x50 m<sup>2</sup>, a partir de 10 cm dap (síntesis en Cuadro 2.1.):

**Tipo 1:** Sobre las pendientes más fuertes. Muy ricos en especies, donde la especie indicadora *Vochysia duquei* (Tambor) muestra una enorme dominancia (22%). Las copas que florecen de Julio a Octubre (no todos los años) se erigen sobre el dosel con un amarillo luminoso. Según dominancia le siguen en orden de importancia las siguientes especies: *Eschweilera tenax* (Tetajire), *Miconia resimoides* (Mortño rosado), *Weinmania jahnii* (Sai-Sai), *Myrcia acuminata* (Surure) y las

Lauraceae: *Beilschmiedia sulcata* (Laurel curo) y *Hieronyma fendleri* (Canelo). Las Podocarpaceae: *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso) y *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) también están presentes; el primero en la parte baja y húmeda de las pendientes y el segundo en las partes altas y secas (restringido). La altura mayor es de 30m con un promedio de 24m; con un diámetro promedio de 25,7cm el volumen estimado es de 500 m<sup>3</sup>/ha. El número de individuos /ha (833) es claramente inferior al tipo 2. Caracterización breve para los fines de este trabajo: Tipo Mixto-*Vochysia duquei* (Tambor) en pendientes fuertes- altura media 24 m – dap medio 26 cm – volumen medio 500 m<sup>3</sup>/ha.

**Tipo 2:** Mientras que el número de individuos en el tipo 2 supera los 1.000 por ha, disminuye el diámetro del árbol medio (23 cm) e, igualmente, la altura media, en comparación con el tipo 1 (21,6 m); la altura de los emergentes queda por debajo de los 30 m. *Vochysia duquei* (Tambor) desaparece. *Eschweilera tenax* (Tetajire), *Miconia resimoides* (Mortño rosado), *Weinmania jahnii* (Sai-Sai), *Beilschmiedia sulcata* (Laurel curo), *Myrcia acuminata* (Surure) y *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) dominan entre las 32 especies encontradas sin que ninguna de las especies caracterice al rodal (no hay especies indicadoras). El vuelo está poco diferenciado verticalmente y rara vez se elevan fustes individuales sobre el dosel. El tipo 2 es un tipo mixto sin especies dominantes o característica. El número de individuos es alto (1.000/ha), pero el diámetro (23 cm) y la altura (21,6 m) promedio disminuyen. El volumen alcanza 484 m<sup>3</sup>/ha. Caracterización breve: Tipo Mixto de Alta Densidad– Sin Especie Indicadora - 22 m – dap medio 23 cm - volumen 484 m<sup>3</sup>/ha.

**Tipo 3:** El más rico en biomasa: 665 m<sup>3</sup>/ha. Diferenciado en tres o cuatro estratos. El rodal se caracteriza por gruesos *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso), los que no raramente alcanzan un dap sobre un (1) metro y una altura sobre 35 m; el Pino laso domina con 30% del área basal y las Lauraceae cubren otro 30% del área basal, destacándose *Beilschmiedia sulcata* (Laurel curo) que alcanza su máxima área basal en este tipo. El árbol medio alcanza a 29,5 cm dap. *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado), *Miconia resimoides* (Mortño rosado), *Eschweilera tenax* (Tetajire), *Myrcia acuminata* (Surure) y *Zanthoxylum melanostectum* (Tuno) desaparecen o solo se encuentran individuos aislados. *Myrcianthes karsteniana* (Guayabón), que alcanza las mismas dimensiones del Pino laso, solamente se encontró en este tipo y en consecuencia se definió como especie característica del mismo. Caracterización breve: Tipo *Retrophyllum rospigliosii* (Pino Laso) –*Myrcianthes karsteniana* (Guayabón) - 35 m – 30 cm dap – volumen 665 m<sup>3</sup>/ha.

**Tipo 4:** Similar al tipo 2 según su composición florística y número de individuos (1.031/ha), diferenciándose por su menor biomasa (volumen = 365 m<sup>3</sup>/ha). La altura media está por debajo de 20 m y el árbol medio tiene un dap de 21,3 cm. *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso) aún aparece, sin embargo con dominancia menor al 5%. *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) y *Myrcia acuminata* (Surure) con el 12% de la dominancia total alcanzan aquí su máximo valor. *Eschweilera tenax* (Tetajire) y *Miconia resimoides* (Mortiño rosado) no son tan importantes, de manera que se podría definir como un tipo de bosque *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) – *Myrcia acuminata* (Surure), sin embargo, una mejor definición es la de *tipo mixto* (como el tipo 2), sin especies claramente dominantes o especies características, pues no fue posible definir una especie indicadora. En comparación con los Tipos 1 al 3 los fustes son significativamente más finos y pequeños; prácticamente constituyen un rodal con un estrato único, cuyo dosel aun permanece cerrado. Caracterización breve: Tipo *Podocarpus oleifolius* (Pino Aparrado) – *Myrcia acuminata* (Surure) – Mixto Muy Denso – Un Solo Estrato - 20 m - dap medio 21 cm – volumen 365 m<sup>3</sup>/ha.

**Tipo 5:** Mientras que en los Tipos 1 a 4 se encuentran de 30 a 40 especies en el Tipo 5 son sólo 14 especies (menos de la mitad), rodales bajos (altura promedio = 14,2 m); el dosel ya no está cerrado y son tan luminosos que permiten parcialmente el desarrollo de bambú; la especie dominante en este sitio, temporalmente anegadizo, es el *Havetia laurifolia* (Tampaquito), con raíces aéreas y fúlcreas, la que alcanza a tener el 25% de la dominancia. Sin embargo, la palma *Euterpe acuminata* se considera la especie indicadora de este tipo, pues no hay palmas en los tipos 1 al 4. *Clusia minor* (Copey), *Hieronyma fendleri* (Canelo), *Weinmania jahnii* (Sai-Sai), *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) y *Miconia resimoides* (Mortiño rosado) aún son especies esenciales (cada una con 10-15% del área basal). La proporción de *Zanthoxylum quinduenses* (Tuno) y *Hedyosmun glabratum* (Granizo) aumenta y la del *Beilschmiedia sulcata* (Laurel curo) disminuye fuertemente en comparación con el tipo 4. Destaca la combinación: reducido número de especies/elevado número de individuos (1.048/ha). El diámetro promedio es menor a 20 cm y el volumen es de 181m<sup>3</sup>. Caracterización breve: Tipo Homogéneo (14 especies) en mal drenaje - Bajo – Denso y Abierto - *Havetia laurifolia* (Tampaquito) – *Euterpe acuminata* (Palma) – 14 m – 19 cm dap –volumen 181 m<sup>3</sup>/ha.

**Tipo 6:** En el Tipo 6 no se acentúa el empobrecimiento en especies. Se encontraron más especies (cerca de 20) que en el Tipo 5. Es notorio el reducido número de individuos (712/ha), que constituyen un vuelo muy abierto, y la gran abundancia de individuos muertos. La especie característica del Tipo 6 es el *Paragynoxys meridana* (Tabacon), que ocupa los claros y alcanza

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

alturas de más de 10 m; el *Havetia laurifolia* (Tampaquito) ya no es la especie dominante. *Hieronyma fendleri* (Canelo), *Miconia resimoides* (Mortiño rosado) y *Clusia minor* (Copey) abarcan el 50% del área basal. *Zanthoxylum melanostectum* (Tuno), *Hedyosmun glabratum* (Granizo) y *Clethra fagifolia* (Aranguren) son más abundantes que en el Tipo 5. Caracterización breve: Tipo Abierto – Bajo - *Paragynoxys meridana* (Tabacon).

**Tipo 7:** Ya no es más un tipo de bosque sino más bien una superficie muy húmeda libre de bosque, en las cuales la altura de la vegetación va disminuyendo en el ecotono, desde el componente arbóreo, arbustivo y arbustos enanos hasta la vegetación dominada por gramíneas y ciperáceas. Individuos de *Espeletia sp.*, originaria de los páramos localizados sobre el piso altitudinal boscoso se han establecido en estos sitios más bajos y abiertos.

**Cuadro 2.1:** Síntesis Tipos de Bosque de Hetsch y Hoheisel (1976)\*

Tipos de Bosque	Especies características o indicadoras	Especies más importantes	Otras características distintivas
1	<i>Vochysia meridensis</i> (Tambor)	Tetajire, Mortiño rosado, Sai-Sai, Surure y las Lauraceae: Laurel curo y Canelo	Máximas pendientes. Muy rico en especies. Dap medio: 26 cm, altura media 30 (máx. 34) m, 500 m <sup>3</sup> /ha
2	Ninguna (Tipo mixto)	Tetajire, Mortiño rosado, Sai-Sai, las Lauraceae; Laurel curo, Surure y Pino aparrado	1.000 ind/ha, rico en especies. Dap medio: 23 cm, altura media 22 (máx. ) m, 484 m <sup>3</sup> /ha
3	<i>Eugenia karsteniana</i> (Guayabón)	Pino laso, Laurel curo	Máxima biomasa. 3 – 4 estratos, rico en especies. Dap medio: 29,5 cm, altura media (máx. 35) m, 665 m <sup>3</sup> /ha
4	Ninguna (Tipo mixto)	Pino aparrado –Surure	1 solo estrato aun cerrado, 1.031 ind/ha, rico en especies. Dap medio: 21,3 cm, 19 altura media (máx. ) m, 365 m <sup>3</sup> /ha
5	<i>Euterpe acuminata</i> (Palma)	Tampaquito	Mal drenaje, dosel abierto, pobre en especies (14). 1.048 ind/ha, Dap medio: 19 cm, altura media 15 (máx. ) m, 181 m <sup>3</sup> /ha
6	<i>Paragynoxys meridana</i> (Tabacón)	Canelo, Mortiño rosado y Copey	Mal drenaje, abundancia de árboles muertos. 712 ind/ha, 1 estrato abierto, pobre en especies (20). Dap medio: 19 cm, altura media 15 (máx. ) m, 181 m <sup>3</sup> /ha
7	Gramíneas y Ciperáceas	Sin especies arbóreas	Vegetación arbustiva (paramito), sitio muy húmedo

\*En cada tipo de bosque se levantaron 3 parcelas, con excepción del Tipo 1 (2 parcelas)

Por su parte, para desarrollar su propuesta, Bockor (1978) inventarió 49 parcelas, de las cuales 44 son más o menos equidistantes a lo largo de una transecta de 7 kms entre el BUSE y la vegetación abierta o “paramito”, subiendo hacia el macizo de El Tambor, cubriendo un perfil altimétrico de 2250 a 2500 m. El autor utilizó una clasificación aglomerativa de las 49 parcelas (análisis de

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

clasificación, método de Ward) basándose en el área basal de los árboles de las 65 especies presentes. No consideró las variables de sitio.

El diseño del inventario utilizó parcelas de 50 x 50 m<sup>2</sup> con un levantamiento en tres compartimientos:

- Todos los árboles sobre 10 cm dap en parcelas de 50 x 50 m<sup>2</sup> (obtuvo 65 especies)
- Regeneración entre 1,3 m altura – 10 cm dap en subparcelas circulares de 30 m diámetro (obtuvo 62 especies)
- Regeneración entre 0,3 – 1,3 m altura en 10 subparcelas de 1 x 1 m<sup>2</sup> (obtuvo 58 especies)

De acuerdo a los resultados de los inventarios, Bockor calificó las especies en:

1. Especies relevantes: las que tienen más del 5% del área basal total.
2. Especies de amplio espectro: especies **generalistas**, 12 en total, de ellas 10 están presentes tanto en todos los pisos de la estructura vertical como en todo el rango de sitios del bosque. Sólo dos especies no alcanzaron los estratos superiores del bosque (*Cyathea caracasana* – (Helecho arborescente) –, y *Myrcia fallax*– (platanillo). (Cuadro 2.2.a: Lista de especies generalistas).
3. Especies que no son de amplio espectro, pero que pueden presentarse en grupos o manchas (**localistas**) o como árboles aislados (*especies raras*). Poseen una muy baja presencia específica y baja área basal. Las más abundantes y frecuentes son *Beilschmiedia sulcata* (Laurel curo) (79 ind/ha en promedio) y *Weinmania jahnii* (Sai-Sai) (61 ind/ha). (Cuadro 2.2.b: Lista de especies localistas o raras).

**Cuadro 2.2.a:** Grupo I-Especies Generalistas (Bockor, 1978)

Nro	Nombre científico	Nombre Común	Familia
50	<i>Beilschmiedia sulcata</i>	Laurel curro	<b>Lauraceae</b>
80	<i>Weinmania Jahnii</i>	Sai-Sai	<b>Cunoniaceae</b>
30	<i>Guarea kunthiana</i>	Cedrillo	<b>Meliaceae</b>
28	<i>Hieronyma fendleri</i>	Canelo	<b>Euphorbiaceae</b>
66	<i>Meriana subumbellata</i>	Mortiño negro	<b>Melastomataceae</b>
85	<i>Clusia multiflora</i>	Tampaco	<b>Guttiferae</b>
52	<i>Ocotea sp.</i>	Laurel espinoso	<b>Lauraceae</b>
75	<i>Myrcia fallax</i>	Platanillo	<b>Myrtaceae</b>
32	<i>Billia rosea</i>	Cobalongo	<b>Hypocastanaceae</b>
42	<i>Cyathea caracasana</i>	Helecho	<b>Cyatheaceae</b>
68	<i>Prunus sphaerocarpa</i>	Muji	<b>Rosaceae</b>
47	<i>Aniba cicatrosa</i>	Laurel amarillo	<b>Lauraceae</b>

**Cuadro 2.2.b:** Grupo II-Especies Localistas (Bockor, 1978)

Nro	Nombre científico	Nombre Común	Familia
27	<i>Eugenia sp.</i>	Canalete	<b>Myrtaceae</b>
62	<i>Ardisia sp.</i>	Manteco	<b>Myrsinaceae</b>
53	<i>Alouea densiflora</i>	Laurel mapurito	<b>Lauraceae</b>
60	<i>Ocotea karsteniana</i>	Mamey	<b>Lauraceae</b>
22	<i>Clethra bicolor</i>	Aranguren	<b>Clethraceae</b>
76	<i>Laplacea fruticosa</i>	Quindù	<b>Theaceae</b>
77	<i>Cinchona pubescens</i>	Quino blanco	<b>Rubiaceae</b>
37	<i>Hedyosmun glabratum</i>	Granizo	<b>Chloranthaceae</b>
67	<i>Graffenrieda latifolia</i>	Mortiño rosado	<b>Melastomataceae</b>
88	<i>Aphelandra sp.</i>	Totumo	<b>Acanthaceae</b>
48	<i>Ocotea babosa</i>	Laurel baboso	<b>Lauraceae</b>
74	<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Pino laso	<b>Podocarpaceae</b>
82	<i>Myrcia acuminata</i>	Surure	<b>Myrtaceae</b>
49	<i>Phoebe cinnamomifolia</i>	Laurel blanco	<b>Lauraceae</b>
87	<i>Zanthoxylum quinduenses</i>	Tuno	<b>Rutaceae</b>
26	<i>Viburnum tinoides</i>	Cabo de hacha	<b>Caprifoliaceae</b>
73	<i>Podocarpus oleifolius</i>	Pino aparrado	<b>Podocarpaceae</b>
90	<i>Symplocos amplifolia</i>	Verdecito	<b>Symplocaceae</b>
63	<i>Tetrochidium rubrivenium</i>	Marfil blanco	<b>Euphorbiaceae</b>
34	<i>Ocotea sp.</i>	Corazon arbol	<b>Lauraceae</b>
33	<i>Ternstroemia acrodanthera</i>	Copey	<b>Theaceae</b>
21	<i>Alchornea grandiflora</i>	Algodón	<b>Euphorbiaceae</b>
41	<i>Eugenia karsteniana</i>	Guayabon	<b>Myrtaceae</b>
36	<i>Senecio meridanus</i>	Espeletia	<b>Compositae</b>
84	<i>Vochysia duquei</i>	Tambor	<b>Vochysiaceae</b>
51	<i>Ocotea sp.</i>	Laurel chorote	<b>Lauraceae</b>
23	<i>Meliosma pittierana</i>	Cacao	<b>Sabiaceae</b>
44	<i>Dendropanax veillonii</i>	Jague	<b>Araliaceae</b>
40	<i>Myrcianthes arthostemon</i>	Guayabito	<b>Myrtaceae</b>
29	<i>Roupala montana</i>	Carne asada	<b>Proteaceae</b>

Todos los árboles mayores o iguales a 10 cm fueron inventariados sobre 12,25 hectáreas. La diferenciación de tipos de bosques se fundamentó en la *Dominancia relativa* (sumatoria de las áreas basales) de los dos grupos de especies: *generalistas* y *localistas* en la comunidad arbórea. Ello le permitió diferenciar tres tipos de bosques, dos de ellos con dos subtipos, para un total de cinco diferenciaciones.

A continuación se presenta la Clasificación de Bockor (1978), basada en inventarios de 30x50 m<sup>2</sup>, a partir de 10 cm dap (síntesis en Cuadro 2.3):

1. Bosque mixto, el cual generó dos grupos o subtipos de acuerdo al área basal de tres especies: *Hieronyma fendleri* (Canelo), *Weinmania jahnii* (Sai-sai) y *Clusia multiflora* (Tampaco). En el grupo (1a) los valores de área basal fueron bajos y en el grupo (1b) fueron muy superiores.
2. Bosque de *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso), donde esta especie constituye más del 50% del área basal.
3. Bosque transicional, el cual se diferencia en dos grupos o subtipos de acuerdo al dominio de cuatro especies: (3a): *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) + *Graffenrieda latifolia* (Mortino rosado) + *Ternstroemia acrodanthe* (Copey). (3b): *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso) + *Eugenia sp.* (Canalete) ó *Retrophyllum rospigliosii* + *Vochysia duquei* (Tambor).

**Cuadro 2.3:** Síntesis de los tipos de bosque de Bockor (1978)

Tipos de Bosques	de Área Basal y Abundancia	Especies Características	Variantes	Especies Diferenciadoras	Numero de parcelas
<b>Mixto</b>	50% o más corresponde a Grupo I de especies	<i>Beilschmiedia sulcata</i> (Laurel curo) y <i>Cyathea caracasana</i> (Helecho arborescente)	Mixto 1a	<i>Hieronyma fendleri</i> + <i>Weinmania jahnii</i> + <i>Clusia multiflora</i>	32
			Mixto 1b	<i>Hieronyma fendleri</i> + <i>Weinmania jahnii</i> + <i>Clusia multiflora</i>	
<b>Pino laso</b>	50% o más del Área Basal corresponde a Pino laso	<i>Retrophyllum rospigliosii</i> (Pino laso)	Única		9
<b>Transición 3a</b>	50% o mas de área basal corresponde a especies del Grupo II, gracias a 3 especies	<i>Podocarpus oleifolius</i> (Pino aparrado) + <i>Graffenrieda latifolia</i> (Mortino rosado) + <i>Ternstroemia acrodanthe</i> (Copey)	Transición 3a localizada hacia las mayores altitudes	<i>Podocarpus oleifolius</i> (Pino aparrado)	3
<b>Transición 3b</b>	50% o más de área basal corresponde a especies del Grupo II, gracias a 2 (4) especies	<i>Retrophyllum rospigliosii</i> + <i>Eugenia sp.</i> <i>Retrophyllum rospigliosii</i> + <i>Vochysia duquei</i>	Transición 3b	<i>Retrophyllum rospigliosii</i> + otra especie	5

En general, estos estudios (Hetsch y Hoheisel, 1976; Bockor, 1978) se realizaron en la franja altitudinal 2.200-2.500 m, es decir, donde se localiza el tipo de *bosque mixto* propuesto por Lamprecht y Veillon (1957), y la *Selva Nublada Montano Alta* propuesta por Sarmiento *et al* (1971) y ampliada por Ataroff y Sarmiento (2004), por lo que las comunidades definidas pudieran considerarse una clasificación detallada de la vegetación correspondiente a ese piso altitudinal. Rollet (1984) concluye que ambos estudios muestran que ciertas especies están ausentes sobre

ciertos tipos de suelos o en ciertos sectores, o que presentan diferencias locales muy grandes en sus valores de área basal o dominancia. Esta afirmación es de especial relevancia para este trabajo.

## **2.2. Caracterización de sitios en el BUSE y su relación con la vegetación**

Veillon (1955) encontró en una parcela de 1,08 ha, en el Bosque Universitario San Eusebio (BUSE) a 2.200 m de altitud, sobre pendientes suaves y fuertes, 263 árboles (dap > 30 cm), 261 m<sup>3</sup> y 32 especies, con predominio de las Podocarpaceae, Lauraceae, Theaceae y Myrtaceae. El autor señala que *“las cambiantes condiciones edáficas causan diferencias en la composición cualitativa y cuantitativa del bosque...”*. Y en base a otras parcelas, tanto en La Mucuy como en La Carbonera a 2.300 m de altitud, sobre terrenos de poca pendiente, concluye lo siguiente: *“En ciertos lugares, donde el suelo es particularmente fértil, fresco y profundo, y quizás bajo ciertas condiciones climáticas locales, la proporción de las coníferas autóctonas (Podocarpaceae) puede alcanzar, en volumen, un alto porcentaje de la masa forestal. Unas manchas de cierto tamaño se pueden clasificar como **bosque de coníferas** (más del 75% del volumen en coníferas) y ciertas áreas, mucho más extensas, como **bosque mixto coníferas - especies latifoliadas** (entre 25 y 75% del volumen en coníferas). La zona de La Carbonera (San Eusebio), entre Jaji y La Azulita, Edo. Mérida, tiene ciertas extensiones de estos bosques, ahora en vías de liquidación por deforestaciones y explotaciones madereras intensivas”*. Veillon fue muy asertivo en su temprana observación.

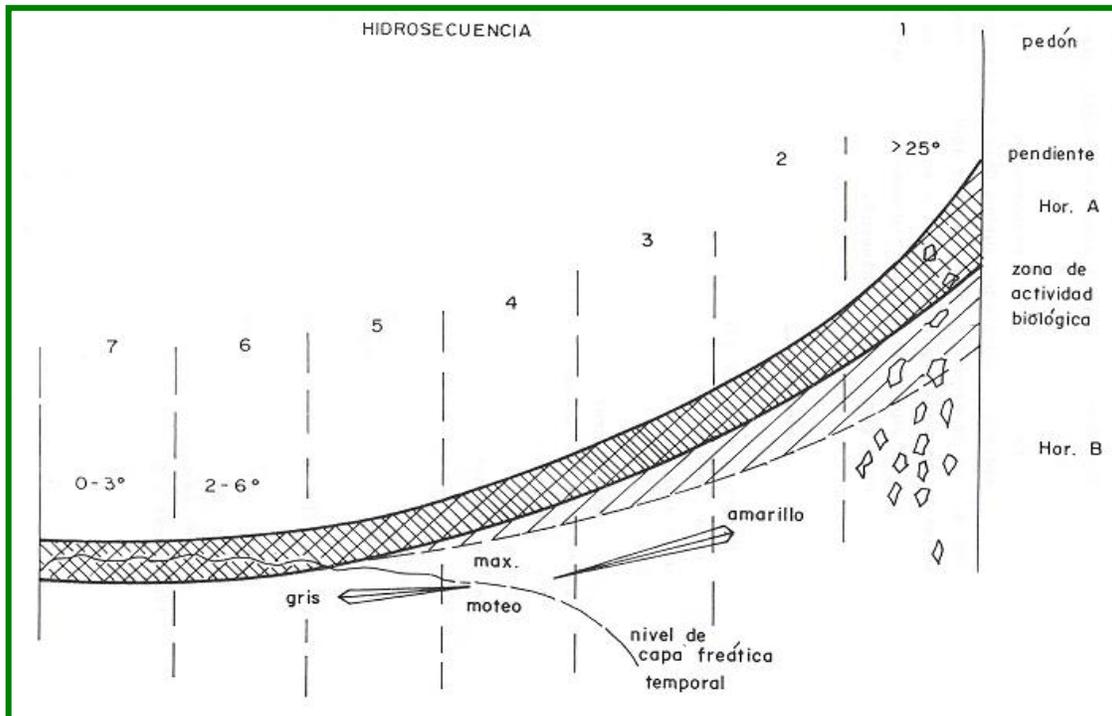
Hetsch y Hoheisel (1976) fueron los primeros en abordar la diferenciación o clasificación de la vegetación y de los sitios asociados en el BUSE en forma conjunta. Según ellos, sistemas como el propuesto por Holdridge (Ewel y Madriz, 1965) ofrecen una buena diferenciación ecosistemática en grandes espacios, pero no es adecuada para establecer diferenciaciones detalladas en pequeñas áreas. Con su trabajo persiguieron mostrar el mosaico de sitios en detalle (pequeñas áreas) y los cambios en la vegetación que de ello se derivan, en un ejemplo del bosque nublado de los Andes Venezolanos. La metodología parte del estudio de la vegetación en sitios diferenciados por la pendiente y los suelos en un área climáticamente homogénea, proponiendo el concepto de *hidrosecuencia* como el gradiente ecológico que podría explicar las diferencias encontradas en las parcelas de vegetación levantadas. La hidrosecuencia está integrada por siete sitios, desde el más seco al más húmedo, utilizando como elementos diagnóstico-diferenciadores la pendiente y parámetros de la morfología del perfil del suelo, como el color (varia de amarillo naranja a gris), moteo (color y abundancia) y desarrollo estructural (bien estructurado a compacto o masivo).

(Figura 2.1). En el cuadro 2.4 (Franco, comunicación personal) se presenta una síntesis interpretativa del sistema de sitios edáfico-hídricos que conforman la hidrosecuencia de Hetsch y Hoheisel.

Dado que casi todos los suelos estudiados son de textura fina (arcillosa a franco arcillo limosa), este parámetro solo se menciona en asociación con los dos tipos de sedimento de vertiente identificados por los autores, además del espesor del horizonte A1, el color del suelo y la profundidad del nivel de saturación.

Los autores diferencian un sedimento gravoso-pedregoso de lutita de avanzada meteorización (sedimento más antiguo) en pendientes de mediana inclinación (mayormente correspondiente a los sitios 2 y 3) y otro poco meteorizado (más reciente) que cubre las vertientes de inclinación superior a los 25 grados (sitio 1). Los suelos más estables en pendientes menos inclinadas y que al no haber sufrido procesos erosivos desde el Pleistoceno tardío, resultan ser profundos, de alto contenido de arcilla y, además, con marcado hidromorfismo, se corresponden con los sitios 4 a 6 de la hidrosecuencia. El 7 es un sitio muy particular derivado en acumulaciones, más bien poco frecuentes, de material arenoso proveniente de los estratos de arenisca fina intercalados en la lutita. Los autores no consideraron las propiedades químicas como criterio diferenciador de sitios por ser bastante homogéneas en la mayor parte de los suelos.

A los fines de comprobar y sustentar su planteamiento, los autores midieron la tensión de adsorción del agua en los sitios del 1 al 7 a dos profundidades (25 y 80cm) durante 15 meses, a fin de comparar la dinámica hídrica a lo largo de los sitios de la hidrosecuencia. La Figura 2.2 muestra las frecuencias (días acumulados en % del total de 15 meses) de los niveles de humedad del agua en el suelo en ambas profundidades, expresados como tensión de adsorción del agua en el suelo en cm de columna de agua o milibares, donde 0 cm corresponde a saturación total. (Ello genera limitaciones de aireación en el suelo que pudieran impactar especies exigentes a buenas condiciones de aireación). Por otra parte, 100-330 cm corresponde a Capacidad de Campo, con los macroporos llenos de aire (notese que en suelos finos, la macroporosidad depende exclusivamente de la estructura del suelo) y los meso y microporos llenos de agua (condición óptima para la vegetación en suelos bien estructurados), mientras que, 1000 cm de columna de agua indica niveles de desecamiento del suelo que pudieran ser de significancia para especies sensibles al déficit hídrico en estos suelos, considerando que a ese valor la mayor parte del contenido de humedad se localiza en microporos (no asequible a las plantas), dada la textura arcillosa a arcillo-limosa predominante.



**Figura 2.1:** Hidrosecuencia según Hetsch y Hoheisel: presenta 7 Sitios acordes con la pendiente, espesor del horizonte A y zona de actividad biológica, y color dominante en el horizonte B. (Hetsch y Hoheisel, 1976)

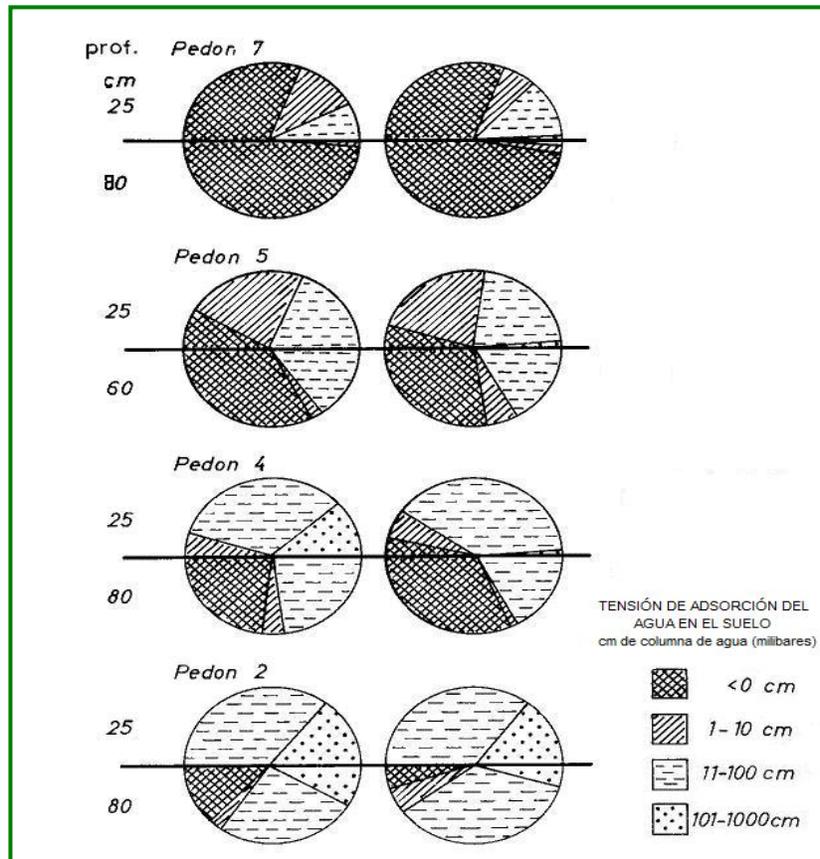
Los datos encontrados validaron la propuesta de la hidrosecuencia integrada por siete sitios: el 2 (y el 1), mejor drenados, con frecuentes períodos de menor humedad (tensión de adsorción predominante entre 101 y 1000 cm de columna de agua), ubicado en las pendientes más fuertes (más de 25 grados), continuando con los sitios 4 (y 3), sitios intermedios (tensiones predominantes entre 11 y 100 cm) y más favorables al desarrollo de la vegetación, para finalizar en los sitios 5 a 7, de poca pendiente, drenaje limitado y de mayores restricciones por saturación (predominan los períodos con tensiones cercana a 0 cm, es decir, saturación total); el sitio 6 aún permite la cobertura boscosa, pero en los sitios más planos (sitio 7) con saturación en un 60% del tiempo en la parte superior del perfil y casi permanentemente en la parte inferior, la vegetación boscosa es sustituida por una de tipo arbustiva-graminosa, denominada “paramito” por los lugareños.

**Cuadro 2.4:** Descripción interpretativa de los “sitios” de la hidrosecuencia propuesta por Hetsch y Hoheisel (1976). (Franco, comunicación personal).

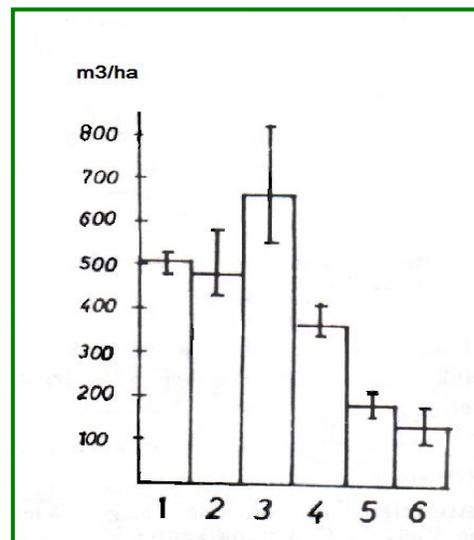
Sitio	Tipo de sustrato	Grava	Pendiente estimada %	Contenido relativo de limo	Contenido relativo de arcilla	A1 cm	Hidromorfismo en B (color y moteo)	Horizontes orgánicos (Mantillo)
1	I	Desde A1	> 25°	Mayor que arcilla	moderado	30-40	Amarillo naranja fuerte, moteo ausente	L
2	II	Desde B2 superior	±20-25°	“	moderado	30-40	“	L
3	II	Desde B2/C	±15-20°	“	moderado	<30	Amarillo naranja pálido, moteo incipiente	L (F)
4	III	Desde C	±10-15°	Menor que arcilla	Alto	<30	Moteo fino y generalizado, difuso	“
5	III	Por debajo de C	±6-10°	“	“	<30	Gris pálido, moteo abundante	L-F (H)
6	III	Por debajo de C	2-6°	“	“	<25	Gris pálido, moteo abundante	“
7	IV		Canales planos 0-3°	arenoso	arenoso		Tiende a blanco (arena podsolizada)	L-F-H

- I. Sedimento de vertiente derivado de lutita, más reciente y menos meteorizado.
- II. Sedimento de vertiente de lutita, más antiguo y más meteorizado.
- III. Suelo más evolucionado, cubierto en ocasiones por el sedimento I
- IV. Sedimento arenoso proveniente de estratos de arenisca fina a media.

Basados en la diferenciación de sitios, los autores procedieron a inventariar 3 parcelas en cada sitio de 50 x 50 m<sup>2</sup> a partir de 10 cm dap, encontrando diferencias relevantes en la vegetación, al considerar los parámetros: Área Basal, Altura media y Volumen medio de los fustes (Figura 2.3). Las parcelas en los sitios 1 y 2 no resultaron estadísticamente diferentes al comparar los parámetros señalados, lo mismo ocurrió entre los sitios 5-6. Sin embargo, los pares de sitios 1-2 y 5-6 son diferentes entre sí y difieren de los sitios 3 y 4. Según estos resultados sólo cuatro de los seis sitios (el 7mo. no es vegetación boscosa) propuestos (1-2, 3, 4 y 5-6) generaron respuestas de la vegetación estadísticamente diferentes.



**Figura 2.2:** Frecuencia de estados de saturación a 25 y 80 cm de profundidad (expresados en cm de tensión de adsorción) en los sitios 2, 4, 5 y 7. (Hetsch y Hoheisel, 1976).



**Figura 2.3:** Volumen medio de los fustes en las parcelas de acuerdo a los sitios del 1 al 6 (m<sup>3</sup>/ha). Los pares de sitios 1-2 y 5-6 (no diferentes) se diferencian entre si y de los sitios 3 y 4. (Hetsch y Hoheisel, 1976)

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

Por su parte, Valcarcel (1982) estudió los suelos de la misma área con el fin de relacionar las clases de pendientes con parámetros morfológicos del suelo, basándose en la propuesta de Hetsch y Hoheisel (1976). Este autor confirmó la teoría de la hidrosecuencia y concluye sugiriendo que la estructura del suelo es el parámetro edáfico clave en estos suelos de textura fina, además excesivamente húmedos la mayor parte del tiempo. La estructura está estrechamente relacionada a la dinámica hídrica (relación agua-aire en el suelo) y, por ende, a la pendiente, resultando un componente relevante de la expresión morfológica que sintetiza la caracterización edáfico-hídrica de los sitios, junto con la textura, el color y el moteo en los horizontes del suelo. Estos criterios son incorporados a este trabajo a través de las variables “*profundidad del buen drenaje*” y “*espesor del horizonte A1*”, pues ambos están estrechamente relacionados con el desarrollo estructural, expresión del drenaje interno y la actividad de los organismos del suelo.

El autor elaboró un mapa de “sitios edáficos” (figura 2.4 y cuadro 2.5), en base a los siguientes parámetros, tomados en numerosos perfiles de suelos levantados en todo el bosque: a) Espesor de la zona bien drenada, b) Espesor de la zona de actividad biológica, c) Profundidad del inicio de la zona moderadamente compacta, y d) Espesor de la zona de movimiento lateral de agua.

Estos parámetros, muy relacionados con las mediciones del régimen hídrico y los tipos de sitios de Hetsch y Hoheisel, demuestran la estrecha relación existente entre la cobertura de sedimentos de vertiente, la pendiente y los flujos de agua. Sus efectos en la hidromorfia de los suelos (compactación, colores y moteos) y su relación con el estrato gravoso-pedregoso permiten utilizar esos parámetros, fácilmente observables en el campo, como instrumentos para interpretar el régimen hídrico de los suelos. El mapa de Valcarcel, útil en el contexto general del bosque, tiene limitaciones para su uso en pequeñas áreas debido a la escala, lo que obligó a describir los suelos de las parcelas en el contexto de este estudio.

Tanto los criterios de Hetsch y Hoheisel, sintetizados en el concepto de hidrosecuencia, como los utilizados por Valcarcel, fueron considerados en la formulación y ejecución metodológica de este trabajo, sirviendo de base para la estratificación de las áreas de las parcelas y para la selección de las variables ambientales o de sitio empleada en el análisis.

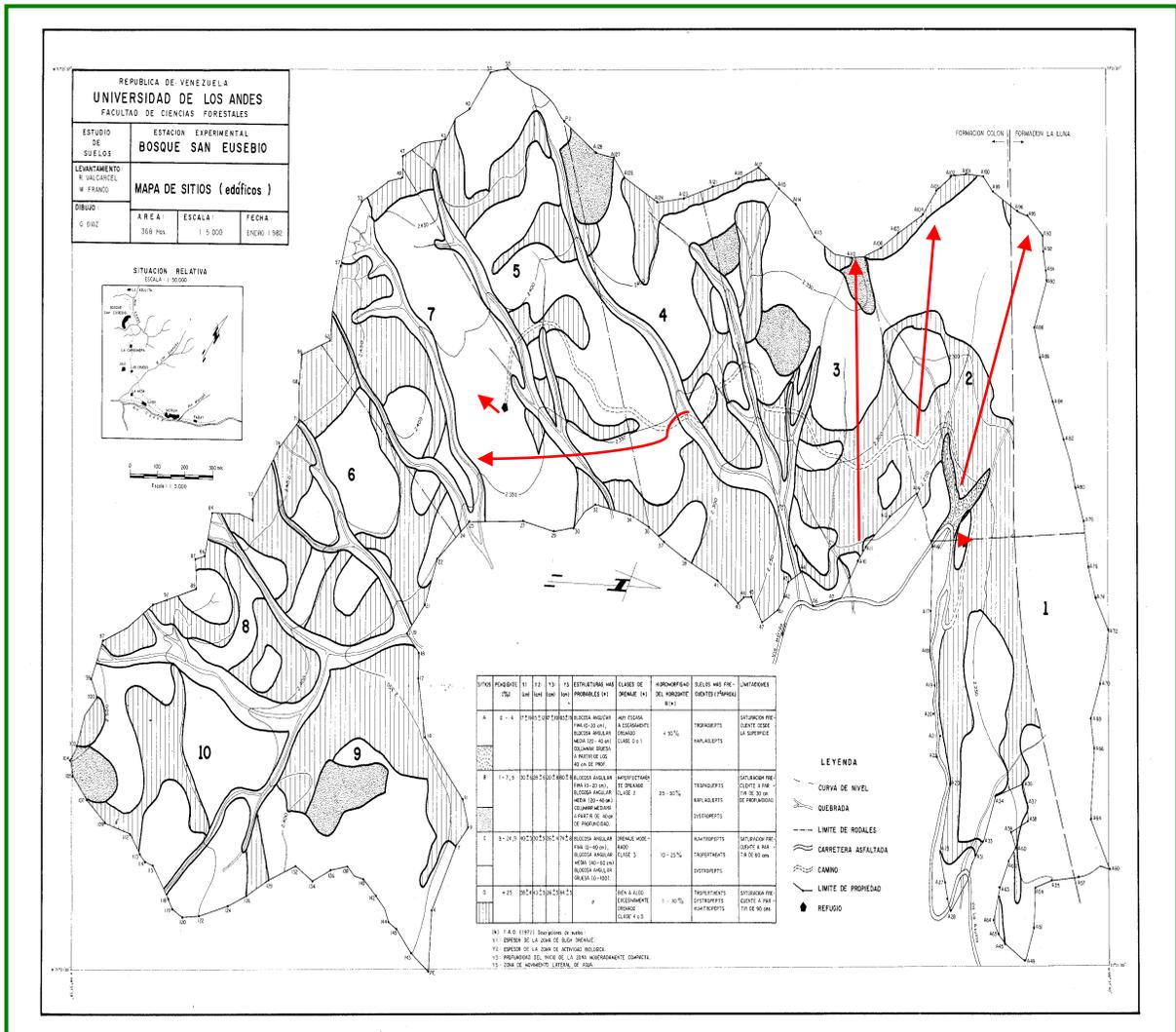


Figura 2.4. Mapa de Sitios del Bosque Universitario San Eusebio. (Valcarcel, 1982)

Transectas de muestreo de este estudio (36 parcelas) →

**Cuadro 2.5.** Leyenda del Mapa de Sitios del Bosque Universitario San Eusebio. (Valcarcel, 1982)

SITIOS	PENQUENTE (%)	Y1: (cm)	Y2: (cm)	Y3: (cm)	Y5 (cm)	ESTRUCTURAS MAS PROBABLES (*)	CLASES DE DRENAJE (*)	HIDROMORFISMO DEL HORIZONTE B (*)	SUELOS MAS FRECUENTES (7º APROX.)	LIMITACIONES
A	0 - 4	17 ± 19	15 ± 12	17 ± 19	83 ± 19	BLOCOSA ANGULAR FINA (0-20 cm), BLOCOSA ANGULAR MEDIA (20-40 cm) COLUMNAR GRUESA A PARTIR DE LOS 40 cm DE PROF.	MUY ESCASA A ESCASAMENTE DRENADO CLASE 0 a 1	+ 50 %	TROPAQUEPTS HAPLAQUEPTS	SATURACION FRECUENTE DESDE LA SUPERFICIE
B	1 - 7, 9	30 ± 6	28 ± 6	20 ± 8	80 ± 8	BLOCOSA ANGULAR FINA (0-20 cm), BLOCOSA ANGULAR MEDIA (20-40 cm) COLUMNAR MEDIANA A PARTIR DE 40 cm DE PROFUNDIDAD.	IMPERFECTAMENTE DRENADO. CLASE 2	25 - 50 %	TROPAQUEPTS HAPLAQUEPTS DYSTROPEPTS	SATURACION FRECUENTE A PARTIR DE 30 cm. DE PROFUNDIDAD.
C	8 - 24, 9	40 ± 3	30 ± 5	26 ± 4	74 ± 8	BLOCOSA ANGULAR FINA (0-40 cm), BLOCOSA ANGULAR MEDIA (40-60 cm) BLOCOSA ANGULAR GRUESA (0-100).	DRENAJE MODERADO CLASE 3	10 - 25 %	HUMITROPEPTS TROPERTHENTS DYSTROPEPTS	SATURACION FRECUENTE A PARTIR DE 60 cms.
D	+ 25	58 ± 4	43 ± 5	36 ± 5	64 ± 5	//	BIEN A ALGO EXCESIVAMENTE DRENADO CLASE 4 a 5.	1 - 10 %	TROPERTHENTS DYSTROPEPTS HUMITROPEPTS	SATURACION FRECUENTE A PARTIR DE 90 cms.

**LEYENDA**

 CURVA DE NIVEL

 QUEBRADA

 LIMITE DE RODALES

 CARRETERA ASFALTADA

 CAMINO

 LIMITE DE PROPIEDAD

 REFUGIO

(\*) F.A.O. (1977) Descripciones de suelos:  
 Y1: ESPESOR DE LA ZONA DE BUEN DRENAJE.  
 Y2: ESPESOR DE LA ZONA DE ACTIVIDAD BIOLÓGICA.  
 Y3: PROFUNDIDAD DEL INICIO DE LA ZONA MODERADAMENTE COMPACTA.  
 Y5: ZONA DE MOVIMIENTO LATERAL DE AGUA.

## **CAPÍTULO III**

### **MATERIALES Y MÉTODOS**

#### **3.1. Sitio de Estudio**

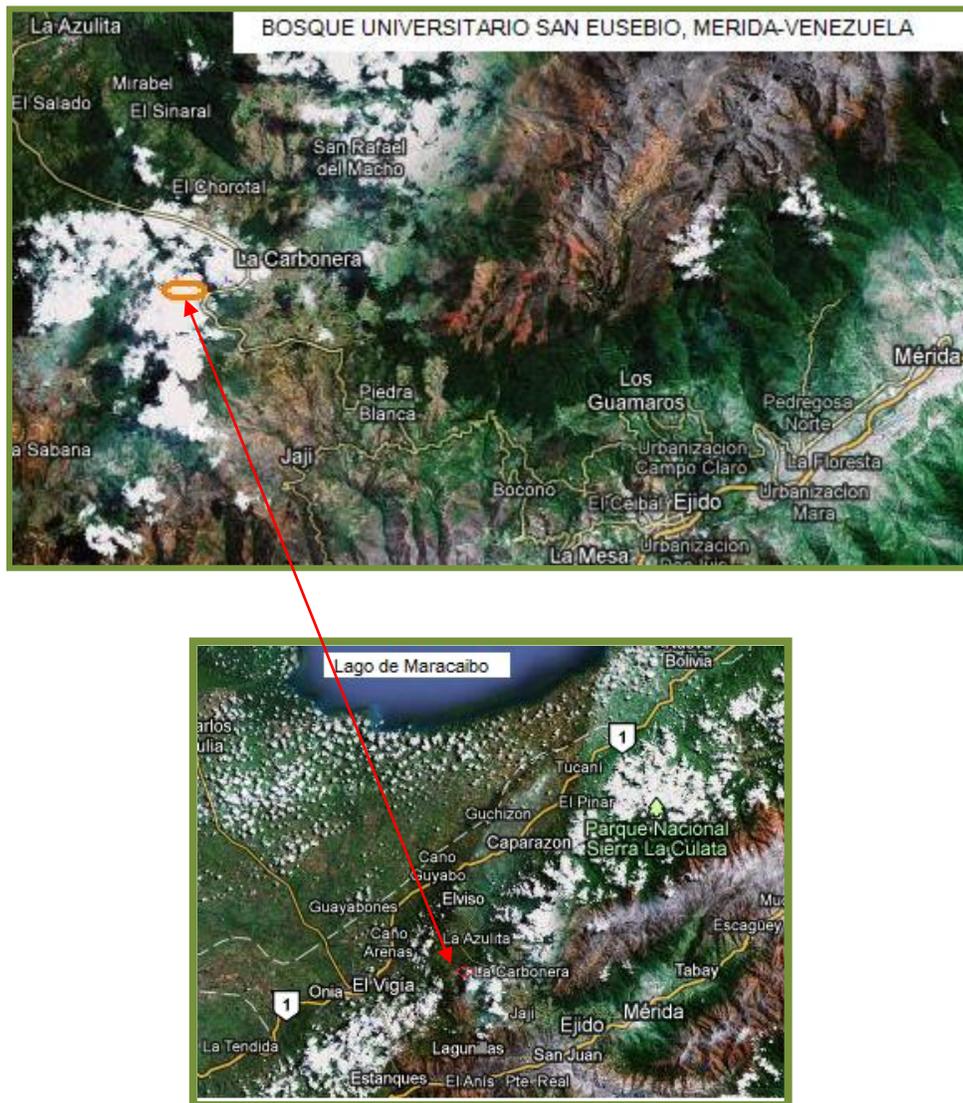
##### **3.1.1. Localización**

El Bosque Universitario San Eusebio (BUSE), se encuentra situado en la Sierra del Norte, Cordillera de los Andes, entre los 8° 37'40" y 8° 37'10" de latitud Norte y las longitudes 71° 21'00" y 71° 22'10" Oeste, sobre la vertiente Norte del pico El Tambor en la cuenca del río Capaz, que drena sus aguas hacia la cuenca del Lago de Maracaibo. La topografía es accidentada, con pendientes desde muy suaves hasta muy pronunciadas (Valcarcel, 1982; Rangel, 2004).

El sitio de trabajo está, localizado entre 2.200 y 2.500 m.s.n.m., en el sector San Eusebio (La Carbonera) del Municipio Andrés Bello del Estado Mérida, aproximadamente a 70 km de distancia de la ciudad de Mérida y a 20 km de La Azulita (Figura 3.1). El BUSE comprende 360 ha de vegetación boscosa primaria, muy poco disturbada en una pequeña parte de la superficie y un lote de 8 ha de plantaciones experimentales de coníferas establecido en un antiguo pastizal.

##### **3.1.2. Geología y Suelos**

El BUSE se encuentra mayormente sobre la Formación Colón del Cretáceo. Según Useche (1972) en el área los afloramientos de la Formación Colón son extensos y de gran espesor (500-600 m). Litológicamente está constituida por lutitas estratificadas, de color negro, no calcáreas y meteorizando superficialmente en color pardo amarillento, intercaladas a intervalos relativamente amplios de altitud con areniscas muy finas y limonitas. Ramírez y Campos (1969) relacionan la Formación Colón con un relieve escalonado de colinas redondeadas. Ello se evidencia en el sitio de estudio, cuyas pendientes varían desde muy suaves hasta muy fuertes (1 a 80%).



**Figura 3.1:** Ubicación relativa del área de estudio en la Sierra del Norte, Andes merideños, vertiente N hacia el Lago de Maracaibo (2.250 – 2400 m.s.n.m). (Google image).

Hetsch y Hoheisel (1976) se refieren a la geología y relieve del BUSE, como sigue: “... *la parte baja del bosque corresponde a Lutitas de la Formación Colón, del Cretáceo. Esta roca se meteoriza rápidamente para formar un material arcillo limoso. A continuación hacia arriba aparece un pequeño estrato de la Formación Mito Juan, del Cretáceo, rica en limonitas y, finalmente sigue la Formación Mirador, la que se caracteriza por un cambio frecuente entre estratos puros de arcilla y estratos de arenisca. La arenisca está conformada, en parte, por material cuarcítico muy duro. En este contexto debe considerarse al relieve, conformado por alternancia de aplanamientos y niveles de más pendiente. La red hidrológica añade*

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*  
*conformaciones topográficas adicionales (particulares). A través de todo ello se origina gran heterogeneidad a nivel de pequeñas áreas.”*

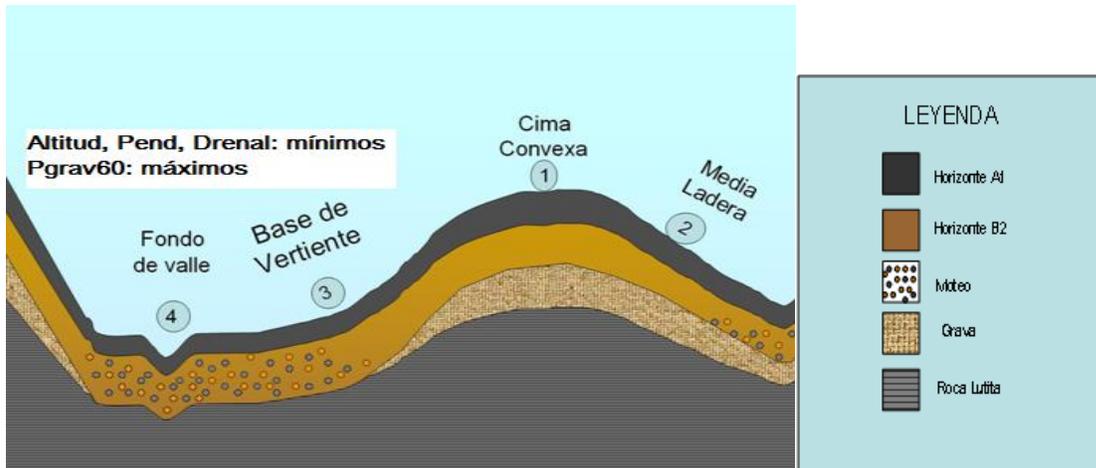
La meteorización de la roca lutita, estratificada y diaclasada, bajo un clima húmedo permitió el disectado profundo de cauces y la activación de procesos geomorfológicos propios de vertientes empinadas con material de texturas finas. Los cambios climáticos, y consecuentemente de la cobertura vegetal, determinaron fases de intensa erosión a fines del pleistoceno, todo lo cual ha determinado la topografía actual (Hetsch y Fölster, 1982). Las Figuras 3.2 a 3.7 representan ejemplos del relieve. El mismo se caracteriza por *vertientes* empinadas (2) que terminan en *cimas* convexas agudas o de cierta amplitud y poca pendiente (1) y por *fondos de valle* (4) muy estrechos entre vertientes en V, a veces bordeados por *bases de vertiente* (3).

La variabilidad de *sitios* (en el sentido topográfico-ecológico) está influenciada por tres factores: a) la variabilidad del sustrato geológico, constituido por un espeso manto de roca lutita, laminada e inter-estratificada con delgados estratos de arenisca muy fina y limonita; b) los cambios en la pendiente local, que además ocurren a corta distancia; y c) la cubierta de sedimentos de vertiente resultante de la dinámica de erosión y sedimentación en una topografía bastante accidentada (Hetsch y Hoheisel, 1976; Grimm y Fassbender, 1981; Valcarcel, 1982).

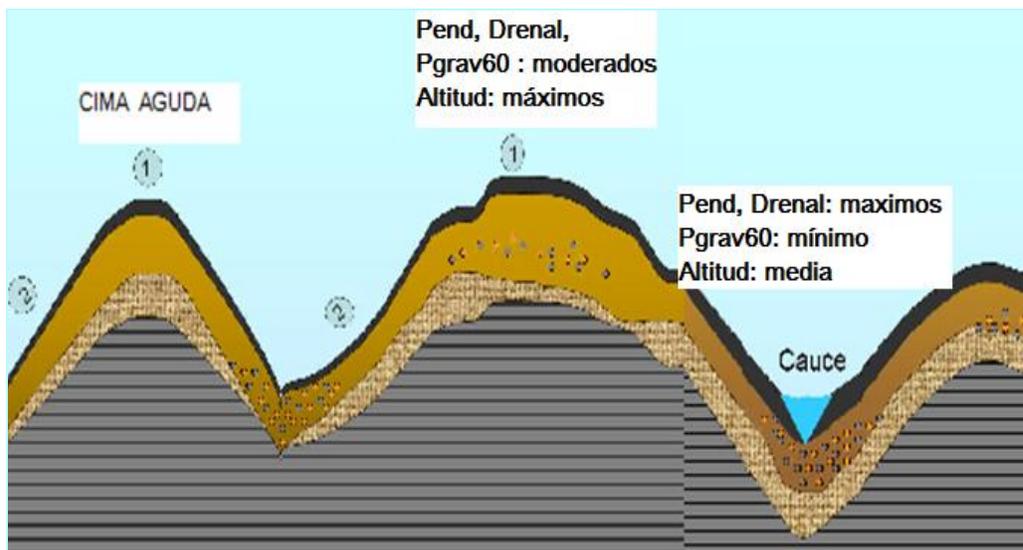
En ese contexto, Franco (2008, com. personal) afirma: “Es casi imposible ubicar una parcela de una hectárea en la zona de estudio, sin incluir una relativa alta variabilidad de pendientes y suelos. La combinación pendiente-sustrato edáfico determina el régimen y el balance hídrico de los sitios, y con ello, la disponibilidad de humedad y aire para los sistemas radicales de las plantas, ello debe influir en la variabilidad de las comunidades arbóreas”. Grimm y Fassbender (1981) describen los suelos del BUSE como de alta acidez y Al intercambiable, bajo porcentaje de saturación en bases, reducida capacidad de intercambio catiónico y alto contenido de materia orgánica en el horizonte A1.

En general, predominan los suelos arcillo-limosos y franco arcillo-limosos, mostrando una gran variabilidad en profundidad, desarrollo estructural y condiciones de drenaje de acuerdo con la pendiente. La pedogénesis diferencial de los suelos está influenciada por la pendiente, la posición en el relieve, la edad y espesor del sedimento de vertiente y el drenaje, de donde se deriva la textura y el desarrollo estructural. De todo ello se deriva el carácter hidromórfico de los perfiles, desde el excesivamente drenado hasta el de prolongada saturación (Franco, com. pers.).

Grimm y Fassbender (1981) describen los suelos del BUSE como de alta acidez (pH 4.2-5) y Al intercambiable, valores bajos de fósforo total, bajo porcentaje de saturación en bases, reducida a media capacidad de intercambio catiónico (12-18meq/100g de suelo), y alto contenido de materia orgánica en el A1 (5 – 8 % C). Los suelos corresponden a un régimen de humedad údico (Márquez, 1988).



**Figura 3.2:** Ejemplo de conformación del terreno en el Bosque Universitario san Eusebio. Perfil idealizado en base a las transecciones del estudio.



**Figura 3.3:** Tipos de formas del terreno evolucionadas sobre roca lutita en San Eusebio. Perfil idealizado en base a las transecciones del estudio.



**Figura 3.4:** Cimas convexas y cauce disectado profundamente, visibles en áreas deforestadas



**Figura 3.5:** Vertientes de variable pendiente con posiciones de *base de vertiente* y *fondo de valle*. Al fondo parte del Bosque Universitario San Eusebio.



**Figura 3.6:** Media ladera muy empinada de suelo muy delgado sobre el estrato gravoso. La deforestación y el pastoreo han degradado al suelo.



**Figura 3.7:** Variación de las formas del relieve a corta distancia visible en áreas deforestadas. Cimas de poca pendiente, *medias laderas empinadas* y estrechos *fondos de valle*.

### **3.1.3. Clima**

El clima del área se puede resumir como húmedo estacional de montaña, mesotérmico, con isoterminia anual, alta humedad y neblinas durante todo el año (Sarmiento *et al*, 1971). Hetsch y Hoheisel reportan una precipitación promedio de 1.489 mm/año (promedio de 6 años: 1967-1972 + 1973-1974) con cuatro meses de menor precipitación: Diciembre a Marzo, sin llegar a ser secos en la mayoría de los años ( $P = 2T$ ). La humedad relativa del aire (HR%) tiene un valor promedio anual de 84%. La temperatura media anual es de 12,6 °C, la máxima media 22 °C y la mínima media 5 °C. Ocasionalmente hay períodos sin lluvia de carácter extraordinario, como en Diciembre 63-Enero 64 cuando se presentaron 40 días continuos sin lluvia y una ETP igual a 100 mm (reporte de Veillon citado por Hetsch y Hoheisel, 1976); y, más recientemente, el intenso y largo período seco Noviembre 2009 – Abril 2010. La HR% media es de 89%, en meses secos baja a 84 %. Casi a diario se observa en las primeras horas de la tarde la formación de neblinas y nubes, fenómeno que se debe a la condensación de las masas de aire provenientes del sur del Lago de Maracaibo (Hetsch y Hoheisel, 1976; Hetsch y Fölster, 1982; García, 1992).

La condición climática húmeda, asociada al ambiente de montaña es esencial para el desarrollo de la Selva Nublada. Sin embargo, a pesar de la relativa permanente humedad, en el área de estudio la precipitación se distribuye en un período lluvioso desde Abril a Noviembre, donde las mismas superan los 100 mm mensuales, y un período significativamente menos lluvioso de Diciembre a Febrero. Ello puede observarse en el Climadiagrama del sitio La Cuchilla, ubicado entre el BUSE y Las Cruces, a unos 12 km de ambos (Figura 3.8).

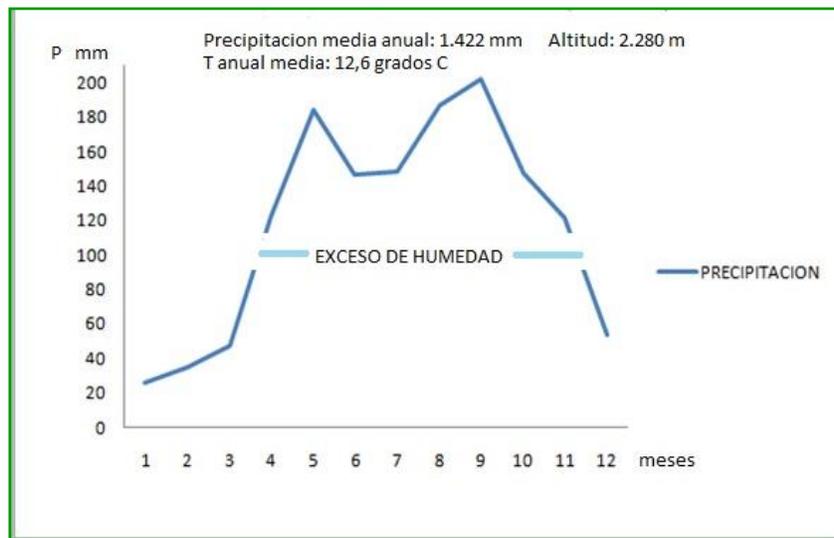
La distribución de la precipitación determina excesiva saturación en los suelos arcillosos de sitios planos y fondos de valle durante la temporada lluviosa y variable déficit de humedad en los sitios más inclinados y gravoso-pedregosos durante la usualmente corta temporada de menor precipitación (Enero-Febrero). Ataroff y Rada (2000) reportan una precipitación horizontal equivalente al 9% de la precipitación vertical en una selva nublada de los Andes venezolanos (La Mucuy). En el BUSE esa misma proporción equivaldría a 130 mm anuales aproximadamente. Ese aporte adicional de agua líquida al ecosistema, además de la alta humedad atmosférica durante las horas de la tarde y la noche deben ser considerados como factores influyentes en el balance hidrológico, especialmente atenuantes durante los períodos potencialmente deficitarios de humedad en el suelo. Atendiendo al régimen de lluvias y su variación interanual, y a la pendiente y

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

conformación del perfil de suelo, en el bosque San Eusebio pueden presentarse tres condiciones generales:

- a) Sitios con déficit de humedad (medias laderas de pendientes muy altas con suelos extremadamente gravoso-pedregosos) durante la temporada menos húmeda y especialmente durante sequías muy ocasionales de intensidad significativa (por ejemplo, Diciembre 2009 - Abril 2010);
- b) Sitios con deficiencia de aireación de duración variable, desde pocos días a semanas o meses (sitios en fondos de valle y cimas de reducida pendiente, de texturas arcillosas y débil estructuración) durante la larga temporada húmeda;
- c) Sitios mésicos, sin situaciones de estrés significativo todo el año.

La cualidad de los sitios podría estar influenciando el desarrollo de los sistemas radicales de las especies (profundidad y densidad) y posiblemente el grado de desarrollo de micorriza. Todo lo cual debería reflejarse en el desarrollo de la vegetación boscosa. Y a su vez, especies de enraizamiento profundo pueden atenuar el impacto del déficit hídrico en la parte superior del suelo.



**Figura 3.8:** Distribución de la Precipitación del sitio La Cuchilla (a 12 km del BUSE)

### 3.1.4. Vegetación

El área corresponde al *Bosque Andino Mixto* con dos subtipos: con o sin *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso) según Lamprecht y Veillon (1957), a la Selva Nublada Montano Alta propuesta por Sarmiento *et al* (1971), y referida por Ataroff y Sarmiento (2004), y a la típica Selva Nublada de la Sierra del Norte de Los Andes venezolanos, según Veillón (1985).

Según el sistema de Holdridge (Ewel y Madriz, 1968) el Bosque San Eusebio corresponde a la zona de vida “Bosque Húmedo Montano Bajo”, y según la clasificación de Pittier (1937) es un típico “Bosque Nublado Andino”; según la propuesta de Sarmiento *et al* (1971) corresponde a una “Selva Nublada Montano Alta (2.250 - 2.550 m.s.n.m.)”, perennifolia, mixta, alta y de dosel irregular. Ataroff y Sarmiento (2004) la describen como una Selva Nublada montano alto, siempreverde, con más de 100 spp. de árboles y un dosel muy irregular de 20-30 m en el límite inferior (2.200 m), que se reduce hasta 10 m en el límite superior (2.900 a 3.000 m). En el cuadro 3.1, se presenta la información sobre clasificación de la vegetación del área de estudio, la cual coincide en líneas generales con los tipos de vegetación señalados en función de la altitud por Estrada (2003). Por otra parte, según Guevara (2007) el Herbario MER (ULA-Forestal) registra al menos 114 especies de árboles y palmas ubicadas taxonómicamente en 45 familias. Así mismo, existen estudios para la flora epifítica (León *et al.* 2006, Engwald 1999). La lista de espermatophyta y pterydophyta más completa generada hasta el momento contiene 369 especies ubicadas en 77 familias (Engwald, 1999). Se han identificado en la flora briofítica 17 especies de musgos (León, 2005), y en la flora pteridofítica 78 especies pertenecientes a 35 géneros ubicados en 19 familias (Ricardi y Marín, 1996).

**Cuadro 3.1.** Nomenclatura de la Vegetación del área de estudio (BUSE), según varios autores

Autor	Vegetación
Pittier (1937)	Bosque mesotérmico y bosque meso- microtérmico.
Hueck (1960)	Bosques higrófilos y mesòfilos de las sierras en la región andina.
Ewel y Madriz (1968)	Bosque Húmedo Montano Bajo.
Vareschi (1970)	Selva Andina.
Monasterio y Reyes (1980)	Selva Nublada.
Huber y Alarcón (1986)	Bosque ombròfilo montano siempreverde.
Cuatrecasas(1957, 1958)	Bosque Subandino Lluvioso y Bosque Andino
Luteyn (1999)	Bosque Subandino Lluvioso y Bosque Andino.
Ataroff y Sarmiento (2003)	Selva Nublada

### 3.2. MÉTODOS

#### 3.2.1 Levantamiento de la Vegetación

Un elemento relativamente complejo de definir es el número mínimo de parcelas requerido en cada sitio para alcanzar niveles óptimos de diferenciación. Hetsch y Hoheisel lograron establecer diferencias significativas entre sus unidades de muestreo con apenas 3 por sitio. El tamaño de la muestra en estudios forestales realizados en el área es normalmente de una hectárea y es usual acudir a la curva especies-área para definir si el tamaño de la muestra es el adecuado. En estudios ecológicos se utiliza frecuentemente el décimo de hectárea o menos (Gentry, 1982, 1993; Aymar y Cuello, 1999; Aranguren 2009), dependiendo de la complejidad del bosque, pero con suficientes repeticiones.

En este estudio se realizó un muestreo estratificado por clases de pendiente. Las unidades muestrales se ubicaron tratando de garantizar la mayor homogeneidad posible en las condiciones de pendiente, las que se dividieron en cuatro clases: A: Menos de 10%; B: 10 – 25%; C: 25 – 40% y D: Más de 40%. Se levantaron 9 parcelas por cada clase, de 1/10 de ha (20 x 50 m<sup>2</sup>), para un total de 36 parcelas y 3,6 ha, localizadas entre 2.250 y 2.400 m.s.n.m (Cuadro 3.2). La superficie muestreada constituye el 1% del área total del BUSE y el 1,5% de la superficie en la franja altitudinal señalada.

**Cuadro 3.2.** Localización geográfica de las parcelas en el BUSE

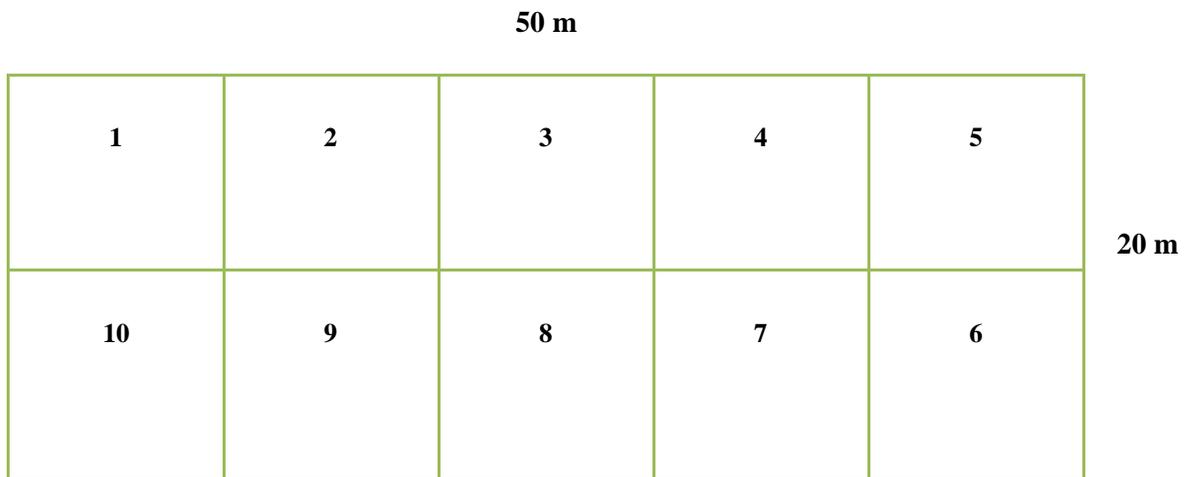
Parcelas	Altitud	Coord. Norte	Coord. Oeste	P %	Parcelas	Altitud	Coord. Norte	Coord. Oeste	P %
<b>P1</b>	2327	N08°38'54,6"	W71°24'34,4"	70	<b>P19</b>	2349	N08°39'02,4"	W71°24'41,8"	21
<b>P2</b>	2338	N08°38'53,5"	W71°24'33,2"	62	<b>P20</b>	2367	N08°39'01,8"	W71°24'45,7"	27
<b>P3</b>	2339	N08°38'52,8"	W71°24'33,3"	72	<b>P21</b>	2340	N08°39'03,0"	W71°35'00,0"	57
<b>P4</b>	2315	N08°38'50,0"	W71°24'33,0"	47	<b>P22</b>	2330	N08°39'03,9"	W71°24'36,5"	23
<b>P5</b>	2380	N08°38'48,2"	W71°24'32,1"	27	<b>P23</b>	2320	N08°39'04,0"	W71°24'36,0"	4
<b>P6</b>	2355	N08°38'50,7"	W71°24'31,1"	14	<b>P24</b>	2300	N08°39'03,5"	W71°24'35,5"	27
<b>P7</b>	2343	N08°38'48,6"	W71°24'31,1"	21	<b>P25</b>	2340	N08°39'12,5"	W71°24'35,1"	33
<b>P8</b>	2350	N08°39'21,0"	W71°24'42,7"	7	<b>P26</b>	2359	N08°39'12,1"	W71°24'36,3"	41
<b>P9</b>	2352	N08°39'20,8"	W71°24'46,0"	43	<b>P27</b>	2374	N08°39'11,8"	W71°24'40,4"	26
<b>P10</b>	2385	N08°39'20,7"	W71°24'49,9"	5	<b>P28</b>	2380	N08°39'09,0"	W71°24'41,1"	33
<b>P11</b>	2390	N08°39'20,7"	W71°24'49,9"	4	<b>P29</b>	2363	N08°39'11,8"	W71°24'42,0"	7
<b>P12</b>	2342	N08°39'21,1"	W71°24'40,7"	63	<b>P30</b>	2385	N08°39'11,7"	W71°24'42,1"	18
<b>P13</b>	2255	N08°39'22,3"	W71°24'25,1"	5	<b>P31</b>	2360	N08°39'11,5"	W71°24'41,7"	5
<b>P14</b>	2352	N08°39'03,2"	W71°24'39,4"	11	<b>P32</b>	2362	N08°39'11,5"	W71°24'45,5"	4
<b>P15</b>	2378	N08°39'02,0"	W71°24'48,8"	53	<b>P33</b>	2380	N08°39'12,1"	W71°24'47,0"	7
<b>P16</b>	2381	N08°39'00,5"	W71°24'52,1"	29	<b>P34</b>	2410	N08°39'11,5"	W71°24'47,5"	10
<b>P17</b>	2391	N08°38'57,0"	W71°24'54,0"	12	<b>P35</b>	2315	N08°39'22,5"	W71°24'39,0"	33
<b>P18</b>	2351	N08°39'03,7"	W71°24'40,1"	25	<b>P36</b>	2410	N08°38'28,4"	W71°24'40,0"	12

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

En atención a la variabilidad topográfica a cortas distancias existente en el bosque, y a la necesidad de ubicar el mismo número de parcelas en cada clase de pendiente, se procedió a establecer las parcelas de estudio en la siguiente forma:

Se tomó como pica base la vía interna del bosque, que corre aproximadamente en sentido Norte-Sur. A partir de allí se abrieron 6 picas en dirección perpendicular a las curvas de nivel, de forma tal que en los recorridos pudiera haber mayores posibilidades de encontrar laderas suaves y fuertes, hondonadas y cimas, y, en consecuencia mayores oportunidades de áreas de diferente pendiente y, además, suficientemente grandes (mayores a 1.000 m<sup>2</sup>), enmarcadas en las clases de pendientes definidas para el muestreo. En las primeras transecciones abiertas (1 a 4) se fueron estableciendo parcelas en cada área apta por su tamaño y comprendida en un 80% o más dentro de una clase de pendiente; en las últimas dos picas se establecieron las parcelas en función de completar el número necesario por clase de pendiente. En la Figura 2.4 se delineó el curso aproximado de las transecciones y en el cuadro 3.2 se presenta la ubicación (coordenadas y altitud) de cada parcela.

Las parcelas se subdividieron en cuadrículas de 10 x 10 m<sup>2</sup>, resultando 10 subparcelas de 100 m<sup>2</sup> (Figura 3.9).



**Figura 3.9.** Tamaño y forma de las parcelas de muestreo.

En este estudio, considerando hipotéticamente que la influencia de las condiciones de sitio pudiera expresarse en forma más determinante al incluir la vegetación de menor desarrollo, el inventario forestal se realizó a partir de 5 cm de dap en toda la parcela e incluyó la especie, diámetro a 1,30 m del suelo, altura total y de fuste, posición sociológica y vitalidad. Gran número de estudios de

vegetación han incluido los árboles a partir de 10 cm de dap, aunque cada vez con más frecuencia se levanta la vegetación a partir de diámetros inferiores; Aymard (2006) y Linares (2008), por ejemplo, inventariaron a partir de 2,5 cm de diámetro. El efecto de inventariar a partir de 5cm, y no de 10 cm, sobre los resultados en número de especies, abundancia y área basal es analizado más adelante.

La vegetación de sotobosque (menor a 5 cm dap) se levantó en cada parcela de 1000 m<sup>2</sup>, en 5 submuestras de 4x5 m<sup>2</sup>, establecidas por sorteo en 5 de las 10 subparcelas de 100 m<sup>2</sup>. En estas submuestras de regeneración se tomó la abundancia por especies, y la clase de tamaño (altura), considerándose todas las especies arbustivas y la regeneración de las especies arbóreas, además de lianas, helechos herbáceos y gramíneas. Este levantamiento se realizó previo al inventario forestal de la masa arbórea debido al disturbio en el sotobosque que ello puede causar.

### **3.2.2. Levantamiento de información sobre los Sitios**

El área de estudio tiene una superficie de 360 ha de selva nublada. Las condiciones de pendiente y de sitio (en el contexto edáfico-hídrico) asociadas son muy variables a corta distancia. Como ya se comentó, a los fines de orientar y facilitar el muestreo se estratificaron las áreas en cuatro clases de pendientes, lo que tiene relación con la evolución geomorfológica reciente del área, y, a través de ello, con la variabilidad en la constitución física del perfil de suelo.

Según Hetsch y Hoheisel (1976), sitios planos (menor a 10 % de pendiente) corresponden a superficies muy estables no afectadas por movimientos o procesos erosivos recientes, resultando suelos profundos y muy evolucionados. Pendientes moderadas (10 a 25%) corresponden a superficies moderadamente afectadas en una fase de erosión antigua, pero no afectadas en la más reciente, correspondiendo a suelos de evolución intermedia. Pendientes más fuertes (25 a 40%) derivan en suelos muy afectados en la fase de erosión más reciente, siendo suelos en proceso de formación (muy jóvenes) en detritus coluviales recientes de moderada profundidad y alta gravosidad y pedregosidad. Pendientes superiores a 40% corresponden a vertientes barridas por el último proceso erosivo, y recubiertas por coluvio reciente, muy gravoso-pedregoso y poco meteorizado, con un perfil edáfico muy poco desarrollado. Todo ello tiene implicaciones para la dinámica hídrica, y podría tener consecuencias para la vegetación boscosa (composición florística y estructura), pese a la relativa benignidad del clima húmedo y de temperaturas moderadas.

Aproximadamente en cada centro de parcela de 1000 m<sup>2</sup> se describió el perfil de suelo hasta 1,3 m mediante barrenamiento, o hasta el estrato gravoso-pedregoso (más de 60% grava) si era más superficial, pues por lo general éste no permite el paso del barreno. Se registraron los horizontes, textura, estructura, color, moteos, raíces, compactación, pedregosidad y drenaje interno. La pendiente y las propiedades del perfil de suelo, permitieron identificar la correspondencia con los sitios de la hidrosecuencia propuesta por Hetsch y Hoheisel (1976) y su simplificación a cuatro tipos de sitios establecidos para este trabajo.

El levantamiento de suelos siguió la metodología de Franco (1982) quién define lo que él llama “tipos ecopedológicos”, es decir, tipos de suelos descritos e interpretados con enfoque ecológico. En ese contexto, el estudio de los suelos se dirigió a la interpretación de tres componentes del perfil de suelo:

- a. Dinámica de la materia orgánica: Para ello se tomó nota de la cobertura y espesor del mantillo orgánico y de la malla de raicillas (raíces de diámetro inferior a 5 mm), normalmente en el mantillo y parte superior del A1. El mantillo se catalogó en 3 tipos y 9 subtipos en base a la presencia y desarrollo de los horizontes orgánicos OL, OF y OH. (OL: “litter”, material reciente; OF: material fermentado en proceso de descomposición media que permite reconocer restos de hojas, flores, frutos, semillas y ramas; OH: “humus”, material fuertemente descompuesto, finamente granulado, que no permite reconocer la procedencia original. Como estimación del grado de desarrollo se utilizó el espesor y cobertura de las capas.

Tipos más desarrollados (dinámica más lenta):

- ✓ Tipo A1: OL, OF y OH presentes con más de 90% de cobertura.
- ✓ Tipo A2: OL, OF y OH con 50 a 90% de cobertura.
- ✓ Tipo A3: OL, OF y OH con menos de 50% de cobertura.

Tipos intermedios:

- ✓ Tipo B4: Presencia de OL y OF con más de 90% de cobertura.
- ✓ Tipo B5: OL y OF con 50 a 90% de cobertura.
- ✓ Tipo B6: OL y OF con menos de 90% de cobertura.

Tipos menos desarrollados (dinámica más rápida):

- ✓ Tipo C7: Presencia de OL con más de 90% de cobertura.
- ✓ Tipo C8: OL con 50 a 90% de cobertura.

- ✓ Tipo C9: OL con menos de 50% de cobertura.

Se asume que el desarrollo de mantillo orgánico con los tres horizontes y espesores mayores de 10 cm significa acumulación de materia orgánica sobre el suelo como consecuencia de reciclaje inhibido por alguna combinación de factores (acidez, relación C/N del material desfavorable, excesivo humedecimiento, bajas temperaturas). En el otro extremo, un mantillo orgánico con sólo material reciente y de poca cobertura indica prevalencia de la exportación por flujos superficiales o por rápido reciclaje del material orgánico, o ambos. El Tipo A1 corresponde al extremo de máxima acumulación orgánica y el Tipo C9 a la mínima.

- b. Constitución del perfil edáfico en relación a material originario, estratificación textural, material de grava y pedregosidad, grado de meteorización.
- c. Descripción del carácter hidromórfico del perfil, especialmente en base a color, moteo, estructura, grado de compactación, nivel de humedad y eventual flujo subsuperficial. Esta información permitió asignar el “sitio” a la parcela (1 a 6 según la hidrosecuencia).

Además de la descripción clásica del perfil de suelo (horizontes, espesor, color, moteo, textura, estructura, grava y raíces), y su correspondencia en la hidrosecuencia (sitio), se tomaron los siguientes parámetros cuantitativos y cualitativos a los fines de establecer la existencia o no de correlaciones con los parámetros de la vegetación (en paréntesis se colocó el código usado en gráficos y cuadros):

**Cuantitativos:**

- ✓ Pendiente en porcentaje de la parcela, producto del promedio de las mediciones de pendientes en las 10 subparcelas (**Pend %**).
- ✓ A1 en cm, indicando el grosor de este horizonte (**A1**).
- ✓ Drenaje libre, que indica la profundidad en cm del perfil con las clases de drenaje excesivamente drenado y bien drenado (**Drenal**).
- ✓ Profundidad del estrato con el máximo contenido de grava y pedregosidad, la que expresa en cm la profundidad del contenido de grava y pedregosidad superior a 60% (**Pgrav60**).

**Cualitativos:**

- ✓ Sitio, se refiere al tipo de sitio, cuya interpretación integra características físico-hidromórficas del perfil y va del 1 al 6, desde el mejor al peor drenado (**Sitio**).

- ✓ Mantillo orgánico, es una interpretación del grosor y grado de descomposición del material orgánico sobre el suelo, considerando la presencia o ausencia de los horizontes orgánicos OL, OF y OH (**Mantil**).
- ✓ Posición topográfica: cima, media ladera, base de vertiente y fondo de valle (**Topog**).

### **3.2.3. Procesamiento inicial de los Datos**

Este procesamiento se realizó mediante un programa del Instituto de Investigaciones para el Desarrollo Forestal (INDEFOR), realizado por el profesor Noel Ogaya e instrumentado por el Ing. For. Julio Serrano. Se obtuvieron los parámetros usuales del inventario ecológico-forestal para cada árbol y por parcela: especie, abundancia (ind/ha), área basal o dominancia (m<sup>2</sup>/ha), IVI, posición sociológica (emergente, superior, medio o inferior) y la vitalidad (sano, enfermo, muerto).

El Índice de Valor de Importancia (IVI) integra a la Abundancia % + Dominancia % + Frecuencia % de cada especie (Curtis & McIntosh, 1957; Matteucci & Colma, 1.982). El IVI, al igual que los parámetros que lo conforman, permite jerarquizar y sopesar la importancia de una especie en la comunidad vegetal. Es un índice comúnmente utilizado en el análisis de los ecosistemas forestales.

La Abundancia absoluta es el número de individuos de una misma especie en la parcela de estudio. La Abundancia Relativa (%) es la abundancia absoluta de una especie entre el número total de individuos en la parcela multiplicado por 100. La Dominancia Absoluta (m<sup>2</sup>/ha) de una especie es la suma del área basal de todos los individuos de la especie; y su relación con la sumatoria de la dominancia de todas las especies genera la Dominancia Relativa (%). La Frecuencia Absoluta es el número de subparcelas en que se presenta la especie dividido entre el número total de subparcelas; y su relación con la sumatoria de las frecuencias de todas las especies genera la Frecuencia Relativa (%). La frecuencia así calculada se refiere: a la *presencia* relativa de la especie.

La regeneración natural se ordenó por especie y categorías de altura (I: menores a 1 m de altura, II: entre 1 y 2 m de altura, y III: entre 2 m de altura y 4,99 cm de diámetro), en las 180 subparcelas levantadas (5 por parcela).

Con los resultados del procesamiento inicial se procedió a elaborar matrices que se utilizaron para los análisis multivariantes mediante el programa PC-ORD (McCune y Mefford, 1999). Similarmente, con la información sobre los sitios se elaboró una matriz de variables ambientales, la

que se incorporó al procesamiento de los datos de vegetación como matriz secundaria. Estos análisis permitieron clasificar y ordenar numéricamente la información recabada en el levantamiento de parcelas. El análisis de varianza de los promedios de los grupos conformados se hizo mediante el programa SAS.

#### **3.2.4. Análisis Multivariante**

El procesamiento y análisis de los datos se realizó mediante técnicas de análisis multivariantes, los que aplicó parcialmente Bockor (1978, 1979) al realizar análisis de agrupamiento o *cluster*, y Rollet (1984) recomienda, al sugerir el empleo de “clasificaciones automáticas”; ambos autores coinciden precisamente en trabajos relacionados con el BUSE.

En una visión retrospectiva sobre el tema, Fariñas (1996) comenta que las diferentes corrientes en el estudio de la vegetación generaron dos grandes conjuntos de métodos de análisis, uno fundamentado en el concepto de la *comunidad vegetal* que evolucionó hacia *la clasificación* y otro fundamentado en el concepto del *continuum* que condujo a los métodos de *análisis de gradiente*. Continúa que los primeros dirigen sus esfuerzos al agrupamiento de las unidades de muestreo, mientras que los segundos disponen a las mismas en forma secuencial a lo largo de gradientes reales o virtuales. La clasificación y el ordenamiento han avanzado y se han facilitado con el constante progreso tecnológico en computación, que permite realizar ahora cálculos complejos en matrices de gran tamaño en fracciones de segundo.

En este trabajo, para el análisis de vegetación se empleó una técnica jerárquica que construye agrupamientos y presenta la clasificación de los censos en forma de un dendrograma, tal como utilizaron Bockor (1978, 1979), Fariñas (1996), Aymard y Cuello (1999), y más recientemente Cuello (2002), Estrada (2003), Lozada (2008), Linares (2008) y Oyola (2009), entre otros.

Para la clasificación numérica de las unidades de muestreo de la vegetación se aplicó el análisis de conglomerados (clusters), método de Ward o método de la mínima suma de los cuadrados (Orloci, 1967; Mateucci y Colman, 1982) que reduce la variación intragrupo y aumenta la varianza intergrupos, empleando como función de semejanza la distancia Euclideana relativa. Se trata de un método de tipo politético aglomerativo, que examina pequeñas distancias entre censos o unidades de muestreo similares, conduciendo a la definición de grupos, de acuerdo a sus similitudes. Los resultados se representan a través de un dendrograma donde se jerarquizan los agrupamientos según

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

las distancias de cada grupo. Este método se aplicó a las parcelas en base a la abundancia, dominancia y al índice de valor de importancia (IVI) de las especies. A los grupos de parcelas así diferenciados se les calcularon los promedios en las variables mencionadas para fines de comparación, considerando especialmente a las especies más importantes en cada caso. Ello permitió definir en una primera aproximación “comunidades de especies arbóreas” en base a la abundancia, el IVI y la dominancia. Del mismo modo, se calcularon y compararon los promedios de las variables ambientales para los grupos de parcelas representativos de dichas comunidades, con el fin de tratar de formular hipótesis de trabajo explicativas de la diferenciación establecida y tratar de definir criterios de validación de las *comunidades de especies arbóreas* obtenidas.

Por otra parte, si el gradiente es evidente, se estudia la variación en el grado de importancia de las especies, gráfica o matemáticamente, colocando los censos a lo largo del gradiente (análisis directo). Si el gradiente no es reconocible directamente se considera virtual, y se procede con un análisis indirecto, ordenando las unidades de muestreo, tomadas aleatoriamente y usando su composición florística como criterio, considerando hipotéticamente que tal ordenamiento vegetal, puede contribuir a revelar por lo menos un gradiente ambiental (Whittaker 1967, 1973, 1975; Fariñas 1996).

Los métodos de análisis indirecto de gradiente, el caso más frecuente y generalizado, colocan los censos a lo largo de ejes de variación florística, mientras que los métodos de clasificación generan agrupamientos de los censos de acuerdo a sus afinidades florísticas. Ambos procedimientos pueden conducir a resultados coincidentes, a pesar de que los segundos enfatizan la discontinuidad de las comunidades vegetales y los primeros la continuidad de la vegetación, pues los dos sistemas son capaces de detectar ambas situaciones (Fariñas 1996).

En este estudio, se ordenaron las unidades de muestreo aleatoriamente bajo la hipótesis que ese análisis revelaría uno o más gradientes ambientales. Atendiendo a Fariñas (1996), ello permite considerar el presente estudio como un análisis indirecto de gradientes.

Se procedió con el análisis de gradiente (ordenamiento) en base a las matrices de vegetación (abundancia, IVI, dominancia) y de variables ambientales realizándose dos tipos de análisis multivariados:

- i. El Análisis de Componentes Principales (ACP) para la matriz de la vegetación del sotobosque ( $dap < 5\text{cm}$ ), dado su ajuste a la teoría del modelo lineal y a la conveniencia de su utilización cuando se analiza un fragmento corto de gradiente; el análisis de Componentes Principales (ACP) es el equivalente multivariante del ajuste de rectas por el método de los mínimos cuadrados, que aplica la distancia euclidiana.
- ii. El Análisis de Correspondencias Linealizado o Decorana (ACL) para la vegetación mayor ( $dap > 5\text{ cm dap}$ ), debido a que permite obtener ejes de mayor variación a condición de que la dispersión de las variables a lo largo de cada eje sea máxima. Se aplica cuando los datos se correspondan con un gradiente completo (segmento largo) y puedan ser interpretados como una tabla de contingencia de doble entrada; además permite suprimir el efecto Guttman (arco), lo cual ocurre cuando las especies no presentan distribución gaussiana.

Los análisis se realizaron a partir de la matriz de abundancia (matriz principal), en el caso del sotobosque mediante ACP, y a partir de las matrices de abundancia, IVI y dominancia (matriz principal) en la vegetación mayor, aplicando el ACL. En ambos casos se utilizó la misma matriz de variables ambientales cuantitativas (pendiente, profundidad del estrato gravoso y del suelo bien drenado, espesor del horizonte A1 y altitud) como matriz secundaria. Es pertinente mencionar que a la matriz principal se le eliminaron las especies que aparecen en menos de 5 parcelas del total de 36, descartando numerosas especies que si bien influyen poco en el ordenamiento generan “ruido” en el análisis.

El Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) o DECORANA es una técnica alternativa al ACP, que calcula, en la matriz de vegetación, la distancia entre la tabla observada y la esperada bajo la hipótesis nula que la matriz observada carece de estructura y, por ende, asimismo la vegetación. Los censos son ordenados y se les calculan las coordenadas en el plano de ordenamiento, lo que genera una estimación del óptimo a lo largo del gradiente florístico, el que representa hipotéticamente un gradiente ambiental subyacente (Fariñas, 1996).

El modelo subyacente al método del ACL es el “embalamiento de especies”, la nube de puntos es cortada en segmentos, estandarizándose cada segmento a media cero y varianza uno, luego son linealizados, produciéndose un estiramiento de la nube en dirección del gradiente más importante; el resultado es la diversidad “Beta” del gradiente tomado en desviaciones estándar. La interpretación del método se hace calculando correlaciones lineales entre las variables ambientales y

los ejes de ordenamiento (Fariñas, 1996). El ordenamiento permitió definir los ejes de mayor variación florística y su interpretación, tanto para las parcelas como para las especies.

El ACP determina los índices de correlación entre las especies y las variables ambientales, por una parte, y los ejes del ordenamiento, por la otra, permitiendo graficar los vectores de especies y variables ambientales en relación a tales ejes, lo que facilita el análisis y la discusión conjunta de factores florístico-estructurales y ambientales.

Para Austin (1985) lo importante es determinar la existencia de los gradientes ambientales, siendo éstos, en general, las dimensiones abstractas de un espacio ecológico donde la posición relativa de un sitio viene dada por su composición florística, la cual pudiera reflejar el tipo de sustrato; además las especies pueden llegar a ser indicadoras de sus condiciones, ya que responden al ambiente.

Fariñas (1996), expresa que métodos novedosos y relativamente recientes como el Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC) son usados frecuentemente. No obstante sugiere utilizar en el análisis de comunidades vegetales la siguiente secuencia de métodos de ordenamiento: Análisis de componentes principales (ACP), Análisis de correspondencia binario (AC), Análisis de correspondencia linealizado (ACL) y el Canónico de Correspondencias (ACC). En todo caso el método ACC, debe ser un análisis complementario y no el principal. Estos métodos pueden considerarse complementarios y no excluyentes.

### **3.2.5. Estimación de la Diversidad**

El Cociente de Mezcla es el índice más simple de diversidad, que se obtiene dividiendo el número de especies entre el número total de individuos en una parcela. Expresa la heterogeneidad de formaciones leñosas, mide la intensidad de la mezcla y expresa el promedio del número de individuos que representa a cada especie en la composición florística general (Lamprecht, 1954).

Por otra parte, se estimó la diversidad *Gamma* de la vegetación en el rango altitudinal muestreado y se hizo un análisis comparativo de la diversidad *Alfa* de las comunidades arbóreas diferenciadas por la clasificación en base al atributo *Dominancia*. Para ello se utilizaron índices comunes de diversidad, como el de Shannon y Simpson, integrados en la serie de números de Hill (Na). Los números de Hill pueden ser considerados como una apreciación del esfuerzo de muestreo (Dagét,

1980), y se caracterizan por obtener diferentes órdenes de la diversidad a través de la siguiente ecuación:

$$N_a = \left( \sum P_i^a \right)^{\frac{1}{1-a}}$$

Siendo  $N_a$  = el a-ésimo orden de diversidad

$P_i$  = abundancia proporcional de la especie n-ésima.

Los órdenes de  $N$  frecuentemente utilizados en estudios de diversidad son:

$N_{-\infty}$  = Número total de individuos que se requiere para muestrear las especies raras (recíproco de la abundancia proporcional de la especie más rara)

$N_0$  = Número de especies (riqueza de especies).

$N_1$  = Número de especies medianamente dominantes, dominantes y muy dominantes (exponencial del índice de Shannon).

$N_2$  = Número de especies dominantes y muy dominantes (recíproco del índice de Simpson).

$N_{+\infty}$  = Número de especies muy dominantes o más comunes (recíproco del índice de Berger- Parker).

Whittaker (1967) define la diversidad Alfa como la riqueza de especies de una comunidad particular a la que se considera homogénea. Moreno (2001) recomienda cuantificar el número de especies y su abundancia relativa (representatividad en la comunidad), expresando que lo más conveniente es presentar valores tanto de la riqueza como de algún índice de la estructura de la comunidad de tal forma que ambos parámetros se complementen. Magurran (1989) considera que al medir la abundancia relativa de cada especie, es posible identificar especies que, por su escasa representatividad en la comunidad, son más sensibles a las perturbaciones ambientales.

### **3.2.6. Diferenciación de Comunidades**

La diferenciación de comunidades vegetales debe evitar subjetividades en lo posible. Rollet (1984) propone utilizar a las clasificaciones automáticas como solución objetiva, igualmente comenta que pudiera avanzarse en metodologías que privilegien el empleo de la caracterización de los suelos para el análisis cuantitativo de la vegetación, lo que permitiría revelar una realidad más ecológica.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

En el caso de muestreos sólo de vegetación, sugiere para un análisis más fino un número más elevado de parcelas y no contentarse con una transecta, utilizar el sistema de grillas sistemáticas donde el azar está estratificado, y además, se podría obtener información para la subdivisión del bosque en porciones relativamente homogéneas desde el punto de vista florístico y silvícola.

La integración de los resultados obtenidos a través del método de clasificación y el método de ordenamiento, bajo la premisa que ambas técnicas pueden conducir a resultados semejantes cuando existen grupos naturales o un continuum de vegetación, así como de las correlaciones con las variables ambientales en cada caso, permitió formular una primera aproximación de diferenciación de comunidades. Ello fue reforzado mediante el análisis de la diversidad y de la estructura vertical de los grupos-comunidades de especies arbóreas definidas.

Finalmente, el estudio comparativo de los resultados obtenidos en la evaluación de las variables de sitio en los grupos de parcelas correspondientes a las comunidades, permitió establecer las correspondencias y diferencias entre las mismas, consolidándose una propuesta de clasificación de *comunidades arbóreas de especies vinculadas a determinadas condiciones de sitio* y se contrastaron los resultados con la hipótesis formulada. Con lo cual se espera haber cumplido con el objetivo fundamental del trabajo.

## CAPITULO IV

### RESULTADOS Y ANÁLISIS DE LA VEGETACIÓN ARBÓREA

#### 4.1. Caracterización de los Sitios

Los resultados obtenidos sobre las variables de sitio se presentan organizados de acuerdo a las clases de pendiente y a las posiciones topográficas, a los fines de analizar sus relaciones con las formas del relieve del área de estudio.

En general, en la clase de pendiente menor a 10% se ubican *cimas* y *fondos de valle*, y en la siguiente (10 a 25%) aparecen las *cimas* de mayor pendiente y las *medias laderas* menos inclinadas, ocasionalmente también *bases de vertiente*. En la siguiente clase (25 a 40%) predominan las *medias laderas* y *bases de vertiente*, y raras veces *cimas*, de pendiente muy abrupta; finalmente, sólo *medias laderas* muy empinadas es la forma de relieve en pendientes superiores a 40%. En esa misma dirección (de menor a mayor pendiente) la profundidad del drenaje libre (perfil de suelo bien drenado) se incrementa en promedio desde 42 a 95 cm y el espesor del horizonte A1 de 26 a 32 cm. La profundidad del estrato gravoso sigue la tendencia opuesta, de menor a mayor pendiente disminuye su profundidad desde 129 a 53 cm, es decir, a pendientes mayores es más superficial la pedregosidad. La altitud no muestra relación con las clases de pendiente. El mantillo orgánico es relativamente variable en las diferentes clases de pendiente, pero tiende a cambiar de tipo A (mayor desarrollo y espesor) al tipo C (más escaso y de menor cobertura) al incrementarse la pendiente. Ello puede estar relacionado con la formación de flujo superficial, en pendientes fuertes, durante lluvias de alta intensidad, por una parte, y al efecto inhibitor del mal drenaje a los organismos del suelo en sitios planos, por la otra. (Cuadro 4.1).

**Cuadro 4.1:** Promedios de las variables ambientales, según las clases de pendiente

Clase Pend %	N	Pend Media %	Topog*	Drenal cm	A1 cm	Pgrav60 cm	Altitud m	Mantillo	Sitio
< 10	10	5,7 ± 1,7	1 - 4	42,3 ± 25,2	26,2 ± 6,1	128,9 ± 30,1	2.358 ± 44	A, B, C	4, 3, (5)
10 – 24,9	9	17,2 ± 5	1 – 2 (3)	56,2 ± 20,4	27,8 ± 7,7	140,2 ± 17,9	2.365 ± 26	B, A, (C)	3, 4, (2)
25 – 40	9	29,8 ± 3.5	2 – 3 (1)	73,2 ± 22	30,4 ± 5,9	98,3 ± 24,3	2.353 ± 29	B, (C)	2, (1,3)
>40	8	58,4 ± 10,4	2 (3)	95,3 ± 13,6	32,5 ± 9,1	52,9 ± 30,3	2.342 ± 18	C, (B)	1

\*Topog: 1: cima, 2: media ladera, 3: base de vertiente, 4: fondo de valle. (En paréntesis: poco frecuente)

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

El *sitio*, considerado en el sentido de Hetsch y Hoheisel (1976), es decir, como la caracterización físico-hidromórfica del perfil de suelo, tiene en este muestreo un extremo en *fondos de valle* y *cimas* casi planas, los que corresponden al sitio 4 y 5. Se caracterizan por el drenaje interno restringido, el cual se expresa mediante la compactación y el color gris del suelo desde muy cerca de la superficie.

En las *medias laderas* de mayor pendiente domina el sitio 1, cuya particularidad es el buen desarrollo estructural y la máxima expresión de la actividad biológica, no habiendo señales de hidromorfismo, resultado que coincide con los de Valcarcel (1982). Entre los dos extremos detectados en este estudio (sitios 1 y 5), valores medios de pendiente y profundidad del estrato gravoso, determinan la aparición de los sitios intermedios (Sitio 2 y 3). Ello es expresión resultante del balance hidrológico local y de la duración e intensidad de los períodos de saturación, tal como lo demostró el estudio de Hetsch y Hoheisel ya citado. En el cuadro 4.2 se presentan los promedios de las variables ambientales según la posición topográfica. La pendiente media va desde 10% en las cimas a 39% en media ladera y 37% en base de vertiente y a 5% en fondo de valle.

**Cuadro 4.2:** Promedios de las variables ambientales, según la posición topográfica

Topografía		Pend%	A1 cm	Drenal cm	Pgrav60 cm	Altitud m
CIMA	MEDIA	10	29	51	132	2370
N=14	DE	72	68	23	26	23
	C.V.	70	23	46	20	1,0
	MINIMUM	40	18	18	74	2320
	MAXIMUM	27	42	90	150	2410
MEDIA LADERA	MEDIA	39	30	78	87	2354
N=15	DE	20	78	24	43	24
	C.V.	52	26	31	50	1,0
	MINIMUM	11	14	40	20	2315
	MAXIMUM	72	45	120	150	2410
BASE DE VERTIENTE	MEDIA	37	28	79	92	2338
N=6	DE	15	88	24	39	30
	C.V.	40	31	30	42	1,3
	MINIMUM	23	18	36	38	2300
	MAXIMUM	57	40	104	150	2378
	N	1	1	1	1	1
FONDO DE VALLE	VALOR	5	28	5	150	2255
N=1						

### *Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

Se incluye el valor del fondo de valle (5%) a título comparativo, pues se trata de una sola parcela de las correspondientes a la clase de pendiente  $\leq 10\%$ . (La posición topográfica *fondo de valle* es proporcionalmente muy escasa y sólo se encuentra en forma de muy estrechas franjas de terreno, que sólo excepcionalmente poseen superficie suficiente como para ubicar una parcela de 1.000 m<sup>2</sup>).

Los promedios del espesor del horizonte A1 son muy similares (28 a 30 cm). La profundidad o espesor medio del perfil de suelo bien drenado (*Drenal*) aumenta desde 51 cm (mínimo 18 cm) en cimas, a 79 cm en bases de vertiente para reducirse a sólo 5 cm en fondos de valle.

La profundidad del estrato gravoso es mayor en cimas y fondos de valle (132-150 cm), pudiendo reducirse a un mínimo de 20 cm en medias laderas muy empinadas (promedio 87 cm). La altitud media es obviamente mayor en cimas y menor en fondo de valle, variando desde 2.410 hasta 2.255 m, respectivamente, lo que determina una franja altitudinal de sólo 155 m para todo el muestreo. Es común encontrar diferencias de altitud de 20 a 40 m entre la base y el tope de las vertientes, cuya longitud si puede ser muy variable.

En general, la pendiente y la profundidad del buen drenaje parten de valores bajos en cimas, aumentan en media ladera y bases de vertiente, para reducirse al mínimo en fondo de valle, mientras que la profundidad del estrato gravoso sigue la tendencia opuesta.

## **4.2. Caracterización de la Vegetación**

La muestra levantada, 36 parcelas de 1000 m<sup>2</sup> cada una, incluyó un total de 6.099 árboles mayores a 5 cm dap, con un mínimo de 105 y un máximo de 242 árboles por parcela.

En un primer análisis de la información de sitio y vegetación de las 36 parcelas, se observa que la abundancia ( $dap \geq 5$  cm) alcanza en promedio a 1.690 ind/ha, variando entre 1.050 (P13, fondo de valle) y 2.420 ind/ha (P7, cima de 21% de pendiente), mientras que la dominancia media ( $dap \geq 5$  cm) es de 48,9 m<sup>2</sup>/ha, con un máximo de 68,5 (media ladera con 47% de pendiente) y un mínimo de 29,5 (media ladera con 23% de pendiente). Ver anexo 2.

En el Cuadro 4.3 se presentan la abundancia y la dominancia media según los sitios y las variables ambientales. El sitio 1, de drenaje excesivo a bueno, presenta el mayor valor de dominancia y el menor de abundancia. En el otro extremo, el sitio 4, de drenaje restringido y períodos de saturación

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

prolongados, presenta el menor valor de dominancia y el mayor de abundancia. Los promedios por sitio de estas variables no resultaron significativamente diferentes. De igual modo, no se observan resultados determinantes sobre la relación entre parámetros estructurales de la vegetación y las condiciones de sitio, debido a la alta desviación estándar de las medias encontradas.

**Cuadro 4.3:** Promedios de dominancia y abundancia según el sitio y las variables ambientales en la Selva Nublada de San Eusebio ( $dap \geq 5$  cm)

Sitio	Abundancia Ind/ha	Dominancia m <sup>2</sup> /ha	Pend%	A1	Drenal	Pgrav60	Altitud
1	1589 ± 131	55,1 ± 8,5	56	32	98	57	2346
2	1688 ± 217	49,5 ± 10,1	26	30	73	106	2351
3	1719 ± 404	48,5 ± 10,3	15	27	60	130	2362
4	1781 ± 398	42,4 ± 10,1	9	27	30	135	2360
Promedio 36 parc.	1.690 ± 305	48,9 ± 10,4					

La especie con los mayores valores de dominancia (Cuadro 4.4) es *Retrophyllum rospigliosii* (pinola), que puede alcanzar un máximo de 44,3 m<sup>2</sup>/ha, seguido por *Alchornea grandiflora* (Algod) 16,3 m<sup>2</sup>/ha, *Podocarpus oleifolius* (Pinoap) 14,5 m<sup>2</sup>/ha, *Eschweilera tenax* (Tetaj) 12,8 m<sup>2</sup>/ha, *Vochysia meridensis* (Tambor) 12,4 m<sup>2</sup>/ha y *Clusia rosea* (Tampa) 11,9 m<sup>2</sup>/ha, (todas superan los 10 m<sup>2</sup>/ha).

*Podocarpus oleifolius* (Pinoap), *Clusia rosea* (Tampa) y *Billia rosea* (Cobalo) tienen sus mayores valores de dominancia en *cimas*, y *Guettarda discolor* (Marfil) en *fondos de valle*, es decir, en ambos casos, en pendientes inferiores a 9%. Estas especies alcanzan su máxima dominancia en los sitios 3, 4 y 5 cuyos suelos presentan buen drenaje sólo en el primer medio metro (sitio 3) o mucho menos desde la superficie (sitio 5), es decir, son especies tolerantes al mal drenaje temporal, situación frecuente y, en el sitio 5, relativamente prolongada.

*Alchornea grandiflora* (Algod), *Vochysia meridensis* (Tambor), *Myrcia acuminata* (Surure) y *Prunus moritziana* (Mují) desarrollan su máxima dominancia en medias laderas o bases de vertiente de media a alta pendiente y drenaje bueno a excesivo, correspondientes a sitio 1, es decir, son especies tolerantes a períodos de extremo desecamiento en el suelo, situación poco frecuente (años muy secos). Otras especies, incluyendo *Retrophyllum rospigliosii*, *Eschweilera tenax*,

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

*Ladenbergia undata*, *Graffenrieda latifolia* y *Hieronyma fendleri* alcanzan sus máximos de dominancia en los sitios intermedios (sitios 2 y 3).

**Cuadro 4.4:** Máximos de dominancia de las principales especies, con indicación de variables ambientales

Especie	Especie Código	Máxima Dominancia m <sup>2</sup> /ha	Total Parcela m <sup>2</sup> /ha	Sitio	Topog	Pen d %	Pgrav60 cm	Drenaje cm	Altitud m	Parcela
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Pinola	44,3	65,5	3	2	12	150	62	2410	P36
<i>Alchornea grandiflora</i>	Algod	16,3	68,5	1	2	47	20	120	2315	P4
<i>Podocarpus oleifolius</i>	Pinoap	14,5	52,5	4	1	9	150	35	2410	P34
<i>Eschweilera tenax</i>	Tetaji	12,8	49,1	3	1	18	150	80	2385	P30
<i>Vochysia meridensis</i>	Tambor	12,4	62,1	1	2	33	90	120	2380	P28
<i>Clusia rosea</i>	Tampa	11,9	51,5	3	1	4	130	48	2362	P32
<i>Ladenbergia Undata</i>	Quinbl	8,9	50,5	2	2	29	100	58	2381	P16
<i>Graffenrieda latifolia</i>	Mortbl	7,8	41,2	2	1	27	150	70	2380	P5
<i>Hieronyma fendleri</i>	Canelo	7,2	46,7	2	3	27	100	80	2300	P24
<i>Myrcia acuminata</i>	Surure	7,1	49,1	1	3	57	38	98	2340	P21
<i>Guettarda Discolor</i>	Marfil	6,9	40,7	5	4	5	150	5	2255	P13
<i>Billia Colombiana</i>	Cobalo	6,6	37,7	4	1	5	130	32	2360	P31
<i>Zanthoxylum quinduenses</i>	Tuno	6,3	67,0	2	2	25	108	70	2351	P18
<i>Myrcia fallax</i>	Plata	5,7	67,0	2	2	25	108	70	2351	P18
<i>Prunus moritziana</i>	Muji	5,4	59,9	1	2	43	40	85	2352	P9

SITIO 1, DRENAJE BUENO O EXCESIVO

SITIO 4, DRENAJE RESTRINGIDO

En el Cuadro 4.5 se muestran los máximos del Índice de Importancia (IVI). *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola) ocupa el primer rango, con un valor muy por encima de *Graffenrieda latifolia* (Mortibl) y el resto de las especies, en posición de base de vertiente, con 33% de pendiente, drenaje libre de sólo 36 cm de profundidad y el estrato gravoso a 62 cm, correspondiente a sitio 3 y a 2.315 m de altitud.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

*Graffenrieda latifolia* (Mortibl), *Myrcia acuminata* (Surure), *Inga oerstediana* (Guamo), *Alchornea grandiflora* (Algod), *Clusia rosea* (Tampa), *Podocarpus oleifolius* (Pinoap), *Eugenia* sp (Canal), *Billia rosea* (Cobalo) y *Guarea kunthiana* (Cedril) alcanzan sus máximos IVI en pendientes inferiores a 14% (mayormente inferiores a 5%), en cimas o fondos de valle, buen drenaje en sólo 48 cm de profundidad o menos y el estrato gravoso por debajo de 74 cm de suelos, correspondientes a sitio 4 (*Clusia rosea* (Tampa) en sitio 3), soportando las mayores restricciones temporales de drenaje en el área.

**Cuadro 4.5:** Máximos valores de IVI con indicación de especies y variables ambientales

Especie	Especie	IVI	pend%	drenal	grav60	topog	Sitio	Altitud	Parcela
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Pinola	79,7	33	36	62	3	3	2315	P35
<i>Graffenrieda latifolia</i>	Mortibl	50,4	4	30	74	1	4	2390	P11
<i>Myrcia fallax</i>	Plata	46,9	53	104	104	3	1	2378	P15
<i>Eschweilera tenax</i>	Tetaji	46,4	18	80	150	1	3	2385	P30
<i>Ladenbergia undata</i>	Quinobl	45,7	72	90	65	2	1	2339	P3
<i>Myrcia acuminata</i>	Surure	41,8	5	32	130	1	4	2360	P31
<i>Vochysia meridensis</i>	Tambor	41,7	33	75	75	2	2	2340	P25
<i>Cyathea caracasana</i>	Helea	37,6	27	75	100	3	2	2367	P20
<i>Inga oerstediana</i>	Guamo	37,5	5	5	150	4	5	2255	P13
<i>Alchornea grandiflora</i>	Algod	32,2	12	30	130	1	4	2391	P17
<i>Clusia rosea</i>	Tampa	30,7	4	48	130	1	3	2362	P32
<i>Podocarpus oleifolius</i>	Pinoap	30,1	14	32	135	1	4	2355	P6
<i>Hieronyma fendleri</i>	Canelo	29,9	18	80	150	1	3	2385	P30
<i>Centronia pulchra</i>	Mortn2	28,7	63	90	90	2	1	2342	P12
<i>Eugenia</i> sp.	Canal	27,8	4	40	150	1	4	2320	P23
<i>Meliosma meridensis</i>	Cacao	27,3	7	75	75	1	2	2350	P8
<i>Ocotea babosa</i>	Laureba	27,1	33	36	62	3	3	2315	P35
<i>Billia rosea</i>	Cobalo	25,1	5	32	130	1	4	2360	P31
<i>Guettarda discolor</i>	Marfil	23,4	33	36	62	3	3	2315	P35
<i>Guarea kunthiana</i>	Cedri	21,5	5	18	150	1	4	2385	P10

SITIO 1, DRENAJE BUENO O EXCESIVO

SITIO 4, DRENAJE RESTRINGIDO

En el otro extremo, *Myrcia fallax* (Platani), *Ladenbergia undata* (Quinobl) y *Centronia pulchra* (Mortin2) alcanzan su máximo IVI en pendientes superiores a 53% en media ladera o bases de vertiente, con al menos 90 cm de suelo bien drenado y el estrato gravoso a menos de 104 cm de profundidad, correspondientes a sitio 1, con las mejores condiciones de drenaje del área y las mayores posibilidades de estrés por déficit hídrico en períodos secos.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

En relación a la composición florística de la vegetación arbórea registrada, se encontraron 71 especies de 57 géneros y 41 familias. Las Lauraceae (8 géneros), Rubiaceae (5 géneros) Melastomataceae (5 géneros) y Myrtaceae (4 géneros), resultaron ser las familias más abundantes. (Lista de especies en el anexo 1). En el cuadro 4.6 se presenta la diversidad Gamma, correspondiente al rango altitudinal 2.255-2.410 m.s.n.m, estimada mediante los números de Hill ( $N_{+\infty}$ ,  $N_2$ ,  $N_1$ ,  $N_0$  y  $N_{-\infty}$ ). Estos resultados indican que el número aparente de especies muy dominantes, en base a su abundancia, es 9. Estas especies suman el 60% de los individuos censados y entre ellas debe destacarse a *Myrcia acuminata* (Surure) *Myrcia fallax* (Platani) y *Cyathea caracasana* (Helea) por su abundante presencia y su carácter marcadamente generalista. (Cuadro 4.7).

**Cuadro 4.6:** Diversidad Gamma de la vegetación (Números de Hill) en el rango altitudinal 2.255-2.410 m.s.n.m en San Eusebio

Nros. de Hill	Na	
$N_{-\infty}$	6099	Número de individuos a revisar para encontrar las especies raras
$N_0$	71	Número de especies (Riqueza)
$N_1$	28	Número de especies muy dominantes, dominantes y medianamente dominantes
$N_2$	19	Número de especies muy dominantes y dominantes
$N_{+\infty}$	9,2	Número aparente de especies muy dominantes

**Cuadro 4.7:** Las 9 especies más abundantes en la muestra de 3,6 ha. (ind/ha, dap $\geq$  5 cm)

Rango	Nombre científico	Código	Ind/3,6 ha	Ind/ha	% del Total
1	<i>Myrcia acuminata</i>	Surure	662	183	10,8
2	<i>Myrcia fallax</i>	Plata	608	168	9,9
3	<i>Cyathea caracasana</i>	Helea	597	165	9,8
4	<i>Eschweilera tenax</i>	Tetaji	382	106	6,3
5	<i>Eugenia sp</i>	Canal	370	102	6,0
6	<i>Ladenbergia undata</i>	Quinobl	358	99	5,9
7	<i>Graffenrieda latifolia</i>	Mortbl	357	99	5,9
8	<i>Vochysia meridensis</i>	Tambor	197	54	3,2
9	<i>Centronia pulchra</i>	Mortin2	187	51	3,0

Las especies de Podocarpaceae (*Retrophyllum rospigliosii* y *Podocarpus oleifolius*) están en niveles medios a bajos de abundancia, la primera, y bajos, la segunda, al considerar toda la muestra.

### **4.3. Efectos del Inventario a partir de 5 cm dap sobre los Resultados**

Se encontraron en promedio 863 individuos/ha ( $\pm 221$ ) entre 5 y 10 cm dap, equivalente al 51% en promedio de la abundancia total en las parcelas, con valores entre 37 y 73%, lo que significa que la abundancia por hectárea se incrementa en forma determinante al incluir esta clase diamétrica. De igual modo, en esa clase diamétrica se encontraron en promedio 7,4 especies (mínimo 3, máximo 14) por muestreo (1000 m<sup>2</sup>), lo que se corresponde con el 25% en promedio de las especies por parcela, con valores extremos de 11 y 43%. Es decir, el 25% de las especies (en promedio por parcela) no se hubiera detectado si se hace el inventario a partir de 10 cm dap.

Ello es indicativo nuevamente del notable efecto del inventario a partir de 5 cm de dap, en lugar de 10 cm. Por otra parte, a nivel de parcela se encontraron una media de 29 especies, con un máximo de 36 y un mínimo de 21, resultando 71 especies inventariadas en las 36 parcelas; de esa cantidad 11 se encontraron sólo en la categoría diamétrica 5-10 cm (15% del total). Estas especies son: *Cinchona pubescens*, *Dendropanax veillonii*, *Saorauia* sp., *Meliosma meridensis*, *Miconia theazans*, *Myrcianthes karsteniana*, *Oreopanax peltatum*, *Piper aduncum*, *Solanum* sp., *Turpinia heterophylla* y Desconocida 1(en estudio).

Por otra parte, al considerar los valores de IVI y, especialmente, de dominancia, la influencia de esta clase diamétrica (5 – 10 cm dap) se reduce notablemente, por lo que la diferencia entre estos parámetros, calculados en base a inventarios a partir de 5 y 10 cm dap, es considerablemente menor. De tal manera que la mayor influencia del inventario a partir de 5 cm dap es sobre la abundancia, y, en menor grado, sobre el número de especies.

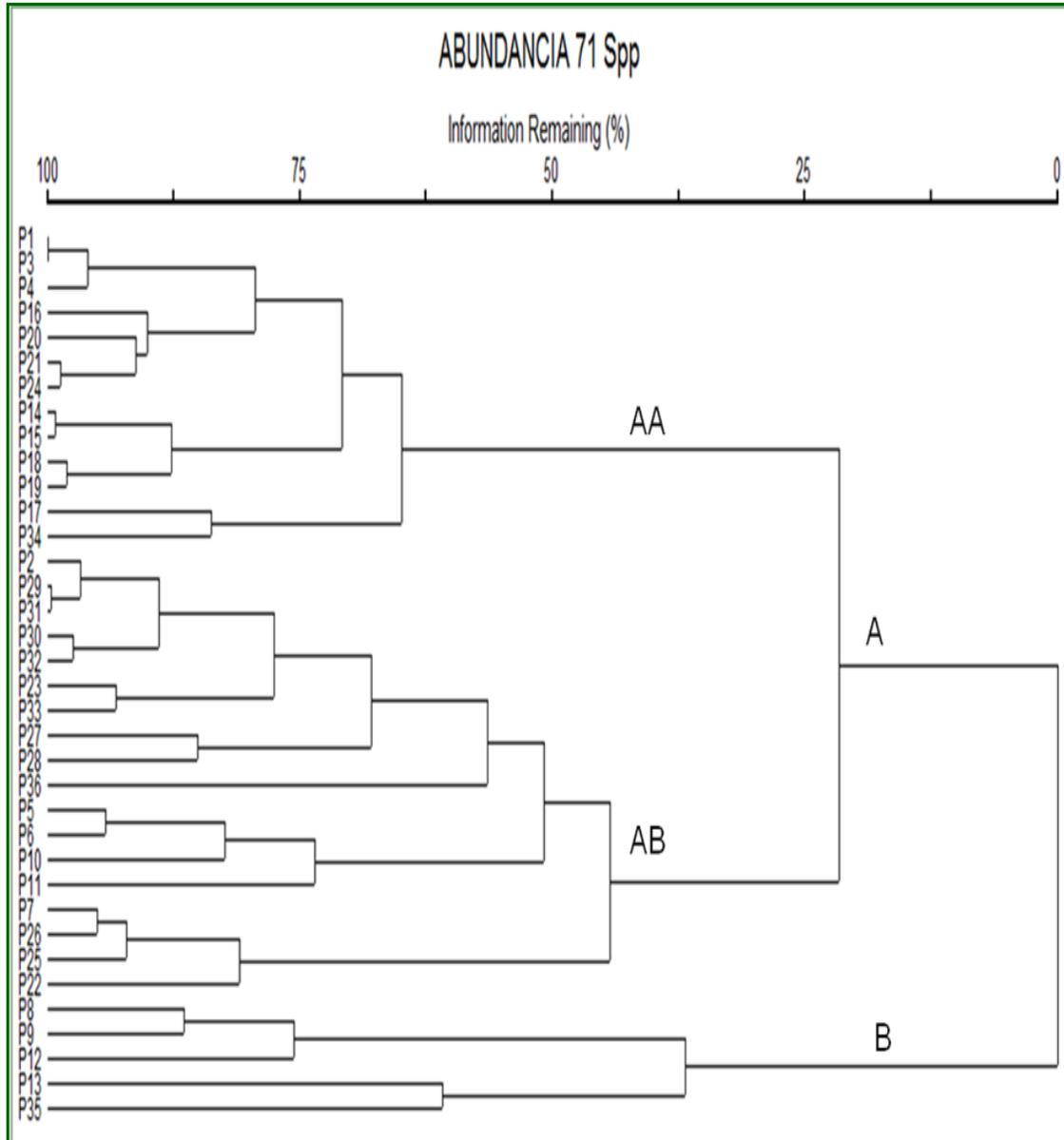
### **4.4. Clasificación de la Vegetación**

#### **4.4.1. Clasificación en base a la Abundancia de las Especies**

El Análisis de Clasificación (dendrograma) en base a la matriz de abundancia de las especies arbóreas (Figura 4.1) permite la diferenciación inicial de 2 grupos (A y B), dividiéndose el mayor en dos (AA y AB) a un nivel de información remanente del 20 %, con lo cual resultan tres grupos.

Para caracterizar los grupos conformados se calcularon los promedios de abundancia para cada especie (Cuadro 4.8). Destaca la abundancia en los tres grupos obtenidos de la especie *Myrcia acuminata* (Surure), que casi duplica su abundancia en el grupo AB en relación a los otros dos. El grupo integrado por *Cyathea caracasana* (Helea), *Myrcia fallax* (Platani), *Eschweilera tenax*

(Tetaj), *Graffenrieda latifolia* (Mortibl) y *Eugenia sp.* (Canal) son abundantes y comunes a los grupos AA y AB. Estas especies son sustituidas por *Miconia sp.* (Mortin2), *Meliosma meridensis* (Cacao) y *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola) en el grupo B.



**Figura 4.1:** Análisis de Clasificación en base a 36 parcelas, a partir de datos de Abundancia (Individuos/ha) de todas las especies arbóreas (se excluyen arbustos, lianas, hierbas y helechos herbáceos).

La diferencia más marcada entre los dos primeros grupos, aparte de la alta concentración de *Myrcia acuminata* en el AB, está dada por la abundancia de *Ladenbergia undata* (Quinobl) en el AA y de *Vochysia meridensis* (Tambor) en el AB. En el grupo B, los niveles de abundancia de las especies más importantes son claramente inferiores a los observados en los otros dos grupos. Ello puede

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

estar relacionado con la abundancia del *Retrophyllum rospigliosii*, la especie de mayor porte y área basal en la selva nublada, la que, al dominar abiertamente la comunidad, podría estar reduciendo significativamente las oportunidades de otras especies. Esta especie reduce su presencia de 77 árboles/ha en el grupo 3 a 21 y 9 en los grupos AB y AA, respectivamente.

De acuerdo a la abundancia de las especies en los grupos definidos por el dendrograma podrían caracterizarse las comunidades representadas por los grupos de parcelas de la siguiente forma:

Grupo AA: comunidad (1) <i>Cyathea caracasana-Myrcia fallax-Ladenbergia undata</i>
Grupo AB: comunidad (2) <i>Myrcia acuminata</i>
Grupo B: comunidad (3) <i>Myrcia acuminata- Centronia pulchra- Meliosma meridensis</i> con <i>Retrophyllum rospigliosii</i>

**Cuadro 4.8:** Promedios de abundancia de las especies en las parcelas de los grupos del dendrograma (ind/ha, dap  $\geq$  5). (Nombre botánico y código).

GRUPO AA	Ind/ha	GRUPO AB	Ind/ha	GRUPO B	Ind/ha
<i>Cyathea caracasana</i> (Helea)	232	<i>Myrcia acuminata</i> (Surure)	236	<i>Myrcia acuminata</i> (Surure)	137
<i>Myrcia fallax</i> (Plata)	214	<i>Myrcia fallax</i> (Plata)	182	<i>Centronia pulchra</i> (Mortn2)	118
<i>Ladenbergia undata</i> (Quinbl)	211	<i>Eschweilera tenax</i> (Tetaji)	162	<i>Meliosma meridensis</i> (Cacao)	102
<i>Myrcia acuminata</i> (Surure)	137	<i>Cyathea caracasana</i> (Helea)	159	<i>Retrophyllum rospigliosii</i> (Pinola)	77
<i>Graffenrieda latifolia</i> (Mortbl)	105	<i>Eugenia sp.</i> (Canal)	132	<i>Inga oerstediana</i> (Guamo)	57
<i>Eugenia sp.</i> (Canal)	93	<i>Graffenrieda latifolia</i> (Mortbl)	129	...	
<i>Eschweilera tenax</i> (Tetaji)	76	<i>Vochysia meridensis</i> (Tambor)	105	<i>Cyathea caracasana</i> (Helea)	40
<i>Alchornea grandiflora</i> (Algod)	39	<i>Hieronyma fendleri</i> (Canelo)	54	<i>Myrcia fallax</i> (Plata)	33
<i>Billia rosea</i> (Cobalo)	30	<i>Billia rosea</i> (Cobalo)	41	<i>Billia rosea</i> (Cobalo)	33
<i>Hieronyma fendleri</i> (Canelo)	27	<i>Centronia pulchra</i> (Mortn2)	39	<i>Hieronyma fendleri</i> (Canelo)	32
...		<i>Ladenbergia undata</i> (Quinbl)	39	...	
<i>Retrophyllum rospigliosii</i> (Pinola)	9	<i>Alchornea grandiflora</i> (Algod)	33	<i>Ladenbergia undata</i> (Quinbl)	30
		<i>Retrophyllum rospigliosii</i> (Pinola)	21	<i>Vochysia meridensis</i> (Tambor)	18
		<i>Podocarpus oleifolius</i> (Pinoap)	19		
Numero -Parcelas	13		18		5

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

Como se observa al comparar los cuadros 4.7 y 4.8, las especies más abundantes en el muestreo total dominan en las dos primeras comunidades (Grupo AA y AB). Por el contrario, la tercera comunidad (Grupo B), si bien liderada en abundancia por *Myrcia acuminata* (Surure), muestra un conjunto de especies dominantes sustancialmente diferente al de las dos primeras. La estructura vertical de las tres comunidades, expresada a través del número de árboles promedio en cada categoría de altura (> 7, 7-15, 15-22 y > 22 m) se presenta en el Cuadro 4.9.

Las desviaciones estándar de los promedios son muy altas, indicativas de la gran variabilidad en la estructura vertical del bosque. Las tres comunidades tienen el mayor número de árboles en la categoría 7-15 m de altura, seguida por la categoría <7 m. La comunidad *Myrcia acuminata*-*Centronia pulchra*-*Meliosma meridensis* con *Retrophyllum rospigiosii* (3) duplica a las otras en el número de árboles de más de 22 m y presenta la menor cantidad en las tres categorías inferiores y en el total (menor densidad), lo cual obedece a la abundancia de la especie *Retrophyllum rospigiosii*, representada por árboles de gran porte. La comunidad *Myrcia acuminata* (2) supera al resto en las categorías por debajo de 15 m y en el total (mayor densidad), mientras que la comunidad *Cyathea caracasana* - *Myrcia fallax* - *Ladenbergia undata* (1) presenta valores intermedios.

**Cuadro 4.9:** Estructura vertical de las comunidades en base a la abundancia (promedios de ind/ha/cat. altura, dap $\geq$  5 cm)

Comunidad	n	<7	7-15	15-22	> 22 m	TOTAL
1	13	609 $\pm$ 160	827 $\pm$ 157	219 $\pm$ 111	31 $\pm$ 26	1686 $\pm$ 269
2	18	796 $\pm$ 214	804 $\pm$ 198	151 $\pm$ 110	26 $\pm$ 30	1777 $\pm$ 296
3	5	476 $\pm$ 151	722 $\pm$ 244	156 $\pm$ 61	64 $\pm$ 53	1418 $\pm$ 316
Promedios	36	684 $\pm$ 220	801 $\pm$ 188	176 $\pm$ 108	33 $\pm$ 34	1694 $\pm$ 305
% del total		40,4	47,3	10,3	2	100

La comunidad *Myrcia acuminata* (2) resultó significativamente diferente de la 1 y 3 en la categoría < 7 m (Anova, test de Tukey). En el resto de categorías no hubo diferencias significativas. Por lo que puede asumirse que **las comunidades diferenciadas en base a la abundancia no difieren en su estructura vertical.** (Anexo 3).

Por otra parte, el análisis de varianza de las medias de las *variables ambientales* en las parcelas que conforman las comunidades diferenciadas en base a la abundancia no mostró diferencias significativas entre las mismas. Las medias de las variables consideradas presentan amplios valores

de desviación estándar (Cuadro 4.10). Ello sugiere que la conformación de esas comunidades no está relacionada con las variables ambientales consideradas. Sin embargo, se observa, en general, la tendencia a mayores densidades de árboles en las parcelas localizadas en *cima* y *media ladera* y las menores en *base de vertiente* y *fondo de valle*.

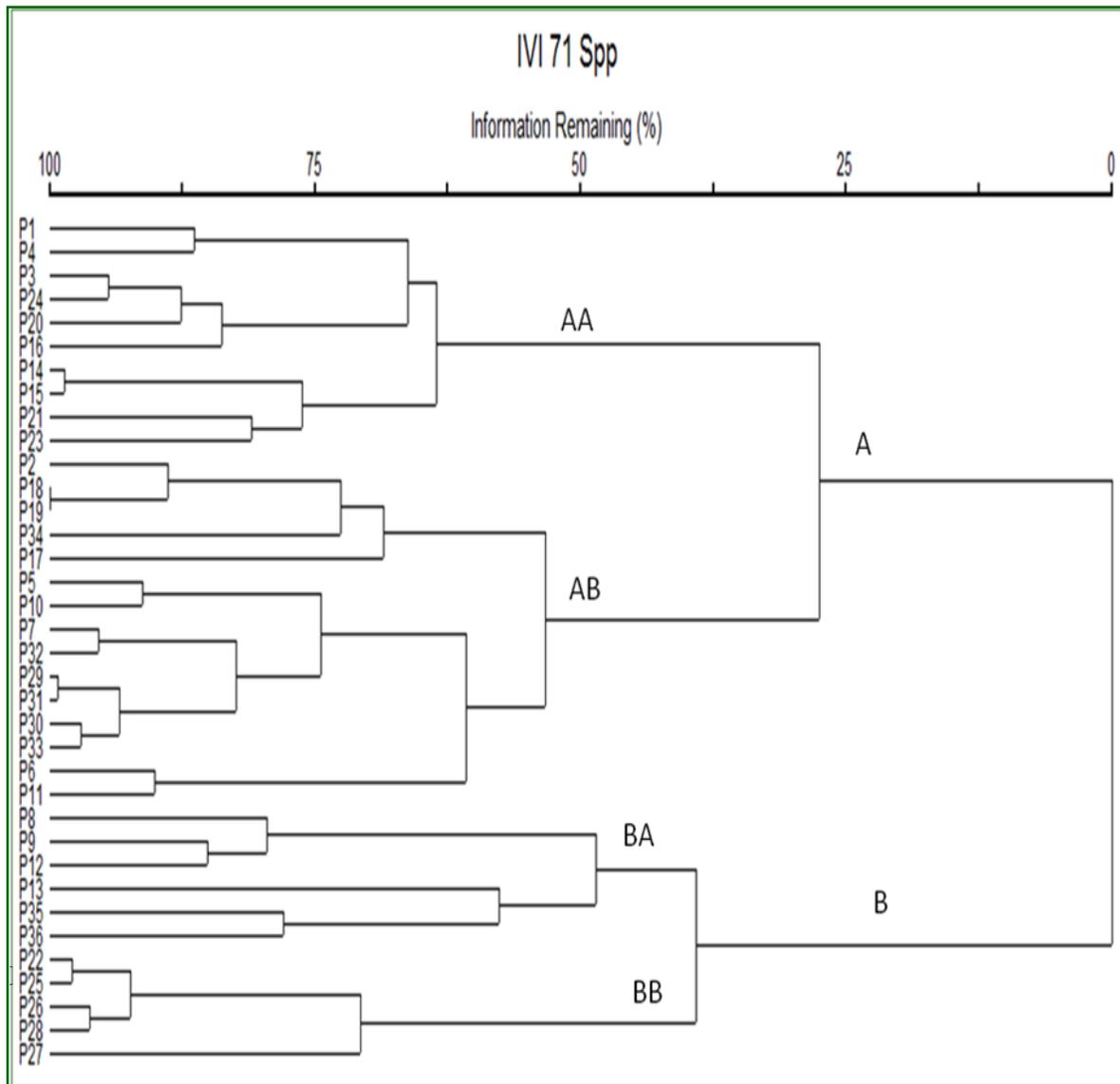
**Cuadro 4.10:** Media, número de parcelas y desviación estándar de las variables ambientales en las comunidades diferenciadas en base a la Abundancia

Comunidad	A1 cm	n	D.E.	Pend %	n	D.E.	Altitud m	n	D.E.
<b>1</b>	28,9	13	7,7	35,4	13	22,0	2352	13	32
<b>2</b>	27,4	18	6,8	18,7	18	15,3	2363	18	19
<b>3</b>	35,4	5	5,1	30,2	5	24,6	2337	5	51
<b>TOTAL</b>	29,1	36	7,0	26,3	36	19,2	2351	36	31
Comunidad	Pgrav60 cm	n	D.E.	Drenal cm	n	D.E.			
<b>1</b>	91,9	13	41,9	73,8	13	28,3			
<b>2</b>	124,8	18	35,3	61,1	18	26,0			
<b>3</b>	83,4	5	41,5	58,2	5	36,5			
<b>TOTAL</b>	107,2	36	38,6	65,3	36	28,3			

#### 4.4.2. Clasificación en base al Índice de Valor de Importancia de las Especies (IVI)

El análisis de clasificación, ahora con el IVI, generó el dendrograma de la Figura 4.2, el cual muestra la conformación de 2 grandes grupos (A y B), pudiendo dividirse ambos en dos a un nivel de 27% y 40% de información remanente, para resultar 4 grupos (AA y AB, y BA y BB).

Los promedios de los grupos generados (Cuadro 4.11) muestran la predominancia de *Myrcia fallax* (Platani), *Ladenbergia undata* (Quinobl) y *Cyathea caracasana* (Helea) en el grupo AA, *Eschweilera tenax* (Tetaj) y *Myrcia acuminata* (Surure) en el grupo AB, *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola) domina abiertamente el grupo BA y *Vochysia meridensis* (Tambor), *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola) y *Myrcia acuminata* (Surure) el grupo BB.



**Figura 4.2:** Análisis de Clasificación en base a 36 parcelas, a partir de datos del IVI.

Destaca la condición de especie generalista de *Myrcia acuminata* (Surure) y *Cyathea caracasana* (Helea), especies de alta abundancia y alta frecuencia en toda la muestra. Caso contrario al de especies de alto valor de dominancia pero de abundancia y frecuencia media a baja, como *Alchornea grandiflora* (Algod), *Podocarpus oleifolius* (Pinoap) y *Vochysia meridensis* (Tambor).

**Cuadro 4.11:** Promedios del IVI de las especies en las parcelas de los grupos del dendrograma

GRUPO	AA	GRUPO	AB	GRUPO	BA	GRUPO	BB
<i>Myrcia fallax</i> Plata	31,14	<i>Eschweilera tenax</i> Tetaji	34,39	<i>Retrophyllum</i> <i>rospigliosii</i> Pinola	48,38	<i>Vochysia meridensis</i> Tambor	33,74
<i>Ladenbergia undata</i> Quinbl	29,94	<i>Myrcia acuminata</i> Surure	28,03	<i>Centronia pulchra</i> Mortn2	18,85	<i>Retrophyllum</i> <i>rospigliosii</i> Pinola	32,14
<i>Cyathea caracasana</i> Helea	29,75	<i>Myrcia fallax</i> Plata	23,01	<i>Myrcia acuminata</i> Surure	16,13	<i>Myrcia acuminata</i> Surure	31,34
<i>Myrcia acuminata</i> Surure	22,82	<i>Graffenrieda</i> <i>latifolia</i> Mortbl	22,46	...		<i>Myrcia fallax</i> Plata	20,16
<i>Alchornea</i> <i>grandiflora</i> Algod	20,12	<i>Cyathea</i> <i>caracasana</i> Helea	19,57	<i>Inga oerstediana</i> Guamo	12,72	<i>Hieronyma fendleri</i> Canelo	18,58
<i>Retrophyllum</i> <i>rospigliosii</i> Pinola	13,62	<i>Eugenia sp.</i> Canal	15,71	...		<i>Eschweilera tenax</i> Tetaji	15,88
<i>Eugenia sp.</i> Canal	13,33	...		<i>Ladenbergia undata</i> Quinbl	9,58	<i>Cyathea caracasana</i> Helea	15,10
<i>Eschweilera tenax</i> Tetaji	12,86	<i>Hieronyma</i> <i>fendleri</i> Canelo	12,78	<i>Hieronyma fendleri</i> Canelo	9,38	<i>Eugenia sp.</i> Canal	14,08
...		<i>Ladenbergia</i> <i>undata</i> Quinbl	11,63	...		...	
<i>Hieronyma fendleri</i> Canelo	9,79	<i>Podocarpus</i> <i>oleifolius</i> Pinoap	10,84	<i>Cyathea caracasana</i> Helea	6,62	<i>Billia rosea</i> Cobalo	9,76
...		...				<i>Alchornea grandiflora</i> Algod	8,84
<i>Billia rosea</i> Cobalo	6,51	<i>Alchornea</i> <i>grandiflora</i> Algod	10,29			...	
		...				<i>Graffenrieda latifolia</i> Mortbl	5,92
		<i>Billia rosea</i> Cobalo	9,53				
		<i>Vochysia</i> <i>meridensis</i> Tambor	8,40				
Número-Parcelas	10		15		6		5

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

De acuerdo a los valores promedio del IVI de las especies en los grupos de parcelas definidos por el dendrograma podrían caracterizarse las comunidades representadas por dichos grupos de la siguiente forma:

Grupo AA: comunidad (1) <i>Myrcia fallax</i> - <i>Ladenbergia undata</i> - <i>Cyathea caracasana</i>
Grupo AB: comunidad (2) <i>Eschweilera tenax</i> - <i>Myrcia acuminata</i>
Grupo BA: comunidad (3) <i>Retrophyllum rospigliosii</i>
Grupo BB: comunidad (4) <i>Vochysia meridensis</i> - <i>Retrophyllum rospigliosii</i> – <i>Myrcia acuminata</i>

Los valores más destacados del IVI permiten definir asociaciones de especies diferenciales de las comunidades resultantes del análisis de clasificación, destacándose la especie *Retrophyllum rospigliosii*, que caracteriza a una comunidad por si sola y es complementaria en otra, y la especie *Myrcia acuminata*, complementaria en dos comunidades. *Myrcia fallax* y *Cyathea caracasana*, pese a ser dos especies de las clases diamétricas inferiores, destacan en los valores del IVI, gracias a su alta abundancia y frecuencia.

La estructura vertical de las cuatro comunidades, expresada a través del número promedio de árboles en cada categoría de altura (< 7, 7-15, 15-22 y > 22 m) se presenta en el Cuadro 4.12.

**Cuadro 4.12:** Estructura vertical de las comunidades diferenciadas en base al IVI ( $dap \geq 5$  cm)

Comunidad	n	<7	7-15	15-22	>22 m	TOTAL
1	10	567 ± 108	806 ± 164	172 ± 96	22 ± 23	1567 ± 185
2	15	804 ± 247	873 ± 173	214 ± 129	23 ± 28	1915 ± 260
3	6	510 ± 159	673 ± 249	132 ± 81	60 ± 48	1375 ± 301
4	5	766 ± 88	726 ± 127	126 ± 50	52 ± 31	1670 ± 108
Promedios	36	684 ± 220	801 ± 188	176 ± 108	33 ± 34	1694 ± 305
% del total		40,4	47,3	10,3	2	100

Se manifiesta nuevamente una gran variabilidad en la estructura vertical. Las tres primeras comunidades tienen el mayor número de árboles en la categoría 7-15 m de altura, seguida por la categoría < 7 m. La comunidad *Vochysia meridensis*, *Retrophyllum rospigliosii* y *Myrcia acuminata* (4) dominada por las especies de árboles de mayor porte, tiene el mayor número de árboles en la categoría < 7 m. La comunidad *Myrcia fallax*, *Ladenbergia undata* y *Cyathea caracasana* (1) y la

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

comunidad *Eschweilera tenax* y *Myrcia acuminata* (2) tienden a presentar menos árboles de >22 m que en las dos comunidades (3 y 4) con predominio de *Retrophyllum rospigliosii*.

Pese a las altas desviaciones estándar, en la categoría < 7 m, las comunidades 2 y 4 resultaron significativamente diferentes de la 1 y 3 (Anova, test de Tukey en anexo 3). No hubo diferenciación significativa entre pares de comunidades al considerar las otras categorías de altura, por lo que puede asumirse que **las comunidades diferenciadas en base al IVI no difieren en su estructura vertical.**

El análisis estadístico de las variables ambientales en estas comunidades indica que las variables *espesor del A1* y de *la profundidad del suelo bien drenado (Drenal)* no son significativamente diferentes; por el contrario, la *profundidad del estrato gravoso-pedregoso (Pgrav60, P = 0,03)* y *la pendiente (Pend%, P = 0,03)* si diferencian significativamente a las mismas. El test de Duncan muestra a la comunidad *Retrophyllum rospigliosii* (3) y *Vochysia meridensis - Retrophyllum rospigliosii - Myrcia acuminata* (4) similares, y diferentes a las otras dos: *Myrcia fallax - Ladenbergia undata - Cyathea caracasana* (1) y *Eschweilera tenax - Myrcia acuminata* (2), según estas últimas dos variables (Cuadros 4.13a y 4.13b)

**Cuadro 4.13a:** Media, número de parcelas y desviación estándar de las variables ambientales en las comunidades diferenciadas por el dendrograma de IVI.

COMUNIDAD	n	A1 cm	D.E.	PEND %	D.E.	ALTITUD m	D.E.
1	10	27,8	8,8	39,7	23,6	2342	27
2	15	28,9	6,4	16,1	15,0	2370	21
3	6	33,5	6,5	27,2	23,2	2337	51
4	5	26,6	7,3	29,2	5,7	2357	21
<b>TOTAL</b>	36	29,1	7,3	26,3	20,3	2355	31

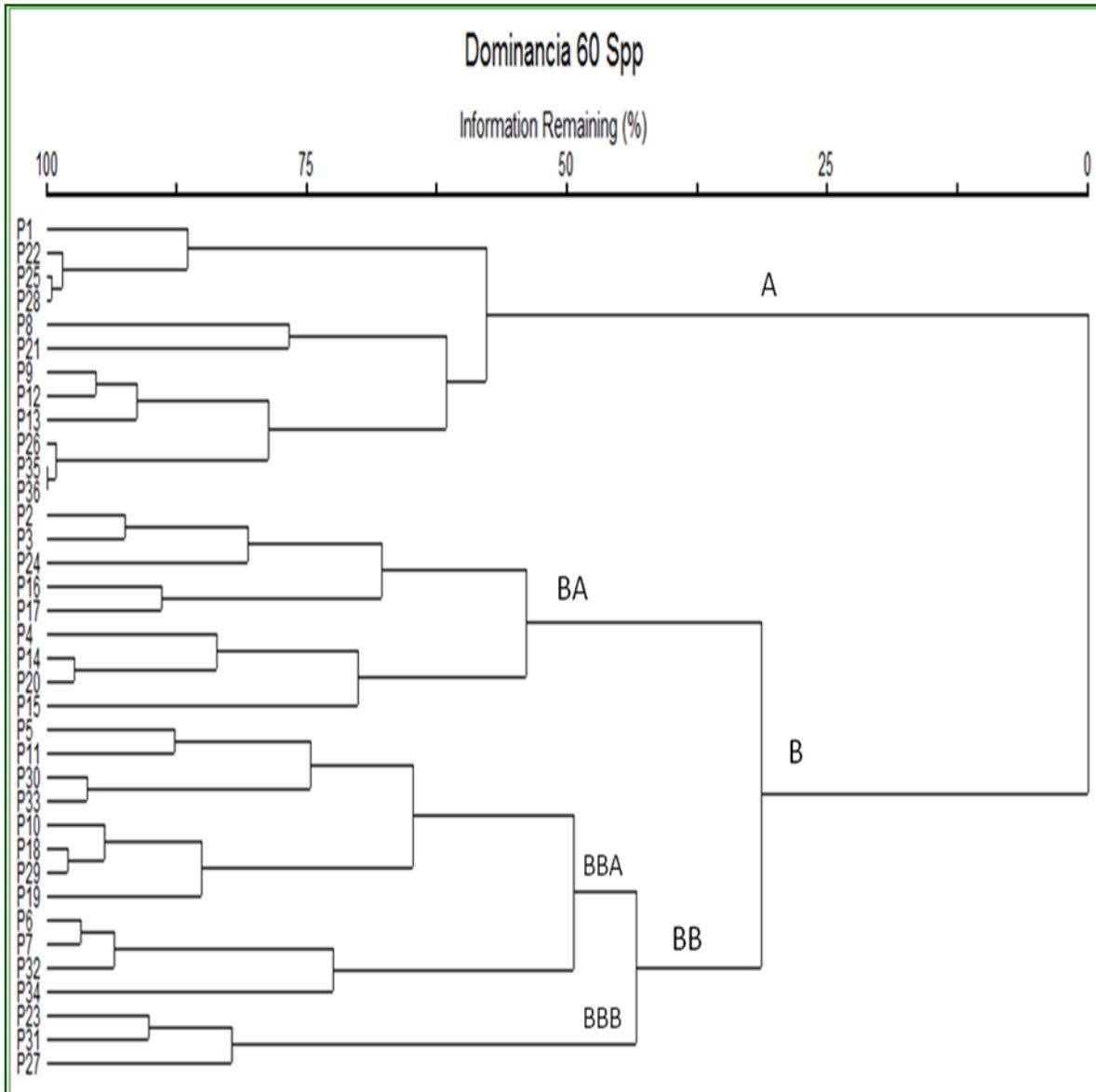
COMUNIDAD	n	PGRAV60 cm	D.E.	DRENAL cm	D.E.
1	10	80,7	40,5	80,5	27,3
2	15	128,0	33,6	53,2	22,9
3	6	94,5	46,0	58,8	32,7
4	5	113,0	34,9	78,8	27,1
<b>TOTAL</b>	36	107,2	41,6	65,3	28,3

**Cuadro 4.13b:** ANOVA Grupos Cluster en base al IVI

Dependent Variable: Alcm						
<b>Fuentes</b>	<b>gl</b>	<b>S. De C.</b>	<b>C.M.</b>	<b>Fc</b>	<b>Pr&gt;F</b>	
GRUPIVI	3	164.655556	54.885185	1.03	0.3914	
Error	32	1701.233333	53.163542			
Total	35	1865.888889				
Dependent Variable: drenalcm						
GRUPIVI	3	5668.68889	1889.56296	2.71	0.0617	
Error	32	22348.53333	698.39167			
Total	35	28017.22222				
Dependent Variable: pend						
GRUPIVI	3	3412.97222	1137.65741	3.31	0.0322	
Error	32	10984.66667	343.27083			
Total	35	14397.63889				
Dependent Variable: grav60cm						
GRUPIVI	3	14648.03889	4882.67963	3.40	0.0296	
Error	32	46019.60000	1438.11250			
Total	35	60667.63889				
Duncan's Multiple Range Test for pend						
Duncan Grouping	Mean	N	GRUPIVI			
<b>A</b>	<b>39.700</b>	<b>10</b>	<b>1</b>			
AB	29.200	5	4			
AB	27.167	6	3			
<b>B</b>	<b>16.067</b>	<b>15</b>	<b>2</b>			
Duncan's Multiple Range Test for grav60cm						
Duncan Grouping	Mean	N	GRUPIVI			
<b>A</b>	<b>128.00</b>	<b>15</b>	<b>2</b>			
AB	113.00	5	4			
AB	94.50	6	3			
<b>B</b>	<b>80.70</b>	<b>10</b>	<b>1</b>			

#### 4.4.3. Clasificación en base a la Dominancia de las Especies

El análisis de Clasificación en base a la dominancia de las especies se presenta en la Figura 4.3. Se diferencian 2 grandes grupos (A y B) a un nivel de 30% de información remanente, y el grupo B permite la diferenciación en dos (BA y BB), pudiéndose aun identificar la división del último en dos (BBA y BBB), para un total de 4 grupos de parcelas de tamaño variable. El número de especies se redujo a 60 al descartarse 11 especies de valores ínfimos de área basal.



**Figura 4.3:** Análisis de Clasificación a partir de la dominancia de las especies.

Al comparar los agrupamientos en base a la Dominancia y al IVI puede observarse que son diferentes en cuanto al total de parcelas y a la conformación de los mismos, incluso a nivel de subgrupos (Cuadro 4.14). Sólo 5 de las 36 parcelas se repiten en grupos equivalentes. Ello naturalmente obedece a la influencia de la abundancia y la frecuencia de las especies al sumarse a la dominancia con igual peso matemático para generar el IVI.

**Cuadro 4.14:** Comparación entre los agrupamientos de parcelas generados por el análisis de clasificación en base a la Dominancia y al IVI

1 DOM	1 IVI	2 DOM	2 IVI	3 DOM	3 IVI	4 DOM	4 IVI
1	1	2	2	5	8	23	22
22	4	3	18	11	9	31	25
25	3	24	19	30	12	27	27
28	24	16	34	33	13		28
8	20	17	17	10	35		26
21	21	4	5	18	36		
9	14	14	10	29			
12	15	20	7	19			
13	16	15	32	6			
26	23		29	7			
35			31	32			
36			30	34			
			33				
			6				
			11				

Los grupos de parcelas en base a la dominancia fueron procesados obteniéndose los promedios de dominancia para cada especie (Cuadro 4.15). El grupo A es dominado abiertamente por *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola), que constituye 1/3 de la dominancia, cuadruplica al *Vochysia meridensis* (Tambor) y quintuplica al *Myrcia acuminata* (Surure), los que ocupan el segundo y tercer lugar. Estas tres especies suman 24 m<sup>2</sup>/ha, el 46% de la Dominancia total en el grupo A.

**Cuadro 4.15:** Promedios de dominancia de las especies en las parcelas de los grupos del dendrograma, con indicación de la dominancia total promedio por grupo (m<sup>2</sup>/ha)

GRUPO	A	GRUPO	BA	GRUPO	BBA	GRUPO	BBB
<i>Retrophyllum rospigliosii</i> Pinola	16,9	<i>Alchornea grandiflora</i> Algod	10,0	<i>Eschweilera tenax</i> Tetaji	8,5	<i>Hieronyma fendleri</i> Canelo	5,2
<i>Vochysia meridensis</i> Tambor	3,8	<i>Ladenbergia undata</i> Quinbl	5,1	<i>Clusia rosea</i> Tampa	4,1	<i>Billia rosea</i> Cobalo	5,1
<i>Myrcia acuminata</i> Surure	3,0	<i>Retrophyllum rospigliosii</i> Pinola	3,9	<i>Podocarpus oleifolius</i> Pinoap	3,8	<i>Myrcia acuminata</i> Surure	3,4
<i>Clusia rosea</i> Tampa	2,9	<i>Eschweilera tenax</i> Tetaji	3,4	<i>Myrcia acuminata</i> Surure	3,8	<i>Myrcia fallax</i> Plata	2,2
<i>Hieronyma fendleri</i> Canelo	2,6	<i>Myrcia fallax</i> Plata	3,3	<i>Graffenrieda latifolia</i> Mortbl	3,6	<i>Eschweilera tenax</i> Tetaji	2,2
<i>Ladenbergia undata</i> Quinbl	2,2	<i>Myrcia acuminata</i> Surure	3,1	<i>Hieronyma fendleri</i> Canelo	3,5	<i>Podocarpus oleifolius</i> Pinoap	2,0
<i>Myrcia fallax</i> Plata	1,5	<i>Clusia rosea</i> Tampa	2,5	<i>Alchornea grandiflora</i> Algod	2,6	<i>Retrophyllum rospigliosii</i> Pinola	2,0
<i>Eschweilera tenax</i> Tetaji	1,5	<i>Hieronyma fendleri</i> Canelo	2,5	<i>Myrcia fallax</i> Plata	2,2	<i>Vochysia meridensis</i> Tambor	1,6
<i>Alchornea grandiflora</i> Algod	1,0	<i>Cyathea caracasana</i> Helea	1,8	<i>Ladenbergia undata</i> Quinbl	1,6	<i>Alchornea grandiflora</i> Algod	1,6
		<i>Vochysia meridensis</i> Tambor	1,6	<i>Billia rosea</i> Cobalo	1,5	<i>Cyathea caracasana</i> Helea	1,1
		<i>Podocarpus oleifolius</i> Pinoap	1,0	<i>Cyathea caracasana</i> Helea	1,5	<i>Clusia rosea</i> Tampa	0,9
				<i>Vochysia meridensis</i> Tambor	1,4		
TODAS	52,19	TODAS	51,89	TODAS	47,06	TODAS	34,45
Número - Parcelas	12		9		12		3

El grupo BA es liderado por *Alchornea grandiflora* (Algod), seguido por *Ladenbergia undata* (Quinobl), *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola), *Eschweilera tenax* (Tetaj) y *Myrcia acuminata* (Surure). Estas 6 especies suman más de 28 m<sup>2</sup>/ha, el 54% de la Dominancia total, con lo cual aumenta el número de *especies relevantes* por su dominancia, según el criterio propuesto por Bockor (1978), quién sugiere como tal a las especies con más de 3 m<sup>2</sup>/ha de área basal.

El grupo BBA es dominado por *Eschweilera tenax* (Tetaj), seguido por *Clusia rosea* (Tampa), *Podocarpus oleifolius* (Pinoap), *Myrcia acuminata* (Surure), *Graffenrieda latifolia* (Mortibl) y *Hieronyma fendleri* (Canelo). Como en el grupo 2, aquí son igualmente 6 especies las que al sumar

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

28 m<sup>2</sup>/ha, constituyen casi el 60% de la Dominancia total. El grupo BBB tiene a *Hieronyma fendleri* (Canelo) y *Billia rosea* (Cobalo) con valores muy cercanos, seguidos por *Myrcia acuminata*; estas 3 especies suman un poco menos a 14 m<sup>2</sup>/ha, el 40% de la Dominancia total. En este grupo las dos especies de Podocarpaceae (*Retrophyllum rospigliosii* y *Podocarpus oleifolius*) están presentes con valores modestos de dominancia. Se observa una tendencia a la reducción de la dominancia total, al hacerse más plano el terreno (y aumentar la tendencia al mal drenaje temporal).

Atendiendo al área basal o dominancia promedio de las especies en los grupos de parcelas definidos por el dendrograma, pueden caracterizarse las comunidades representadas por dichos grupos de la siguiente forma:

Grupo A: Comunidad (1) *Retrophyllum rospigliosii*

Grupo BA: Comunidad (2) *Alchornea grandiflora* y *Ladenbergia undata*

Grupo BBA: Comunidad (3) *Eschweilera tenax*, *Clusia rosea* y  
*Podocarpus oleifolius*

Grupo BBB: Comunidad (4) *Hieronyma fendleri* y *Billia rosea*

Las especies características de estas comunidades, a diferencia de las obtenidas en base a la abundancia, combinan un gran porte y un número moderado de individuos, o porte medio combinado con abundancia moderadamente alta, para alcanzar posiciones de relevancia en la comunidad, pues con excepción de *Retrophyllum rospigliosii*, ninguna de estas especies resultó característica de las comunidades definidas en base a la abundancia.

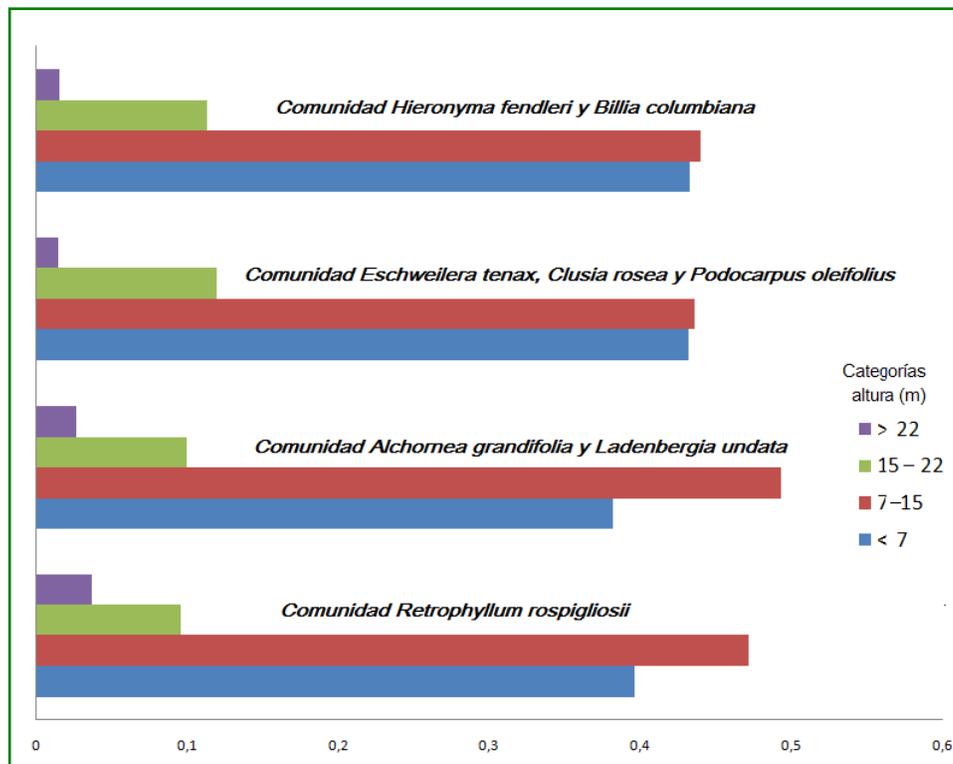
La comunidad *Retrophyllum rospigliosii* es la más conspicua al caracterizarse por el número de árboles de gran porte de esta especie. La comunidad *Alchornea grandiflora* - *Ladenbergia undata* (2) es dominada por árboles de porte medio a grande de estas especies, e igual ocurre con la comunidad *Eschweilera tenax* - *Clusia rosea* - *Podocarpus oleifolius* (3), sin alcanzar en ningún caso la magnitud de *Retrophyllum rospigliosii*. En la comunidad *Hieronyma fendleri* y *Billia rosea* (4) hay una distribución más regular de la dominancia total entre éstas y otras especies acompañantes.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

La estructura vertical de las cuatro comunidades, expresada a través del número de árboles en cada categoría de altura (< 7, 7-15, 15-22 y > 22 m) se presenta en el Cuadro 4.16, y, expresada a través de la distribución proporcional por categorías, en la Figura 4.4.

**Cuadro 4.16:** Estructura vertical de las comunidades diferenciadas en base a la dominancia ( $dap \geq 5$  cm)

Comunidad	n	<7	7-15	15-22	>22 m	TOTAL
1	12	593 ± 156	707 ± 182	143 ± 85	56 ± 40	1499 ± 259
2	9	571 ± 110	869 ± 214	183 ± 72	19 ± 15	1642 ± 208
3	12	843 ± 248	850 ± 149	233 ± 132	28 ± 30	1954 ± 276
4	3	747 ± 241	777 ± 191	60 ± 0	7 ± 12	1590 ± 80
Promedios	36	684 ± 220	801 ± 188	176 ± 108	33 ± 34	1694 ± 305
% del total		40,4	47,3	10,3	2	100



**Figura 4.4:** Comparación de la distribución proporcional por categorías de altura (estructura vertical) en las comunidades en base a la Dominancia.

Las comunidades en base a la dominancia resultaron significativamente diferentes (Anova) al comparar la media del número de árboles en varias categorías de altura. El número de árboles en las categorías < 7 m (P: 0,0066), 15-22 (P: 0,0038) y >22 m (P: 0,0195) diferencia significativamente

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

tres grupos: al par de comunidades *Retrophyllum rospigliosii* (1) y *Alchornea grandiflora-Ladenbergia undata* (2), por una parte, y a la comunidad *Eschweilera tenax-Clusia rosea-Podocarpus oleifolius* (3) y la comunidad *Hieronyma fendleri* y *Billia rosea* (4) por separado. Y el número total de árboles (P: 0,007) diferencia igualmente a las comunidades como se indica en el Cuadro 4.17, 4.18a y 4.18b. Todas las comunidades tienen el mayor número de árboles en la categoría 7-15 m de altura, única categoría en la que no hubo diferencias significativas entre las comunidades.

**Cuadro 4.17:** Diferenciación de las comunidades en base a la dominancia según la estructura vertical (media del número de árboles por categoría de altura), (ANOVA, test de Tukey)

COM.DOM	MEDIA	<7m	GRUP	TUKEY
3	843		I	
4	747		I I	
1	593		.. I	
2	571		.. I	
<b>MEDIA 15-22m</b>				
3	233		I	
2	183		I I	
1	143		I I	
4	60		.. I	
<b>MEDIA &gt;22m</b>				
		1	3	2
1	56			
3	27		3.23	
2	19		3.90*	0.91
4	7		3.55	1.50 0.85
<b>MEDIA TOTAL</b>				
		3	2	4
3	1954			
2	1642		4.07*	
4	1590		3.24	0.45
1	1499		6.41*	1.87 0.81

Al analizar las variables ambientales en las parcelas correspondientes a las comunidades diferenciadas en base a la dominancia se encontraron los siguientes resultados (Cuadros 4.18a y 4.18b): Los promedios de *altitud*, *espesor del A1* y de la *profundidad del sector del perfil bien drenado (Drenal)*, no resultaron significativamente diferentes. Por el contrario, los promedios de *profundidad del estrato gravoso-pedregoso (Pgrav60)*,  $P = 0,001$  y de la *pendiente (Pend%)*,  $P = 0,005$  resultaron significativamente diferentes. El test de Duncan diferencia las comunidades *Retrophyllum rospigliosii* (1) y *Alchornea grandiflora-Ladenbergia undata* (2) de las comunidades *Eschweilera tenax - Clusia rosea- Podocarpus oleifolius* (3) y *Hieronyma fendleri - Billia rosea* (4) en base a estas variables. Asimismo, la variable *profundidad del suelo bien drenado (Drenal)*

permite diferenciar a las dos primeras comunidades, en conjunto, de cada una de las dos últimas (anexo).

**Cuadro 4.18a:** Media, número de parcelas y desviación estándar de las variables ambientales de los grupos del Cluster de Dominancia

COMUNIDAD	n	A1 cm	D.E.	PEND %	D.E.	ALTITUD m	D.E.
1	12	30,9	6,4	34,4	21,2	2342	37
2	9	29,8	8,2	37,8	21,7	2351	31
3	12	28,3	7,0	13,5	8,6	2371	20
4	3	22,7	9,0	10,7	1,7	2357	28
<b>TOTAL</b>	<b>36</b>	<b>29,1</b>	<b>7,3</b>	<b>26,3</b>	<b>17,4</b>	<b>2355</b>	<b>31</b>

COMUNIDAD	n	PGRAV60 cm	D.E.	DRENAL cm	D.E.
1	12	87,8	43,2	75,1	30,3
2	9	83,2	36,2	74,7	28,8
3	12	135,6	23,5	55,1	23,1
4	3	143,3	11,5	38,7	6,1
<b>TOTAL</b>	<b>36</b>	<b>107,19</b>	<b>34,2</b>	<b>65,3</b>	<b>26,6</b>

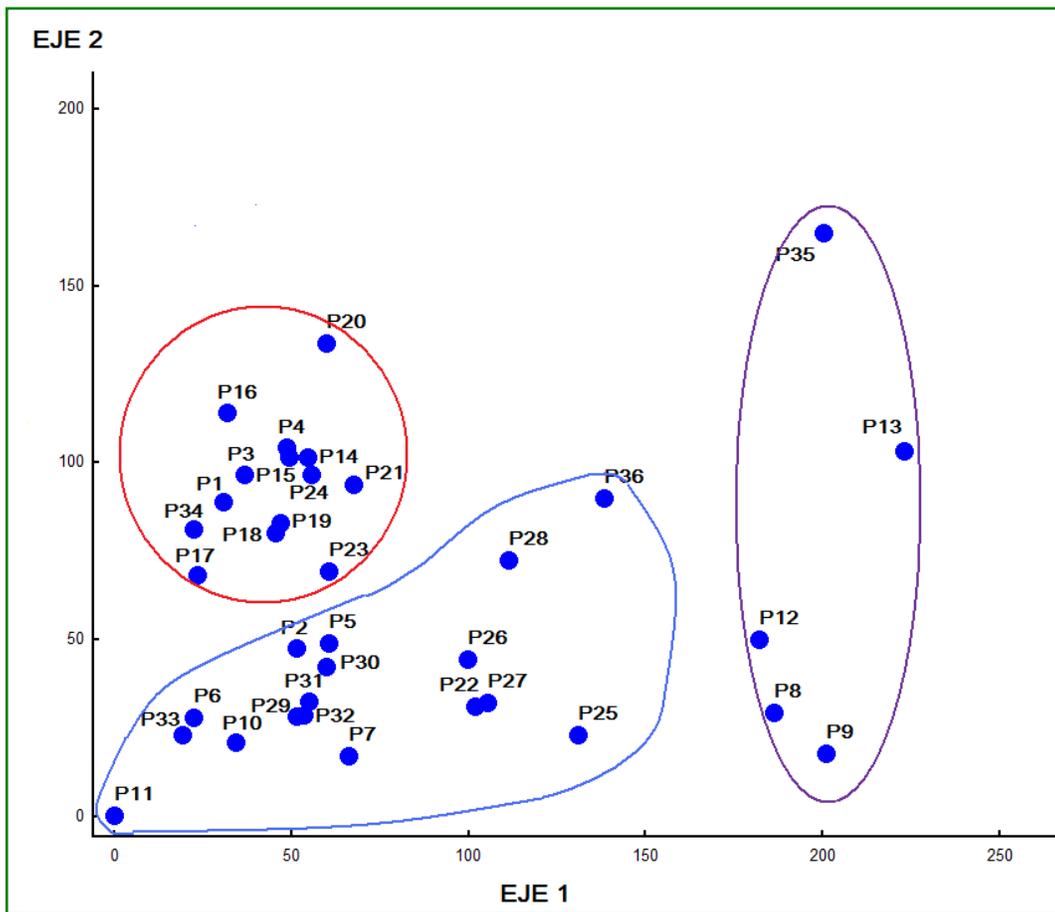
**Cuadro 4.18b:** ANOVA Grupos Dominancia

<b>Variable dependiente: pend %</b>						
<b>Fuentes</b>	<b>gl</b>	<b>S. de C.</b>	<b>C.M.</b>	<b>Fc</b>	<b>Pr&gt;F</b>	
GrupDom	3	4675,50000	1558,50000	5,13	0,0052	
Error	32	9722,13889	303,81684			
Total	35	14397,63889				
<b>Variable dependiente: drenal cm</b>						
GrupDom	3	5318,72222	1772,90741	2,50	0,0772	n.s.
Error	32	22698,50000	709,32813			
Total	35	28017,22222				
<b>Variable dependiente: Pgrav60 cm</b>						
GrupDom	3	23298,25000	7766,08333	6,65	0,0013	
Error	32	37369,38889	1167,79340			
Total	35	60667,63889				
<b>Test de Duncan: pend</b>						
Grupos de Duncan	Mean	N	GRUP	DOM		
1	34,417	12	A			
1	37,778	9	BA			
2	13,500	12	BBA			
2	10,667	3	BBB			
<b>Test de Duncan: grav60</b>						
Grupos de Duncan	Media	N	GRUP	DOM		
1	87,75	12	A			
1	83,22	9	BA			
2	143,33	3	BBA			
2	135,58	12	BBB			

## 4.5. ORDENAMIENTO DE LA VEGETACIÓN

### 4.5.1. Ordenamiento en base a la Abundancia

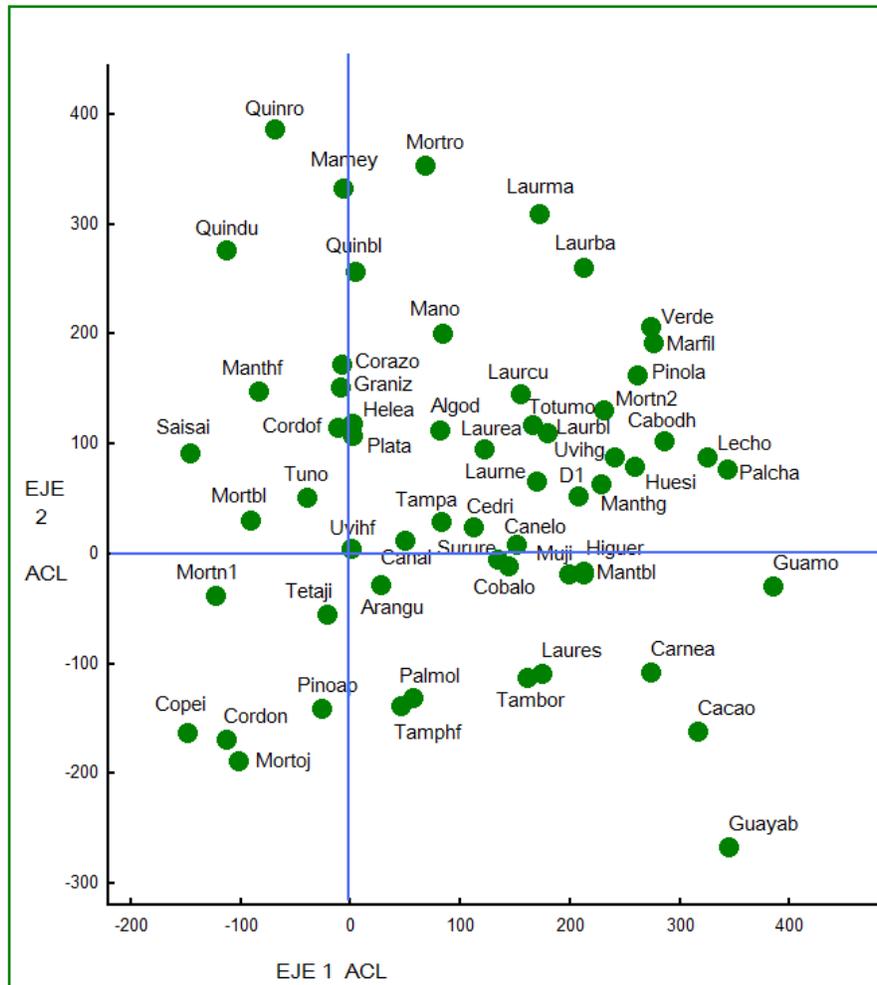
El Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL) de las parcelas en base a la abundancia de las especies muestra una nube de puntos irregular, con mayor concentración en el sector izquierdo del plano, donde pueden diferenciarse dos núcleos cuya vecindad es indicativa de menor heterogeneidad florística, mientras que hacia la derecha la tendencia a la dispersión es mayor, indicando mayor heterogeneidad (Figura 4.5).



**Figura 4.5:** Ordenamiento de las parcelas mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) en base a la abundancia de las especies.

El eje 1 del ordenamiento tiene una longitud de 2,23 desviaciones estándar (DE), valor indicativo de una diversidad Beta media. Un largo de gradiente mayor de 4 DE indicaría que no hay especies en común entre los extremos (Fariñas, 1996). En el eje 2 la longitud es de 1,65 DE. Sobre el plano de ordenamiento se puede reconocer al agrupamiento designado como Comunidad (1) *Cyathea caracasana-Myrcia fallax-Ladenbergia undata* en el núcleo de parcelas en el sector izquierdo

superior del ordenamiento (P20 a P17), moderadamente compacto; el núcleo localizado en el sector izquierdo inferior se extiende hacia el centro del plano y corresponde al grupo designado como comunidad (2) *Myrcia acuminata*; las parcelas P5 a P33 muestran estrechas relaciones de vecindad, mientras que en el centro del plano se localizan dispersas las parcelas 22 a 36, que conforman un subgrupo intergradado hacia la comunidad (3) *Myrcia acuminata*- *Centronia pulchra*- *Meliosma meridensis* con *Retrophyllum rospigliosii*; expresando la heterogeneidad florística del agrupamiento; finalmente, en el extremo derecho se localizan 5 parcelas con la máxima dispersión en el plano, que corresponden a la comunidad 3 ya mencionada del análisis de agrupamiento. En la Figura 4.6 se presenta el ordenamiento de las 43 especies más abundantes (por eliminación de 28 especies de muy baja presencia).



**Figura 4.6:** Ordenamiento de las especies arbóreas en base a su abundancia, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA). Nombres científicos en anexo 1.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

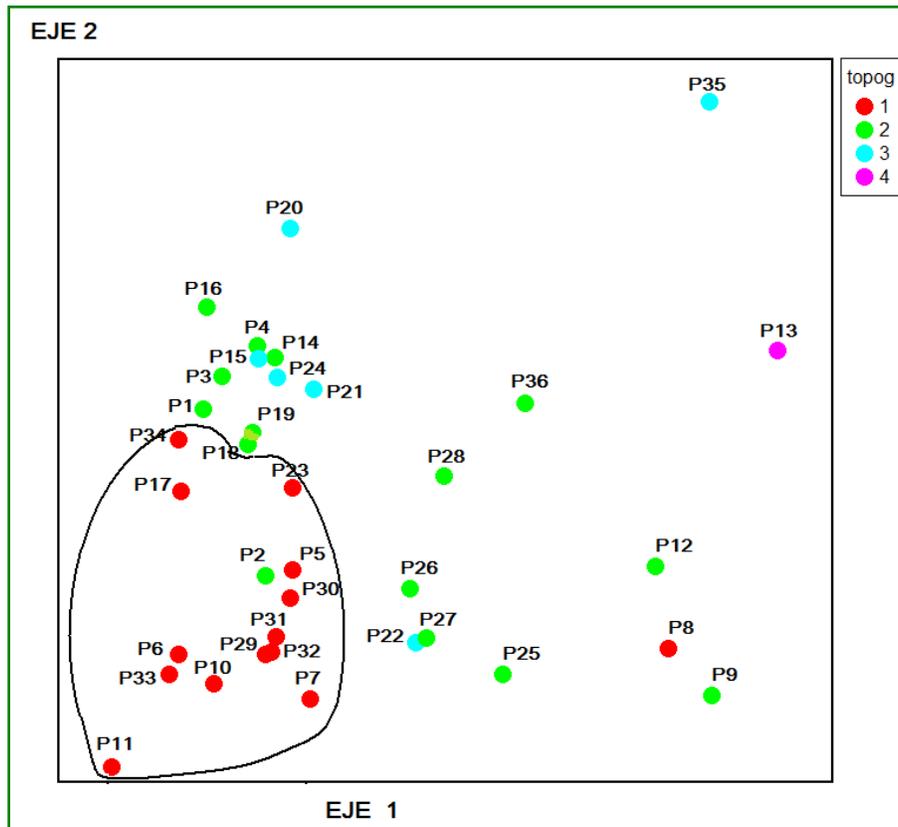
Algunas de ellas presentan coordenadas negativas. En general, el patrón de distribución de las especies tiende a ser aproximadamente uniforme. Las especies: *Cyathea caracasana* (Helea), *Myrcia fallax* (Platani) y *Ladenbergia undata* (Quinobl) están sobre el eje 2 y junto con *Graffenrieda latifolia* (Mortibl) y *Alchornea grandiflora* (Algod) tienen su óptimo en el sector izquierdo superior del plano, el mismo sector ocupado, en el plano correspondiente, por las parcelas de la comunidad (1) *Cyathea caracasana-Myrcia fallax-Ladenbergia undata*. *Eschweilera tenax* (Tetaji), *Eugenia sp.* (Canal) y *Podocarpus oleifolius* (Pinoap), (entre las más abundantes), y *Clusia minor* (Copey), *Piper aduncum* (Cordon) y *Miconia thaezans* (Mortioj) (entre las menos abundantes) tienen su óptimo en el sector izquierdo inferior del plano, correspondiente al sector ocupado por las parcelas de la comunidad (2) *Myrcia acuminata*.

Por su parte, *Vochysia meridensis* (Tambor), *Eugenia sp.* (Canal), *Billia rosea* (Cobalo), *Hieronyma fendleri* (Canelo) y *Prunus moritziana* (Muji), especies con su óptimo en el sector central del eje 1, y con máximos valores de abundancia en las parcelas 7, 22, 25 y 26, correspondientes al subgrupo intermedio, influyen en la disgregación de estas parcelas, tanto en el agrupamiento como en el ordenamiento. *Myrcianthes karsteniana* (Guayab), *Meliosma meridensis* (Cacao), *Roupala montana* (Carnea) y *Inga oerstediana* (Guamo), especies en el extremo derecho del eje 1, influyen en el ordenamiento de las parcelas 8, 9 y 12; *Casearia sp.* (Huesito), *Sapium stylare* (Lechoso) y *Passiflora lindeniana* (Palchaco) en el de la 13 y *Ocotea macropoda* (laureba), *Passiflora lindeniana* (palchaco) y *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso) en el de la 35, parcelas de la comunidad (3) *Myrcia acuminata- Centronia pulchra- Meliosma meridensis* con *Retrophyllum rospigliosii*.

Sobre el eje 2, *Piper aduncum* (Cordon), *Clusia minor* (Copey) y *Eschweilera tenax* (Tetaji) tienen su máximo en abundancia, o valores próximos al máximo, en la parcela P11 (extremo izquierdo inferior del plano), oponiéndose a *Ladenbergia undata* (Quinobl) que tiene su máximo en la parcela 20 (extremo izquierdo superior). Las parcelas 35, 13, 36 y 20, ubicadas en el extremo superior derecho de la nube de puntos, están dominadas por árboles corpulentos de *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola) y, en el caso de la 20, también por *Alchornea grandiflora* (Algod), la que posee la menor abundancia (menos de 1.260 ind/ha); mientras que las parcelas en el extremo inferior izquierdo, 11, 33, 6, 10 y 7 poseen los mayores valores de abundancia (superiores a 1.870 ind/ha).

Ya se expuso que las variables ambientales cuantitativas no determinaron diferencias significativas entre los grupos generados por el análisis de clasificación en base a la abundancia, de manera que el

ordenamiento de las parcelas, que se corresponde en alto grado con el mismo, tampoco debería estar influenciado por tales variables. Sin embargo, el mismo ordenamiento con indicación de la posición topográfica de las parcelas (Figura 4.7), muestra un evidente aglomeramiento de las parcelas de cima (rojo) en el sector inferior izquierdo, correspondiendo con la comunidad (2) *Myrcia acuminata*, mientras que las de media ladera y base de vertiente (verde y azul), conforman un núcleo compacto en la parte izquierda superior del plano y se extienden más dispersas a lo largo del eje 1, correspondiendo con las otras dos comunidades diferenciadas.



**Figura 4.7:** Análisis de Correspondencia Linealizada (DECORANA) mostrando el ordenamiento de 36 parcelas en base a la abundancia de las especies, con indicación de la posición topográfica: 1 cima (rojo), 2 media ladera (verde), 3 base de vertiente (azul), 4 fondo de valle (violeta).

Este ordenamiento topográfico, en la misma dirección de la tendencia opuesta Abundancia-Dominancia ya observada, sugiere que deberían encontrarse los mayores valores de abundancia (y los menores de dominancia) en las cimas y los menores valores de abundancia (y mayores de dominancia) en las medias laderas y bases de vertiente.

La única parcela en *fondo de valle* (13) aparece en el extremo derecho del campo. (Esta posición topográfica es proporcionalmente muy escasa y sólo se encuentra en forma de muy estrechas franjas de terreno, que sólo excepcionalmente poseen superficie suficiente como para ubicar una parcela de 1.000 m<sup>2</sup>).

El Análisis de Correspondencia Linealizado (Decorana) utilizando la abundancia de las especies como matriz principal y los datos ambientales como matriz secundaria arrojó los índices de correlación presentados en el Cuadro 4.19. Sólo se encontró correlación significativa entre la altitud y el eje 1 del ordenamiento, mientras que con el eje 3, la *pendiente*, el *drenaje libre* y la profundidad del estrato gravoso (*pgrav60*) correlacionaron significativamente al 5%. Estos resultados sugieren una débil relación entre las variables consideradas y el ordenamiento de las parcelas según la abundancia de las especies.

**Cuadro 4.19:** Correlación de las variables ambientales con los ejes del ordenamiento (DECORANA), en base a la abundancia de las especies arbóreas (no incluye especies raras).

EJES	1		2		3	
R	r	P(0,05)	r	P(0,05)	r	P(0,05)
Pend%	0,083	n.s.	0,314	n.s.	0,395	0,016*
A1	0,232	n.s.	0,019	n.s.	0,267	n.s.
Drenal	0,012	n.s.	0,102	n.s.	0,432	0,008**
Pgrav60	-0,140	n.s.	-0,257	n.s.	0,436	0,008**
Altitud	-0,411	0,012*	-0,283	n.s.	0,220	n.s.

n.s.= no significativo

\*significativo

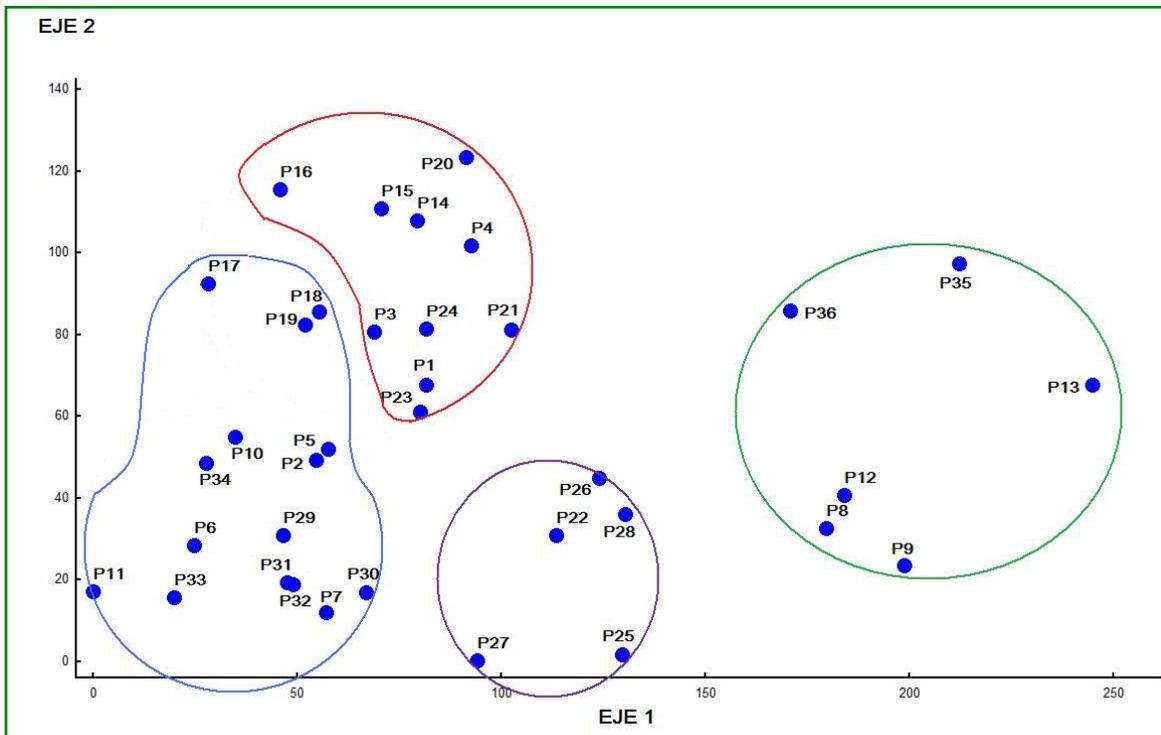
\*\*altamente significativo

#### 4.5.2. Ordenamiento en base al Índice de Valor de Importancia (IVI)

En las Figuras 4.8a y 4.8b se presenta el ordenamiento de las parcelas según los ejes 1 y 2, y 1 y 3, respectivamente, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (*Decorana*) en base a la matriz del IVI de las especies. En el primer caso, el ordenamiento presenta un patrón similar al de la abundancia, mostrando una nube de puntos irregular y dispersa, con mayor concentración en el sector izquierdo del plano, donde se visualizan dos núcleos moderadamente compactos, lo que indica menor heterogeneidad florística; a la derecha la tendencia a la dispersión es mayor, derivada de una mayor heterogeneidad entre las unidades de muestreo. El eje 1 del ordenamiento tiene una longitud de 2,45 DE, valor indicativo de una diversidad *Beta* media. En el eje 2 la longitud es de 1,23 DE.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

Los núcleos visualizados se corresponden con las cuatro comunidades del análisis de clasificación. En el cuadrante superior izquierdo, desde la parcela P20 en el tope hasta la P23 en la base, se encuentran las correspondientes a la comunidad (1) *Myrcia fallax*- *Ladenbergia undata* - *Cyathea caracasana*, mostrando relaciones de vecindad con las parcelas P17, P18 y P19, que corresponden a la comunidad (2) *Eschweilera tenax* - *Myrcia acuminata*, cuyo núcleo mayor se localiza en el cuadrante inferior izquierdo desde P10 en el tope hasta P7 en la base. En el centro del plano sobre el eje 1 se encuentran las 5 parcelas de la comunidad (4) *Vochysia meridensis*- *Retrophyllum rospigliosii* - *Myrcia acuminata* (P22 a P28) y, finalmente, (en forma similar al ordenamiento en base a la abundancia), las parcelas P8 a P36 se distribuyen a la derecha, conformando la comunidad (3) *Retrophyllum rospigliosii*, con la adicción de la parcela P36.

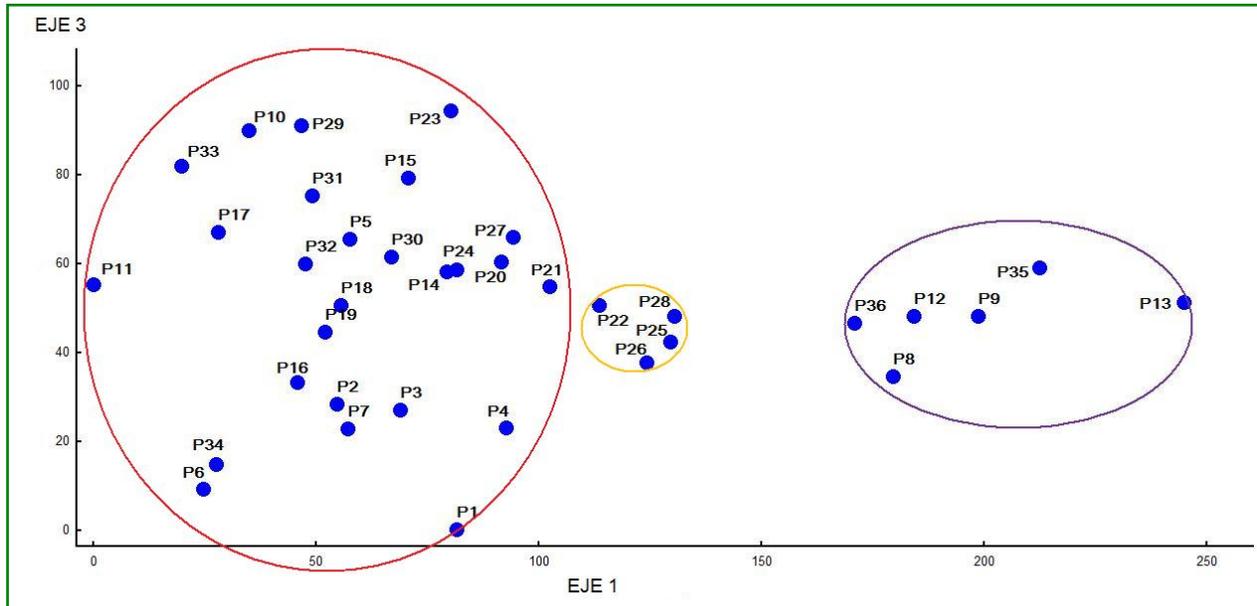


**Figura 4.8a:** Ordenamiento de las parcelas según los ejes 1 y 2, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) en base a la matriz del IVI de las especies.

El ordenamiento según los ejes 1 y 3, permite la visualización desde un ángulo de 90° de la nube de puntos, que, en este caso, se observa más compacta a lo largo del eje 3, localizándose la mayor parte de las parcelas en la mitad izquierda del plano, las que se corresponden con las parcelas de las dos primeras comunidades (1 y 2) superpuestas; a su derecha y en el centro, se ubican las parcelas P22, P28, P25 y P26 de la comunidad (3) *Retrophyllum rospigliosii*, en una relación de continuidad.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

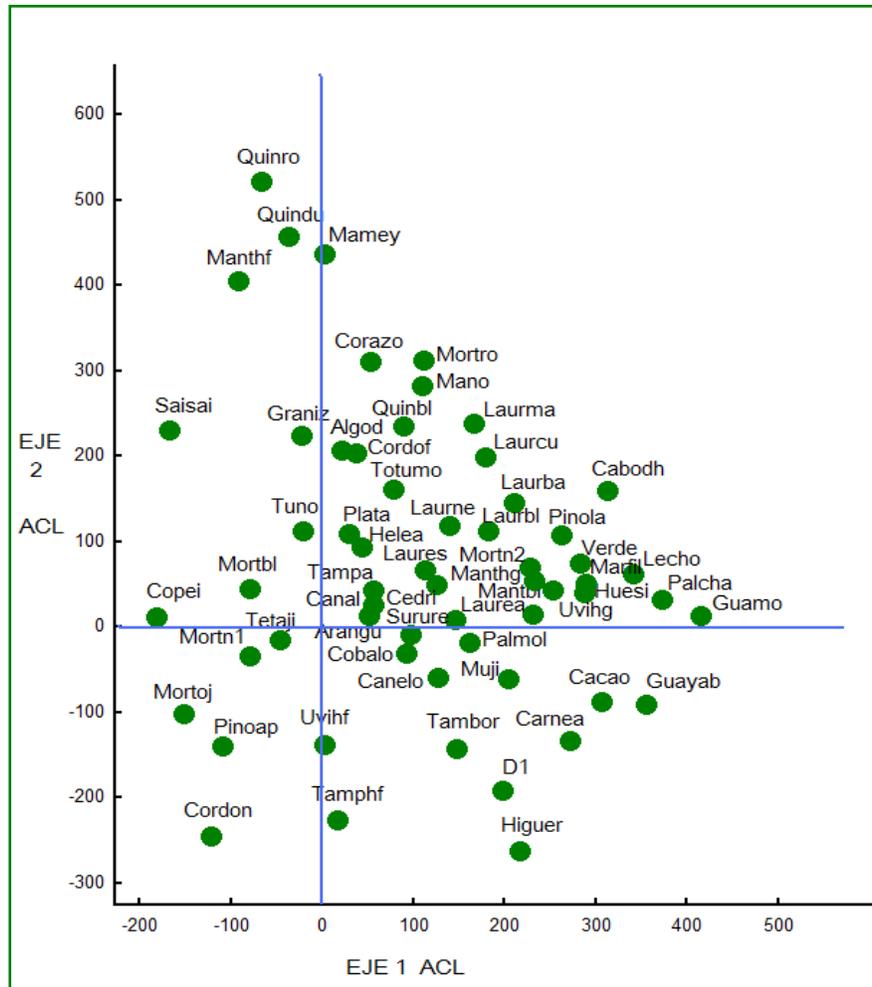
A la derecha del plano, se encuentra un pequeño núcleo opuesto y más compacto, el que se corresponde con las parcelas de la comunidad (4) *Vochysia meridensis*-*Retrophyllum rospigliosii* – *Myrcia acuminata*.



**Figura 4.8b:** Ordenamiento de las parcelas según los ejes 1 y 3, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) en base a la matriz del IVI de las especies.

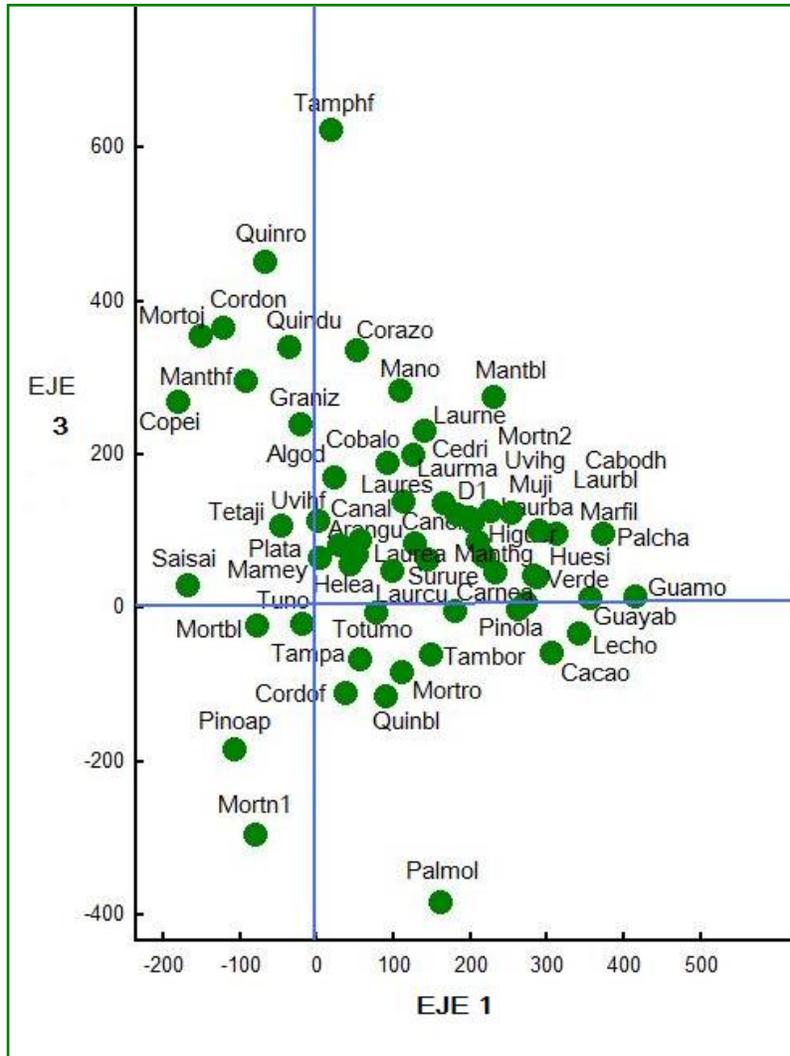
La comparación de ambos ordenamientos evidencia cambios en la visualización de la vecindad entre algunas parcelas, que aparentan ser muy cercanas en el primer ordenamiento (parcelas 18 y 19, y 2 y 5) pero se separan en el segundo y viceversa (14 y 24). Todas las variables ambientales tuvieron correlación significativa al 5% sólo con el eje 3 del ordenamiento, con excepción del espesor del A1, que no correlaciona significativamente, y la altitud que si lo hace con el eje 2.

El ordenamiento de las especies, igualmente en ambos planos (ejes 1 y 2, y 1 y 3), se presenta en las Figuras 4.9a y 4.9b.



**Figura 4.9a:** Ordenamiento de las especies según los ejes 1 y 2, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) en base a la matriz del IVI. Nombres científicos en anexo 1.

En el primer caso, el patrón de distribución de las especies, a lo largo del eje 1, manifiesta desde máxima dispersión a la izquierda del plano, a moderada a la derecha, siguiendo aproximadamente el patrón de las parcelas (Figura 4.8a). *Ladenbergia undata* (Quinobla), *Alchornea grandiflora* (Algod), *Cyathea caracasana* (Helea) y *Piper sp.* (Cordonf) entre las dominantes y *Gordonia fruticosa* (Quindu), *Beilschmiedia sulcata* (Laurecu) y *Nectandra laurel* (Laurene) entre las poco frecuentes, se localizan en el cuadrante izquierdo superior y tienen sus mayores valores de IVI en las parcelas de la comunidad (1) *Myrcia fallax*- *Ladenbergia undata* - *Cyathea caracasana*.



**Figura 4.9b:** Ordenamiento de las especies según los ejes 1 y 3, mediante el Análisis de Correspondencia Linealizado (DECORANA) en base a la matriz del IVI. Nombres científicos en anexo 1.

*Myrcia acuminata* (Surure), *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola), *Eschweilera tenax* (Tetaji), *Hieronyma fendleri* (Canelo), *Billia rosea* (Cobalo), *Vochysia meridensis* (Tambor) y *Eugenia sp.* (Canal), entre las dominantes, y *Clusia minor* (Copey), *Piper aduncum* (Cordon) y *Zanthoxylum quinduenses* (Tuno), entre las poco frecuentes, se localizan en el cuadrante izquierdo inferior y alcanzan sus mayores valores de IVI en las parcelas de la comunidad (2) *Eschweilera tenax* - *Myrcia acuminata*. *Myrcia fallax* (Platani) y *Graffenrieda latifolia* (Mortibl), dos especies de alto rango en el IVI y dominantes en ambos agrupamientos, se muestran como factor de diferenciación de las dos primeras comunidades en base al IVI.

### *Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

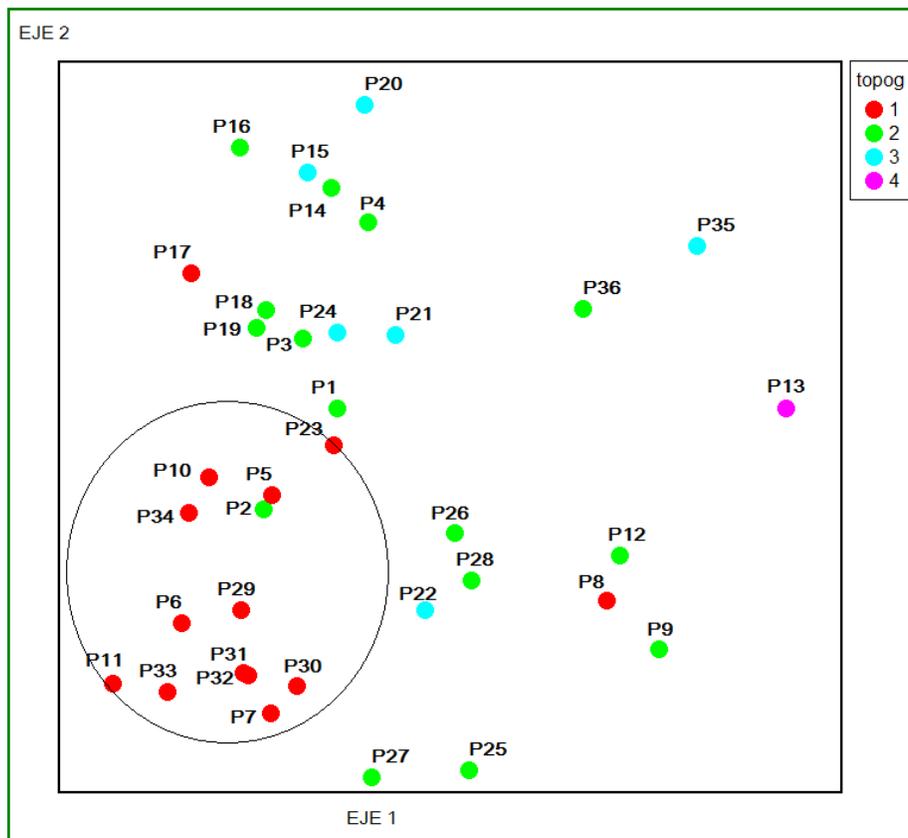
Las especies que ocupan el sector extremo derecho del eje 1, especialmente, *Meliosma meridensis* (Cacao), *Inga oerstediana* (Guamo), *Myrcianthes karsteniana* (Guayab), *Symplocos amplifolia* (Verde), *Prunus moritziana* (Muji), *Centronia pulchra* (Mortin2) y *Passiflora lindeniana* (Palchaco), parecieran ser muy localistas y presentan sus máximos de IVI en las parcelas P8, P9 y P12 de la comunidad (3) *Retrophyllum rospigliosii*, localizadas a la derecha del ordenamiento; similarmente, *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola), *Ocotea babosa* (Laureba), *Beilschmiedia sulcata* (Laurecu), *Aiouea densiflora* (Lauremap), *Solanum nudum* (Uvito), *Viburnum tinoides* (Cabohac) y la *Geonoma sp.* (Palmamo) son características y alcanzan sus máximos del IVI en las parcelas 35 y 36 de la misma comunidad. *Cedrela montana* (Cedro) sólo aparece en la P35. Las especies *Casearia sp.* (Huesito), *Ocotea oblonga* (Laureba), *Sapium stylare* (Lechoso), *Ardisia sp* (Mante) y *Inga oerstediana* (Guamo), que califican como especies raras, tienen sus máximos en la P13, única parcela de fondo de valle, con la condición extrema de drenaje restringido y saturación prolongada en el suelo desde 10 cm de profundidad; *Trema micrantha* (Raspa) sólo está presente en esta parcela.

Aparte de *Vochysia meridensis* (Tambor), dominante, y *Clethra fagifolia* (Arangu) entre las raras, que tiene sus máximos en P25 y P26, respectivamente, ninguna otra especie presenta sus máximos valores en las parcelas localizadas en el sector intermedio del eje 1. *Myrcia acuminata* (Surure), *Myrcia fallax* (Platani), *Hieronyma fendleri* (Canelo), *Billia colombiana* (Cobalo) y *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola) conforman una equilibrada mezcla de especies en las parcelas de la comunidad (4) *Vochysia meridensis*- *Retrophyllum rospigliosii* – *Myrcia acuminata*, localizada en el centro del ordenamiento. *Guarea kunthiana* (Cedril) y *Cyathea caracasana* (Helear), con sus altos valores de IVI, influyen en la separación de la P27 hacia la izquierda de su comunidad.

Al comparar la visualización del ordenamiento según los ejes 1 y 3 (Figura 4.9b), con la inicial de los ejes 1 y 2 (Figura 4.9a), se observa un patrón de distribución de la nube de puntos similar, pero más compacta. Buena parte de las especies, entre ellas algunas dominantes y muy dominantes, y otras de reducida dominancia, modificaron en mayor o menor grado su posición en el plano, como *Ladenbergia undata* (Quinobl), *Clusia minor* (Copey) y *Weinmania jahnii* (Saisai), *Piper aduncum* (Cordon), *Havetia laurifolia* (Tampfhf), *Ficus velutina* (Higue), *Ocotea karsteniana* (Mamey), *Genoma sp.* (Palmol) y otras. Tal modificación parece reducirse en la medida del peso o la importancia de la especie en la comunidad, por lo que, si bien se reflejó en la modificación de las parcelas, el ordenamiento de las mismas mantuvo coherencia con el patrón del agrupamiento inicial del dendrograma.

Por otra parte, se observa variación en la vecindad de las especies. Por ejemplo, *Aiouea densiflora* (Laurema) y *Beilschmiedia sulcata* (Laurecu), apareadas en el ordenamiento según los ejes 1 y 2 (Figura 4.9a), aparecen separadas en el ordenamiento según los ejes 1 y 3, con lo cual se evidencia su poca relación de vecindad, pues la primera especie tiene su máximo en la parcela 35, mientras que la segunda en la 4, parcelas muy separadas en el ordenamiento de las parcelas (Figura 4.8a). Igual situación se observa con las especies *Alchornea grandiflora* (Algod), con su máximo en la parcela 14, y *Piper sp.* (Cordonf) en la parcela 31. Estas parcelas también aparecen muy cercanas en el ordenamiento según los ejes 1 y 2, pero muy separadas en el ordenamiento según los ejes 1 y 3.

La Figura 4.10 muestra el mismo ordenamiento de las parcelas en base al IVI, con indicación de la posición topográfica. Se evidencia el mismo gradiente desde las cimas, aglomeradas en el cuadrante inferior izquierdo del plano, continuando hacia la derecha del eje 1 las medias laderas y bases de vertientes, con el fondo de valle en el extremo derecho (P13), tal como observado en el ordenamiento en base a la abundancia.



**Figura 4.10:** Ordenamiento de parcelas (DECORANA) en base a la matriz del IVI de las especies, con indicación de la topografía: 1: cima, 2: media ladera, 3: base de vertiente, 4: fondo de valle

Las correlaciones de las variables ambientales con los ejes 1 y 2 del ordenamiento en base al IVI no resultaron significativas, salvo la correspondiente a la altitud. Con el eje 3 todas las variables tuvieron correlación significativa, con excepción del espesor del horizonte A1 (Cuadro 4.20).

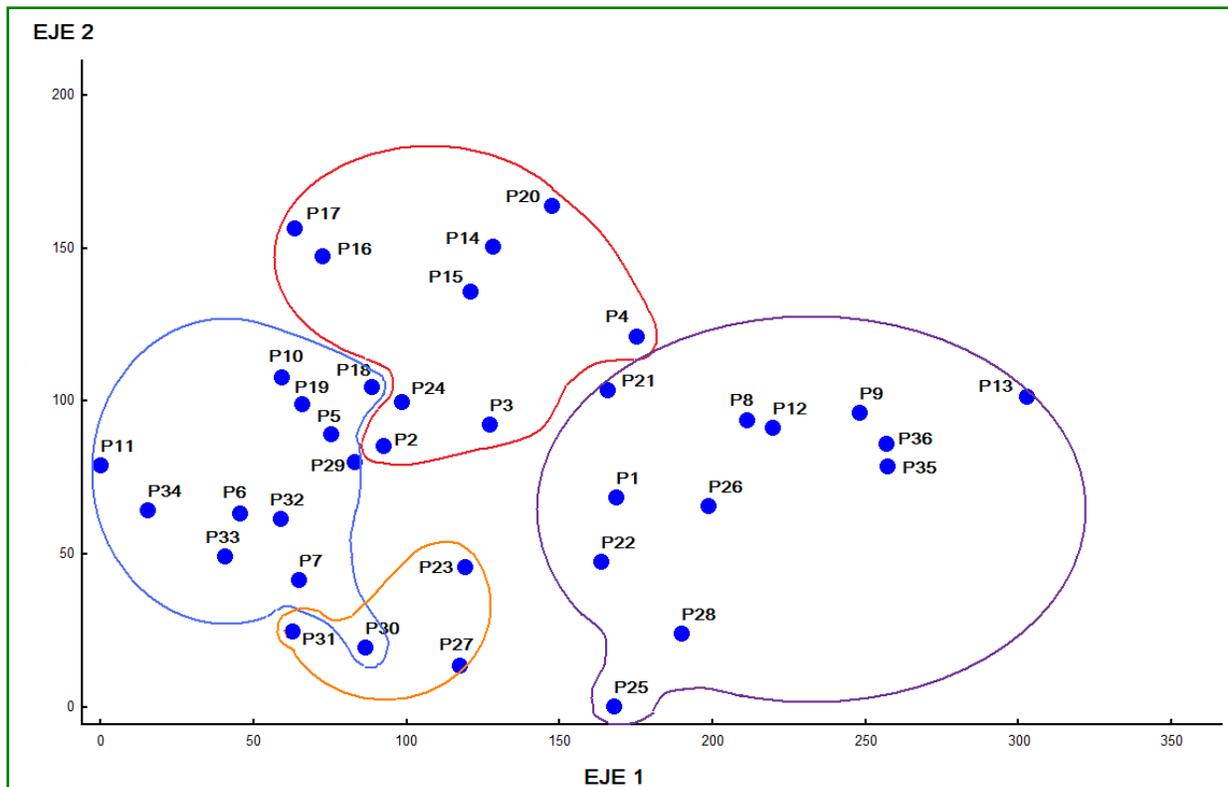
**Cuadro 4.20:** Correlación de variables ambientales con los ejes en base al IVI.

EJES	1		2		3	
Correlac	r	P (5%)	r	P (5%)	r	P (5%)
PEND%	0,208	n.s.	0,264	n.s.	-0,431	0,009**
A1	0,239	n.s.	-0,068	n.s.	-0,438	0,006**
DRENAL	0,118	n.s.	0,079	n.s.	-0,270	n.s.
GRAV60	-0,252	n.s.	-0,243	n.s.	0,408	0,013*
ALTITUD	-0,487	0,003**	-0,130	n.s.	0,149	n.s.

n.s.= no significativo      \*significativo      \*\*altamente significativo

#### 4.5.3. Ordenamiento en base a la Dominancia

El Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL) de las parcelas en base a la dominancia de las especies (Figura 4.11), muestra el ordenamiento con la mayor dispersión en el plano de la nube de puntos, indicando la mayor heterogeneidad de las parcelas al comparar con los correspondientes a la abundancia y al IVI.



**Figura 4.11:** Ordenamiento de las parcelas (DECORANA) en base a la matriz de dominancia (36 parcelas),

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

Aunque persiste mayor cantidad de parcelas (2/3) en el sector izquierdo del plano, se incrementa el número de parcelas en el sector derecho, acentuándose la relación de continuidad a lo largo del eje 1. Dicho eje tiene una longitud de 3,028 desviaciones estándar (DE), valor que indica una diversidad Beta moderadamente alta. En el eje 2 la longitud es de 1,635 DE.

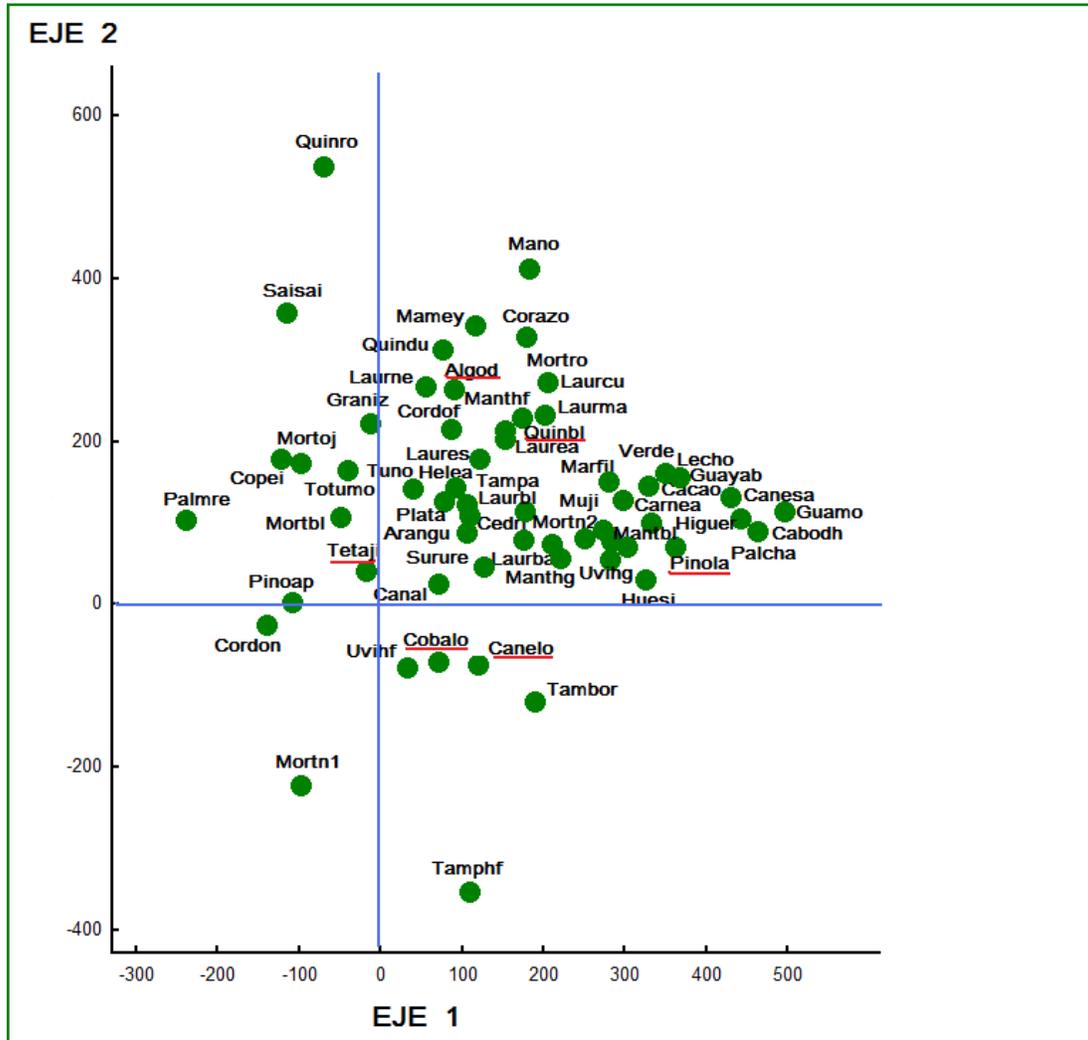
A pesar de la mayor dispersión, pueden reconocerse los agrupamientos de parcelas correspondientes a las comunidades (2) *Alchornea grandiflora* - *Ladenbergia undata* y (3) *Eschweilera tenax* - *Clusia rosea* - *Podocarpus oleifolius* en el sector izquierdo del eje 1, arriba en el centro la (2) y abajo a la izquierda, la (3) y ligeramente superpuestos. De hecho, las parcelas P2 y P24 de la comunidad (2) muestran estrechas relaciones de vecindad con varias parcelas de la comunidad (3).

En el centro y sobre el eje 1, se localizan las parcelas P23, P31 y P27 de la comunidad (4) *Hieronyma fendleri* y *Billia rosea* muy cercanas a parcelas de la comunidad (3), localizándose entre ellas la P30 de ésta última comunidad. A la derecha del plano aparecen algo dispersas las parcelas de la comunidad (1) *Retrophyllum rospigliosii*, mostrando relaciones de mayor vecindad entre pares y triadas de parcelas.

La Figura 4.12 muestra el ordenamiento de las especies en base a la dominancia, con un patrón de distribución parecido al del IVI. La distribución de las especies en el plano es regular, menos dispersa y con la mayor concentración hacia el sector derecho.

*Alchornea grandiflora* (Algod), *Ladenbergia undata* (Quinobl), *Clusia rosea* (Tampa), *Myrcia fallax* (Platani) entre las dominantes, *Cyathea caracasana* (Helea), entre las abundantes de baja dominancia y *Aniba cicutrosa* (Lauream), *Laplacea fructicosa* (Quindú) y *Cinchona pubescens* (Quinro), entre las poco frecuentes, localizadas desde el centro hacia el sector superior izquierdo del ordenamiento, tienen sus máximas dominancias en las parcelas de la Comunidad (2) *Alchornea grandiflora* - *Ladenbergia undata*.

Debajo de estas especies y hacia el centro del ordenamiento, las especies dominantes *Eschweilera tenax* (Tetaj), *Hieronyma fendleri* (Canelo), *Graffenrieda latifolia* (Mortibl) y *Clusia rosea* (Tampa) tienen su máxima dominancia en las parcelas correspondientes a la Comunidad (3) *Eschweilera tenax* - *Clusia rosea* - *Podocarpus oleifolius*; otras especies dominantes, si bien no tienen sus máximos valores en esta comunidad, constituyen un componente principal de la misma: *Myrcia acuminata* (Surure), *Billia rosea* (Cobalo) y *Vochysia meridensis* (Tambor).



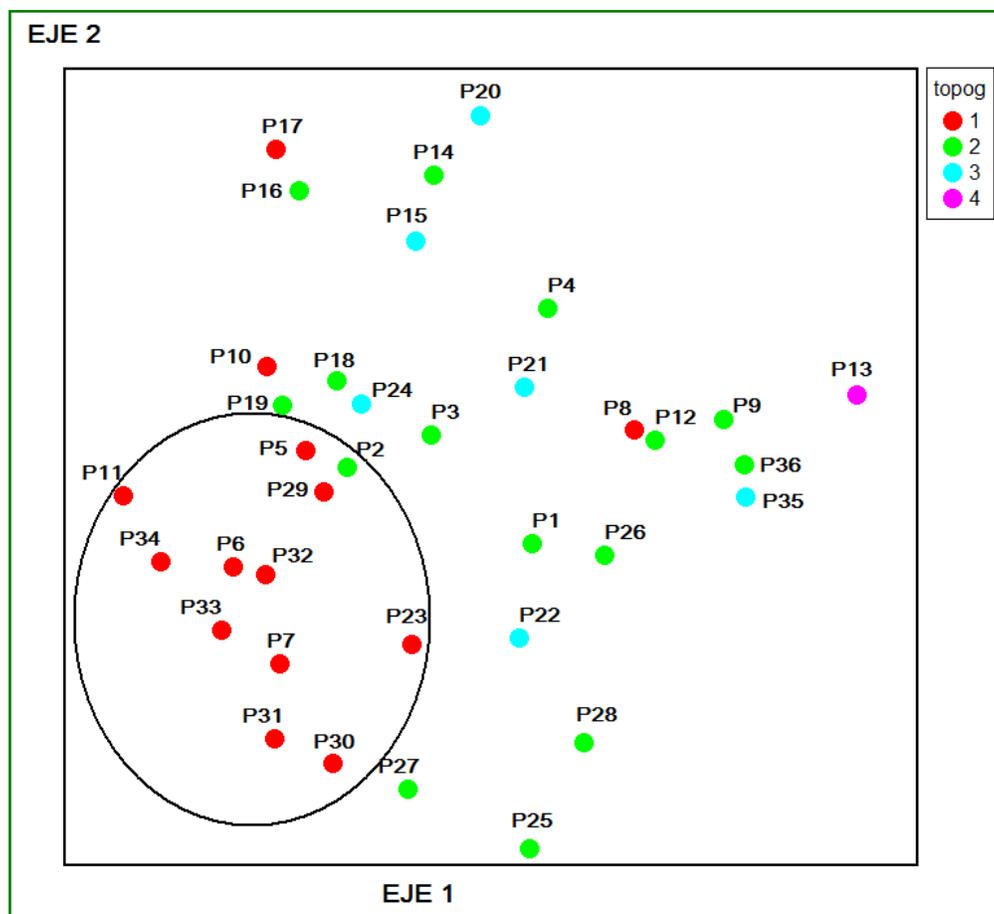
**Figura 4.12:** Ordenamiento de las especies generado por Decorana (ACL), en base a la matriz de dominancia (36 parcelas). Nombres científicos en anexo 1.

Entre las especies poco frecuentes o de baja dominancia, *Zanthoxylum quinduenses* (Tuno), *Clusia minor* (Copey), *Guarea kunthiana* (Cedril) y *Piper aduncum* (Cordon) alcanzan aquí sus máximas dominancias. La Palma real (*Arecaceae*) aparece sólo en dos parcelas y pertenecen a esta última comunidad. La especie *Billia rosea* (Cobalo) tiene su máxima dominancia en la P31 y junto a las especies *Hieronyma fendleri* (Canelo), *Graffenrieda latifolia* (Mortibl), y con menor participación de *Myrcia acuminata* (Surure), influyen en la localización en el ordenamiento de las parcelas P23, P27 y P31, correspondientes a la comunidad (4) *Hieronyma fendleri* y *Billia rosea*. En el sector derecho aparecen algunas especies, que con excepción de la parcela P4, son prácticamente exclusivas de la comunidad (1) *Retrophyllum rospigliosii*; igualmente se localizan allí *Vochysia*

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

*meridensis* (Tambor) y *Symplocos amplifolia* (Verde), cuyas máximas dominancias están en parcelas de esta comunidad. Similarmente, algunas especies poco frecuentes, como *Inga oerstediana* (Guamo), *Myrcianthes karsteniana* (Guayab) y *Passiflora lindeniana* (Palcha) son exclusivas, o alcanzan sus mayores valores de dominancia en la misma: *Sapium stylare* (Lecho), *Guettarda discolor* (Marfil), *Prunus moritziana* (Muji) y *Solanum nudum* (Uvito).

El mismo ordenamiento con indicación de la topografía (Figura 4.13) muestra la concentración de las parcelas de *cimas* (rojo) hacia el cuadrante inferior izquierdo, coincidiendo con los ordenamientos en base a la abundancia y al IVI.



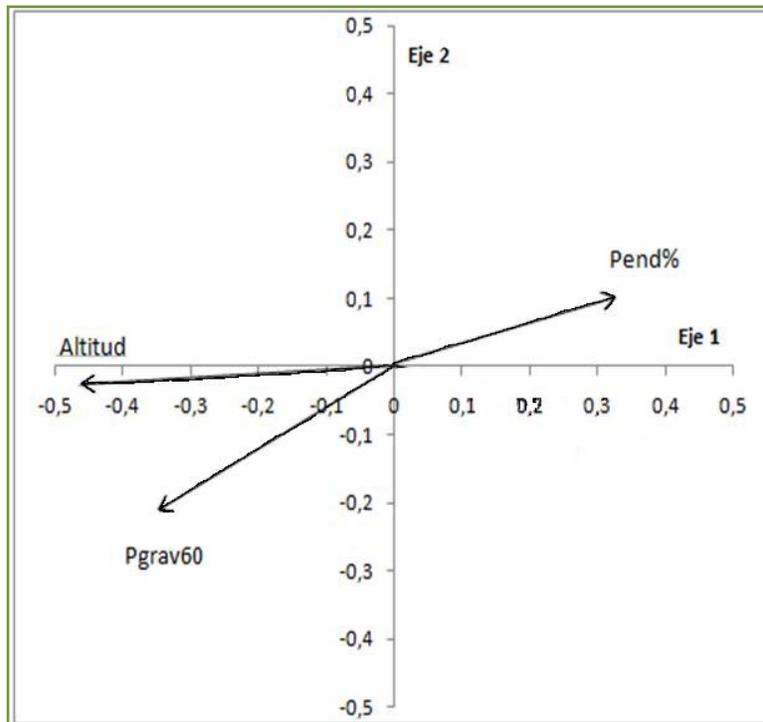
**Figura 4.13:** Ordenamiento de las parcelas por Decorana (ACL), en base a la dominancia (36 parcelas), con indicación de la posición topográfica: 1: cima, 2: media ladera, 3: base de vertiente, 4: fondo de valle

En el Cuadro 4.21 se presentan los coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los ejes del ordenamiento del ACL en base a la dominancia. Los valores obtenidos para la *altitud*, la pendiente (*Pend%*) y la profundidad del estrato rico en grava (*Pgrav60*) resultaron significativos al

5% de probabilidad con el eje 1, indicando la influencia de estos parámetros en la conformación del ordenamiento de las parcelas y de las especies. Asimismo, ello está en concordancia con los resultados del análisis de varianza realizado a los agrupamientos en base a la dominancia. En la Figura 4.14 se muestran los vectores que representan las tendencias de las variables ambientales en el plano del ordenamiento en base a la dominancia de las especies.

**Cuadro 4. 21:** Correlaciones de las variables ambientales con los ejes del Ordenamiento en base a la dominancia

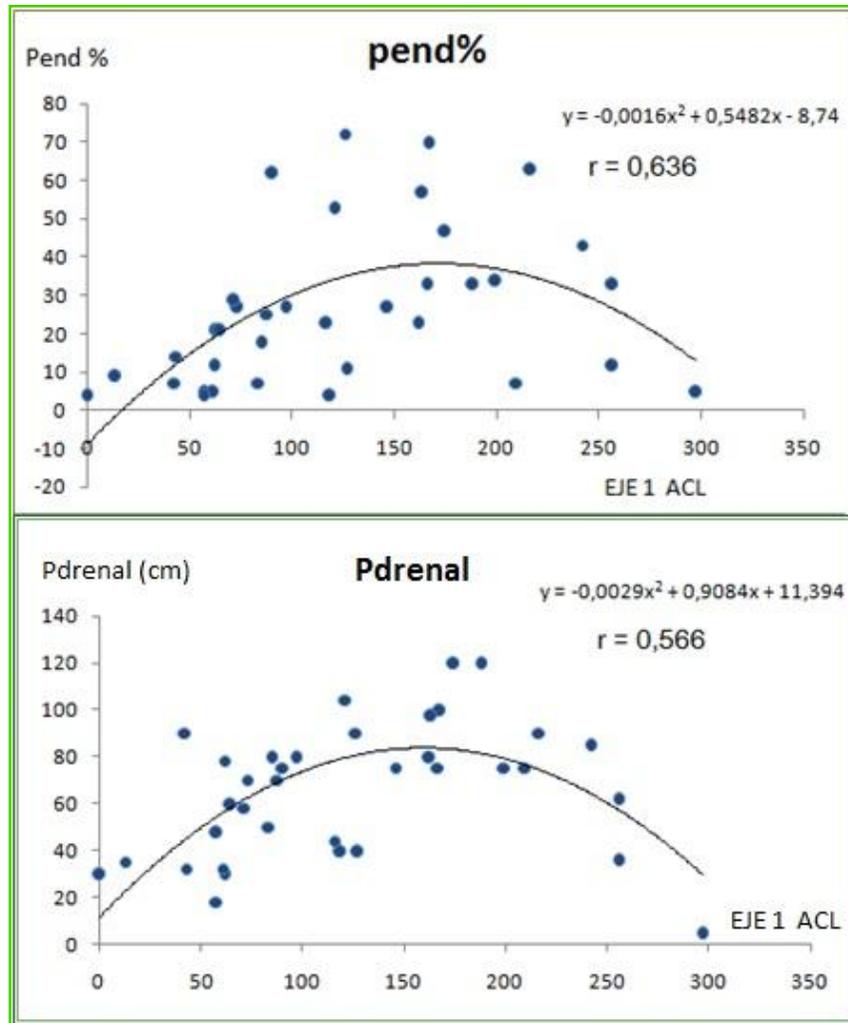
EJES	1		2		3	
	r	P (5%)	r	P (5%)	r	P (5%)
<b>Pend%</b>	0,329	<b>0,047*</b>	0,139	n.s.	0,164	n.s.
<b>A1</b>	0,185	n.s.	-0,075	n.s.	0,313	n.s.
<b>Pdrenal</b>	0,237	n.s.	-0,041	n.s.	0,128	n.s.
<b>Pgrav60</b>	-0,357	<b>0,031*</b>	-0,239	n.s.	0,017	n.s.
<b>Altitud</b>	<b>-0,484</b>	<b>0,003**</b>	<b>-0,013</b>	n.s.	<b>0,161</b>	n.s.



**Figura 4.14:** Variables ambientales en relación a los ejes del Ordenamiento en base a la Dominancia

Destaca la dirección opuesta de la altitud y la profundidad del estrato gravoso-pedregoso (*Pgrav60*) en relación a las otras variables, especialmente la pendiente (*Pend%*), y la casi sobreposición del vector *Altitud* sobre el eje 1. La profundidad del suelo bien drenado (*Pdrenal*) y el espesor del

horizonte A1, variables que no resultaron significativas al 5% de probabilidad, coinciden en su curso. La correlación de las variables pendiente (*pend%*) y profundidad del perfil de suelo bien drenado (*Pdrenal*) con el eje 1 del ordenamiento, originalmente lineal, resultó relativamente débil para la pendiente ( $P=0,047$ ) y no significativa para el drenaje libre. Sin embargo, la correlación mejoró al ajustarse al modelo parabólico en ambos casos, resultando altamente significativa para la pendiente ( $r = 0,5659$ ;  $P = 0,0006$ ) y para el drenaje libre ( $r = 0,6356$ ;  $P = 0,0001$ ). (Figura 4.15).



**Figura 4.15:** Ajuste parabólico de la correlación de las variables pendiente y drenaje libre con el eje 1 del ordenamiento en base a la Dominancia

Ello indica que las variables, aunque se correlacionan con el Eje 1, no siguen una relación lineal sino parabólica. Estos resultados muestran que existe un gradiente compuesto dominado por la altitud (en este caso relacionada con la posición relativa desde la base al tope de las vertientes), y que conjuntamente con ésta aumenta la profundidad del estrato gravoso; muestran además, la

existencia de dos variables que se correlacionan de forma curvilínea con el Eje 1, y que tanto la pendiente como la profundidad del drenaje libre alcanzan valores máximos a altitudes intermedias (medias laderas empinadas), y mínimos a las altitudes mínima y máxima a lo largo de las vertientes. En ese contexto, puede esperarse que las especies cuyo óptimo esté asociado al eje 1, sean influenciadas por el continuum del gradiente compuesto. Entre estas especies destacan *Retrophyllum rospigliosii* (Pino la), *Eschweilera tenax* (Tetaj), *Podocarpus oleifolius* (Pinoap) y *Eugenia sp.* (Canal), entre otras.

#### **4.6. Diferenciación de Comunidades**

Atendiendo a los resultados de los análisis de clasificación y ordenamiento ya presentados, se decidió utilizar los agrupamientos y el ordenamiento en base a la *dominancia*, complementados por las correlaciones de las variables ambientales, la estructura vertical y la diversidad, para diferenciar cuatro comunidades arbóreas, las que se corresponden con los agrupamientos derivados del cluster de la dominancia. Aranguren (2009) en ecosistemas forestales y Oyola (2009) en ecosistemas de páramo han aplicado recientemente el análisis multivariante en la diferenciación de comunidades vegetales, permitiendo avances significativos en el entendimiento de estos ecosistemas.

##### 1. COMUNIDAD *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso) (Grupo A)

Esta comunidad se caracteriza por la presencia muy distintiva de la especie *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso), la que constituye entre 1/3 y 2/3 del área basal total, y que, con excepción de una parcela (P4), resultó prácticamente exclusiva del agrupamiento A del dendrograma. *Vochysia meridensis* (Tambor) presentó sus máximas dominancias en esta comunidad y conforma con Pino laso las dos especies características de la misma, a las cuales se suman las generalistas *Myrcia acuminata* (Surure), *Clusia rosea* (Tampaco) y *Hieronyma fendleri* (Canelo), *Ladenbergia undata* (Quino blanco) y *Myrcia fallax* (Platanillo), para completar las siete especies más dominantes por su área basal. Entre las especies poco frecuentes *Inga oerstediana* (Guamo), *Myrcianthes karsteniana* (Guayabón) y *Passiflora lindeniana* (Palchaco) resultaron exclusivas de esta comunidad, mientras que *Symplocos amplifolia* (Verdecito), *Sapium stylare* (Lechoso), *Guettarda discolor* (Marfil), *Prunus moritziana* (Muji) y *Solanum nudum* (Uvito hoja grande) presentes en otras comunidades, alcanzan sus máximos valores de dominancia en esta comunidad *Retrophyllum rospigliosii*.

Se encontraron 25 especies arbóreas, y, según los Números de Hill, 7 muy dominantes y dominantes, y 3,7 muy dominantes, debiéndose revisar 520 árboles para encontrar una especie rara

(Números de Hill). Con ello, esta comunidad es la menos heterogénea y menos diversa. Al mismo tiempo posee el mayor valor medio de dominancia con 52 m<sup>2</sup>/ha y la menor densidad media (1.499 ind/ha), a partir de 5 cm dap.

2. COMUNIDAD *Alchornea grandiflora* (Algodón) - *Ladenbergia undata* (Quino blanco)  
(Grupo BA)

Esta comunidad tiene en *Alchornea grandiflora* (Algodón) la especie característica, en asociación con *Ladenbergia undata* (Quino blanco). *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso), aunque con 4 veces menos dominancia que en su comunidad característica, aparece entre las dominantes junto con *Eschweilera tenax* (Tetajire), *Myrcia fallax* (Platanillo) y *Myrcia acuminata* (Surure), generalistas de valores medios a bajos de área basal, que completan el grupo de las 6 especies más importantes. *Hieronyma fendleri* (Canelo), *Clusia rosea* (Tampaco), *Cyathea caracasana* (Helecho arborescente) y *Vochysia meridensis* (Tambor) se suman a esta comunidad entre las 10 especies de mayor área basal. A ellas se asocian *Aniba robusta* (Laurel amarillo), *Laplacea fruticosa* (Quindú) y *Cinchona pubescens* (Quino rojo), entre las poco frecuentes, con sus máximas dominancias en esta comunidad.

En total se encontraron 24 especies arbóreas, resultando 10 muy dominantes y dominantes y 5,5 muy dominantes, debiéndose revisar 517 árboles para encontrar una especie rara (Números de Hill). Con ello, esta comunidad presenta niveles ligeramente mayores de heterogeneidad y diversidad que la anterior, la iguala en dominancia con 52 m<sup>2</sup>/ha y presenta una mayor abundancia (1.642 ind/ha).

3. COMUNIDAD *Eschweilera tenax* (Tetajire) - *Clusia rosea* (Tampaco)  
- *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) (Grupo BBA)

Las especies *Eschweilera tenax* (Tetajire), seguida por *Clusia rosea* (Tampaco) y *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) conforman la asociación distintiva de esta comunidad, las que alcanzan cada una su máxima dominancia en la misma; *Myrcia acuminata* (Surure), *Hieronyma fendleri* (Canelo), *Alchornea grandiflora* (Algodón), *Myrcia fallax* (Platanillo) y *Ladenbergia undata* (Quino blanco) se suman para integrar el grupo de especies más importantes por su área basal. Otras especies que, aunque no tienen sus máximos valores, constituyen un componente importante de esta comunidad son *Billia rosea* (Cobalongo) y *Vochysia meridensis* (Tambor). *Zanthoxylum quinduenses* (Tuno), *Clusia multiflora* (Copei), *Guarea kunthiana* (Cedrillo) y *Piper aduncum* (Cordoncillo), entre las especies poco frecuentes o de baja área basal, alcanzan aquí sus máximas

dominancias. De las 36 parcelas estudiadas, la *Euterpe acuminata* (Palma real) sólo se encontró en dos de esta comunidad.

Se encontraron 25 especies arbóreas, 9 muy dominantes y dominantes y 5 muy dominantes, debiéndose revisar 470 árboles para encontrar una especie rara (Números de Hill). Con ello, esta comunidad presenta niveles ligeramente mayores de heterogeneidad y diversidad que las dos anteriores; la dominancia se reduce en un 10% (47 m<sup>2</sup>/ha) y la densidad se incrementa a 1.954 ind/ha (25% mas que la primera comunidad).

#### 4. COMUNIDAD Mixta *Hieronyma fendleri* (Canelo) - *Billia rosea* (Cobalongo) (Grupo BBB)

Esta comunidad, representada por sólo 3 parcelas en este estudio, presenta dos rasgos distintivos. El primero está dado por la especie *Billia rosea* (Cobalongo), que alcanza su máxima dominancia en esta comunidad; y el segundo lo constituye la mezcla equilibrada de especies generalistas y distintivas de las comunidades ya descritas. *Hieronyma fendleri* (Canelo) se suma a *Billia rosea* (Cobalongo) para conformar casi un tercio de la dominancia, mientras la mayor parte de la relativamente reducida dominancia restante se distribuye en forma bastante equitativa en otras 9 especies, para completar el 80% del área basal. Estas especies son *Myrcia acuminata* (Surure), *Myrcia fallax* (Platanillo), *Eschweilera tenax* (Tetajire), *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado), *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso), *Vochysia meridensis* (Tambor), *Alchornea grandiflora* (Algodón), *Cyathea caracasana* (Helecho arborescente) y *Clusia rosea* (Tampaco).

Se encontraron 23 especies arbóreas, 12 muy dominantes y dominantes y 6 muy dominantes, debiéndose revisar 345 árboles para encontrar una especie rara (Números de Hill). Con ello, esta comunidad presenta los niveles más altos de heterogeneidad y diversidad; la dominancia se reduce a sólo 65% de las primeras dos comunidades (34 m<sup>2</sup>/ha) y la densidad es de un valor intermedio a bajo, 1590 ind/ha.

#### **4.7. Frecuencia de las Especies (Matriz Presencia/Ausencia)**

El análisis multivariante permitió obtener la matriz PRESENCIA-AUSENCIA, en este caso considerando 59 especies en el análisis luego del descarte de las especies muy raras, y considerando las parcelas según las cuatro comunidades diferenciadas. Ello amplía la visión sobre la distribución de las especies, atendiendo tanto a las comunidades como, por extensión, a las condiciones de sitio.

La matriz Presencia/Ausencia (Cuadro 4.22) permite caracterizar a las especies de acuerdo a su frecuencia, de la manera siguiente (síntesis en Cuadro 4.23):

**Especies de alta frecuencia en sitios bien drenados** (sitio 1): son las especies 1 a 13 (22%), cuya presencia varía ampliamente entre 12 y 67% de las parcelas, pero con clara tendencia a mayor frecuencia en la comunidad (A) *Retrophyllum rospigliosii*, la cual predomina en el sitio 1, de pendientes medias a fuertes y drenaje bueno a excesivo.

**Especies de alta frecuencia en las comunidades BBA y BBB, es decir en los sitios mal drenados** (sitios 3 y 4): se trata de las especies 14 a 20 (12%), que sólo se presentan entre el 14 y el 24% de las parcelas, pero con clara tendencia a mayor frecuencia en las comunidades *Eschweilera tenax - Clusia rosea - Podocarpus oleifolius*, por una parte e *Hieronyma fendleri - Billia rosea*, por la otra, siendo más bien rara su presencia en las otras dos comunidades. Se exceptúa de ello *Aiouea sp.*, que extiende una alta frecuencia hacia la comunidad (BA) *Alchornea grandiflora - Ladenbergia undata*.

**Generalistas de máxima frecuencia:** se trata de las especies 21 a 33 (22%) en el cuadro, las que se presentan entre el 80 y el 100% de las parcelas, a lo largo de las cuatro comunidades y, por lo tanto, a lo largo del gradiente topografía-sitio. Aquí se incluyen especies que por su alta dominancia (además de su alta frecuencia) resultaron especies características de las comunidades definidas.

**Generalistas de frecuencia media:** corresponden a las especies 34 a 41 (14%), las que se presentan entre el 44 y el 79% de las parcelas, indistintamente en todas las comunidades, sin mostrar mayor o menor frecuencia en ninguna.

**Especies poco frecuentes:** finalmente, la matriz identifica un último grupo conformado por las especies 42 a 59 (29%) que sólo se presenta entre 1 a 4 de las 36 parcelas, sin mostrar tendencias respecto a las comunidades diferenciadas.





**Cuadro 4.23:** Síntesis del Análisis de Frecuencia de las Especies en las Comunidades

Grupos Presencia- Ausencia	Número de especies (%)	Comunidades	Carácter
<b>I</b>	1 a 13 (22%)	<i>R. rospiglosii</i>	Tolerantes a poca humedad en el suelo superficial (periodos de sequía prolongada), de moderadamente frecuentes a raras, o ausentes, en sitios mal drenados.
<b>II</b>	14 a 20 (12%)	<i>E. tenax</i> – <i>C. rosea</i> – <i>P. oleifolius</i> y <i>H.</i> <i>fendleri</i> – <i>B. rosea</i>	Tolerantes al drenaje restringido, poco frecuente o raras en sitios excesivamente drenados.
<b>III</b>	21 a 34 (22%)	Todas	Generalistas (alta frecuencia en todas las comunidades)
<b>IV</b>	34 a 41 (14%)	Todas	Generalistas de frecuencia media
<b>V</b>	42 a 59 (29%)	Sin tendencias	Especies poco frecuentes a raras en el bosque

#### 4.8. Condiciones de Sitio de las Comunidades diferenciadas

Los resultados obtenidos en la evaluación de las variables ambientales y de vegetación por parcela y por sitio se presentan en el anexo 2, y en el Cuadro 4.24 se presenta la estadística de las variables ambientales según las cuatro comunidades definidas. Las variables ambientales presentan un marco de variación relativamente común en las dos primeras comunidades, diferente en sus valores, del marco de variación en las dos últimas comunidades.

La comunidad 1, *Retrophyllum rospiglosii* (Pino laso) y la comunidad 2, *Alchornea grandiflora* (Algodón) - *Ladenbergia undata* (Quino blanco), poseen valores relativamente similares en las variables de sitio.

Y de igual forma, la comunidad 3, *Eschweilera tenax* (Tetajire) - *Clusia rosea* (Tampaco) - *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) y la comunidad 4, *Billia rosea* (Cobalongo) - *Hieronyma fendleri* (Canelo) se presentan en condiciones de sitio bastante similares.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

La pendiente media va desde 34-38% en las dos primeras, hasta 14-11% en las dos últimas. La profundidad o espesor del perfil de suelo bien drenado (*Drenal*) disminuye desde 75 cm en las dos primeras, a 55-39 en las dos restantes, mientras la profundidad del estrato gravoso (*Pgrav60*) aumenta desde 88-83 en las primeras hasta 136-143 en las últimas.

Los promedios del espesor del A1 (profundidad del enriquecimiento en materia orgánica del horizonte superficial por acción de las raíces y los organismos del suelo) son muy similares (31 a 23 cm), y, en general, tiende a reducirse desde la comunidad (1) *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso) a la (4) *Billia rosea* (Cobalongo) - *Hieronyma fendleri* (Canelo), siguiendo la reducción de la pendiente y la profundidad del suelo bien drenado. La altitud en relación a las comunidades diferenciadas no muestra tendencia alguna y varía relativamente poco.

La pendiente y la profundidad del estrato gravoso (> 60% grava) diferencian significativamente las parcelas de las comunidades 1 y 2 de las comunidades 3 y 4 (Cuadro 4.25). Las primeras dos comunidades resultan similares, pero ambas son significativamente diferentes de las dos últimas de acuerdo a la profundidad de la grava, y de ambas por separado, según la pendiente.

**Cuadro 4.24:** Estadística de las variables ambientales en las parcelas de las comunidades

Comunidad 1	PEND %	A1 cm	DRENLIB cm	PGRAV60 cm	ALTITUD m
<b>MEDIA</b>	<b>34</b>	<b>31</b>	<b>75</b>	<b>88</b>	<b>2342</b>
SD	21	64	30	43	37
N	12	12	12	12	12
Comunidad 2	PEND	A1	DRENLIB	PGRAV60	ALTITUD
<b>MEDIA</b>	<b>38</b>	<b>30</b>	<b>75</b>	<b>83</b>	<b>2351</b>
SD	22	82	29	36	31
N	9	9	9	9	9
Comunidad 3	PEND	A1	DRENLIB	PGRAV60	ALTITUD
<b>MEDIA</b>	<b>14</b>	<b>28</b>	<b>55</b>	<b>136</b>	<b>2371</b>
SD	86	70	23	23	20
N	12	12	12	12	12
Comunidad 4	PEND	A1	DRENLIB	PGRAV60	ALTITUD
<b>MEDIA</b>	<b>11</b>	<b>23</b>	<b>39</b>	<b>143</b>	<b>2351</b>
SD	11	90	61	12	28
N	3	3	3	3	3

**Cuadro 4.25:** Diferenciación de las comunidades arbóreas según variables ambientales (ANOVA, test de Tukey)

Variables	P (0,05)	Diferenciación de Comunidades
Pgrav60	0,0013 **	1 y 2 diferentes de 3 y 4
Pend%	0,0052**	1 y 2 diferentes de 3 y de 4

En total, 16 de 21 parcelas de las primeras dos comunidades se desarrollan en condiciones de sitio 1 y 2, mientras que, de las dos últimas comunidades 13 de 15 parcelas lo hacen en los sitios 3 y 4. Del mismo modo, 18 de las 21 parcelas de las primeras dos comunidades están en condición de *media ladera y base de vertiente*, mientras que 12 de las 15 parcelas de las últimas dos comunidades están en condición de *cima*. Ello está en concordancia con la diferenciación significativa en base a la pendiente y la profundidad de la grava entre los pares de comunidades. En síntesis, las condiciones de sitio de las comunidades se puede resumir como sigue:

- a) Las comunidades (1) *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso) y (2) *Alchornea grandiflora* (Algodón) - *Ladenbergia undata* (Quino blanco) están predominantemente establecidas en condiciones de media ladera y base de vertiente, en sitios 1 y 2, pendiente de 18 a 45% con una media de 34-38%, profundidad del estrato gravoso muy variable con una media de 83-88 cm y una profundidad de suelo bien drenado, igualmente muy variable, con una media de 75 cm.
- b) Las comunidades (3) *Eschweilera tenax* (Tetajire) – *Clusia rosea* (Tampaco) – *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) y (4) *Billia rosea* (Cobalongo) – *Hieronyma fendleri* (Canelo) están predominantemente establecidas en condiciones de cima, sitios 3 y 4 (5), pendiente de 4 a 27% con una media de 11-14%, profundidad del estrato gravoso muy variable con una media de 135-145 cm y una profundidad de suelo bien drenado igualmente muy variable con una media de 35-45 cm.

El mantillo orgánico predominante en la comunidad (1) *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso) es el tipo C (el menos desarrollado y de menor cobertura) y en las otras predomina el B (desarrollo intermedio, con los horizontes O y L), pues el tipo A (el mas grueso y con los tres horizontes orgánicos) no es muy frecuente, (aparece sólo en 6 de las 36 parcelas), la mayoría en la comunidad (3): *Eschweilera tenax* (Tetajire) – *Clusia rosea* (Tampaco) - *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) y en condición de cima.

En general, se observa una tendencia a la reducción de la Dominancia total al hacerse más plano el terreno (y aumentar la tendencia al mal drenaje temporal). Las especies *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso), *Vochysia meridensis* (Tambor), *Alchornea grandiflora* (Algodón) y *Ladenbergia undata* (Quino blanco) alcanzan mayores dominancias en medias ladera de pendientes moderadas a medianamente altas, mientras que *Eschweilera tenax* (Tetajire), *Clusia rosea* (Tampaco), *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado), *Myrcia acuminata* (Surure), *Hieronyma fendleri* (Canelo) y *Billia rosea* (Cobalongo) en cimas (usualmente convexas y de 2 a 10% de pendiente) y, asimismo, en laderas de pendientes medias a bajas (15 a 5%).

#### **4.9. Óptimo de las Especies**

El ordenamiento permitió la obtención de los óptimos para las especies según la Dominancia, en función de las variables cuantitativas consideradas. La lista de las especies más importantes con la indicación del grupo de dominancia (o comunidad) y de las condiciones en que alcanzan su óptimo se presenta en el cuadro 4.26.

Es de destacar que numerosas especies, independientemente de su agrupamiento según el análisis de clasificación, alcanzan su *óptimo* en un rango relativamente restringido de las variables ambientales: pendiente entre 15 y 35%, profundidad del buen drenaje entre 48 y 85 cm, profundidad del estrato gravoso entre 93 y 126 cm, altitud entre 2.348 y 2373 metros y espesor del A1 entre 27 y 31 cm. Estos valores representan una fracción relativamente reducida del espectro de variación observado en el estudio de esas variables, y podría afirmarse que representan la *condición méstica* en el BUSE, donde el estrés por exceso de humedad en la temporada lluviosa y por déficit hídrico en la temporada seca estaría en su mínimo. Ello sugiere que el óptimo para un número indeterminado de especies está en dicha condición méstica. La comparación entre los óptimos de algunas especies se presenta en la Figura 4.16.

*Retrophyllum rospigliosii* y *Podocarpus oleifolius* alcanzan su óptimo en condiciones de sitio bastante diferentes en tres de las variables: el *P. oleifolius* en menor pendiente, menor profundidad del drenaje libre y mayor profundidad del estrato gravoso-pedregoso y, además, usualmente tiene predominio en las *cimas* y, por ende, a mayor altitud que el *R. rospigliosii*, con mayor presencia en *media ladera*.

Las especies líderes de la comunidad (1) *Retrophyllum rospigliosii*, de la (2) *Alchornea grandiflora* y de la (3) *Eschweilera tenax* también alcanzan sus óptimos en condiciones visiblemente diferentes,

mientras que la líder de la comunidad (4) *Billia rosea* coincide en mucho con la citada *Eschweilera tenax*.

**Cuadro 4.26:** Óptimo de las especies diferenciales de las comunidades definidas en base a dominancia, según las variables ambientales cuantitativas

Comunidad (grupo)	Especie	Código	Pend % *	Drenal cm	Pgrav60 cm	Altitud m	A1 cm
1 (A)	<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Pinola	32,6	75,4	93,5	2348,2	31,0
1 (A)	<i>Vochysia meridensis</i>	Tambo	35,4	85,2	96,9	2350,8	30,6
2 (BA)	<i>Alchornea grandiflora</i>	Algod	28,3	67,9	98,8	2354,5	29,0
2 (BA)	<i>Ladenbergia undata</i>	Quinbl	33,4	70,8	93,3	2357,0	30,0
3 (BBA)	<i>Eschweilera tenax</i>	Tetaji	19,9	61,8	124,1	2362,6	28,8
3 (BBA)	<i>Clusia rosea</i>	Tampa	27,4	64,0	104,6	2358,9	29,4
3 (BBA)	<i>Podocarpus oleifolius</i>	Pinoap	15,5	47,8	126,2	2373,5	30,5
3 (BBA)	<i>Graffenrieda latifolia</i>	Mortbl	23,9	59,7	114,4	2366,1	29,5
4 (BBB)	<i>Hieronyma fendleri</i>	Canelo	24,4	69,1	113,0	2351,9	30,7
4 (BBB)	<i>Billia rosea</i>	Cobalo	20,8	57,9	119,9	2356,6	26,9
Generalista	<i>Cyathea caracasana</i>	Helea	27,3	68,0	107,3	2356,9	27,9
Generalista	<i>Myrcia fallax</i>	Plata	30,5	73,3	100,6	2357,2	27,9
Generalista	<i>Myrcia acuminata</i>	Surure	30,1	72,1	105,3	2355,9	29,3

\*Pend %: pendiente, Drenal: profundidad del drenaje libre, Pgrav60: profundidad del estrato con  $\geq 60\%$  grava, A1: espesor del horizonte A1.

Una especie *Guettarda discolor* cuyo óptimo está en *fondo de valle*, difiere notablemente en la profundidad del buen drenaje y en la pendiente, del óptimo de otra especie, *Vochysia meridensis*, propia de vertientes empinadas y muy bien drenadas. Finalmente, es de destacar que las tres especies generalistas más importantes *Myrcia acuminata*, *Myrcia fallax* y *Cyathea caracasana*, muestran alta coincidencia en las condiciones en que alcanzan sus óptimos.

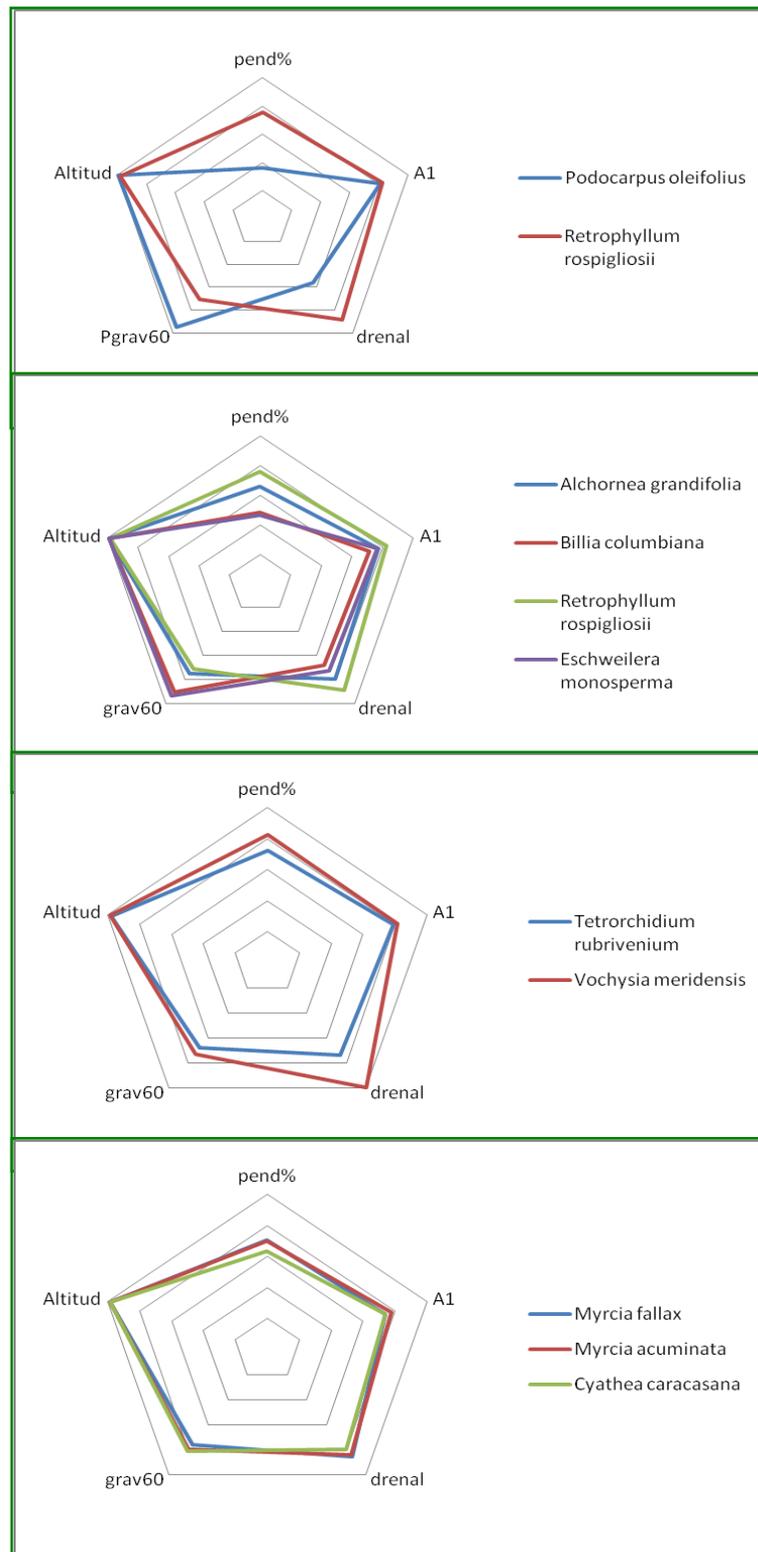


Figura 4.16: Comparación entre los óptimos de algunas especies

#### 4.10. Diversidad

##### 4.10.1. Estimación de la diversidad Alfa de las comunidades definidas en base a la Dominancia

Se calculó y comparó el promedio de los números de Hill para cada comunidad (Cuadro 4.27). Se encontró que el valor del esfuerzo a realizar para observar desde la especie más dominante hasta la más rara (número de árboles a revisar,  $N_{-\infty}$ ) disminuye desde la Comunidad (1) *Retrophyllum rospigliosii* a la Comunidad (4) *Hieronyma fendleri* y *Billia rosea*, resultando ésta última significativamente diferente del resto. La riqueza específica ( $N_0$ ), o número de especies, es prácticamente similar en todas las comunidades, y, al igual que el número de especies muy dominantes, dominantes y medianamente dominantes ( $N_1$ ) resultó no significativamente diferente.

Por su parte, el número aparente de especies muy dominantes y dominantes ( $N_2$ ) y el número aparente de especies muy dominantes ( $N_{+\infty}$ ) resultaron significativamente diferentes en los pares de comunidades (4) *Hieronyma fendleri* - *Billia rosea* y (2) *Alchornea grandiflora* - *Ladenbergia undata* que no se diferencian entre sí, pero sí lo hacen de las comunidades (3) *Eschweilera tenax* - *Clusia rosea* - *Podocarpus oleifolius* y (1) *Retrophyllum rospigliosii*. En síntesis, las comunidades 4 y 2 se pueden considerar más heterogéneas y diversas en su composición florística que la 1 y 3.

**Cuadro 4.27:** Diversidad Alpha de las comunidades diferenciadas en base a la dominancia (Números de Hill)

Comunidades Arbóreas					Diferenciación
N Hill	1	2	3	4	Duncan (P 0,05%)
$N_{-\infty}$	520	517	470	345	4 del resto
$N_0$	25	24	25	23	n.s.
$N_1$	11	13	13	14	n.s.
$N_2$	7	10	9	12	(4 - 2) de (3 - 1)
$N_{+\infty}$	3,7	5,5	5,0	6,0	(4 - 2) de (3 - 1)

##### 4.10.2. Coeficiente de Mezcla y Relación Especies – Área

Los coeficientes de mezcla promedio de las parcelas de las cuatro comunidades en base a la dominancia se presentan en el Cuadro 4.28 y la Relación Especies-Área (Curvas) en los gráficos 4.17 y 4.18. La comunidad (1) *Retrophyllum rospigliosii* tiene en promedio 5,1 individuos por cada especie, no diferenciándose mucho de las comunidades (2) y (4) con 5,8 y 6,0 individuos por especie, respectivamente, mientras que la comunidad (3) con 6,6 individuos por especie sí se

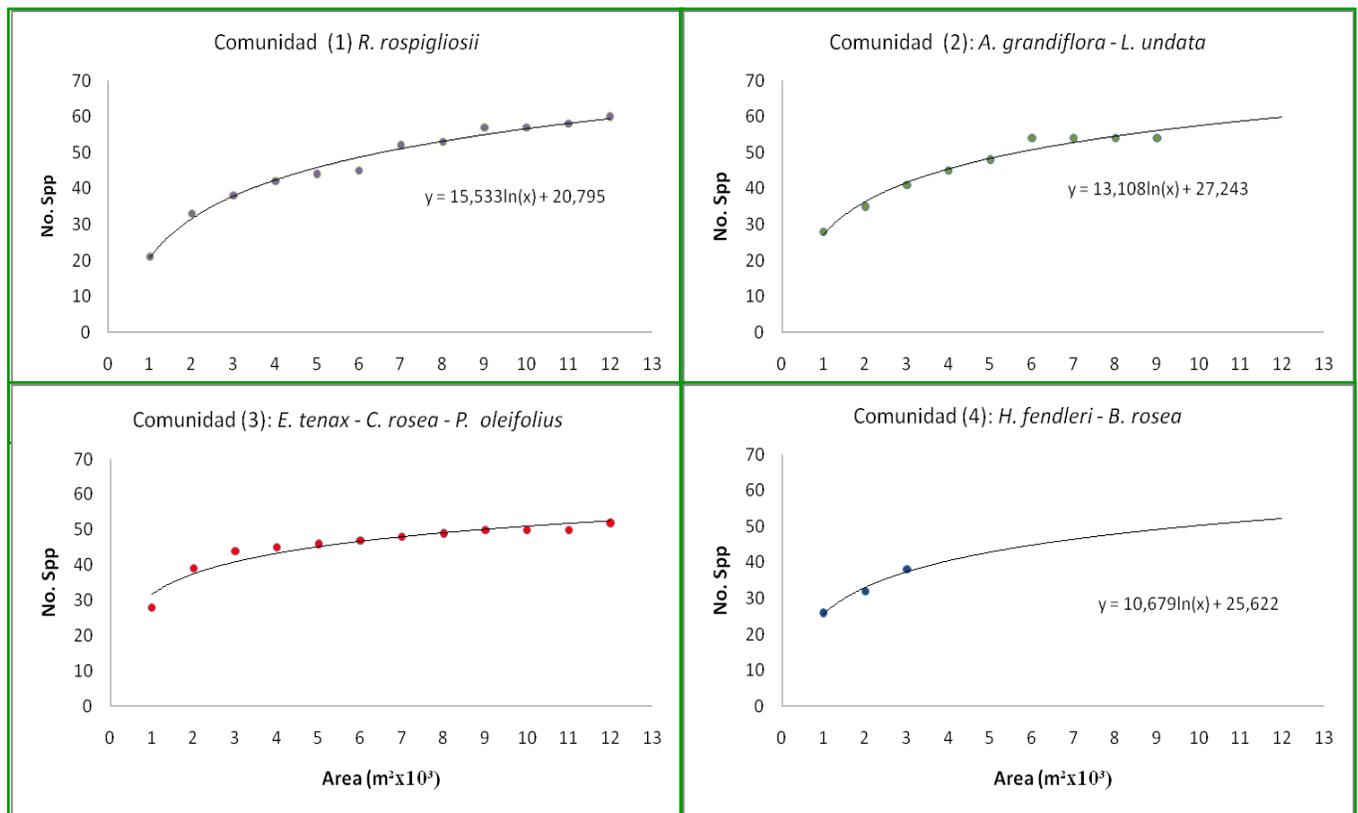
*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

diferencia en forma determinante de la primera. La tendencia observada puede estar relacionada con la mayor abundancia de individuos en las comunidades (3) y (4), de menor dominancia (área basal) y predominantemente establecidas en las áreas con las pendientes menos inclinadas (cimas, base de vertiente, fondo de valle).

**Cuadro 4.28:** Coeficientes de Mezcla promedio de las parcelas de cada comunidad

Coef. Mezcla	Comunidad 1	Comunidad 2	Comunidad 3	Comunidad 4
N	12	9	12	3
<b>Media</b>	<b>1/5,1</b>	<b>1/5,8</b>	<b>1/6,6</b>	<b>1/6,0</b>
DE	0,77	0,76	0,82	0,21
Mínimo	4,1	4,6	5,6	5,8
Máximo	6,8	6,9	8,2	6,2

La relación especies-área para las comunidades se presenta en los gráficos 4.17 y 4.18. La misma se ajusta al modelo exponencial de Gleason (2005), resultando pendientes diferentes en cada caso.

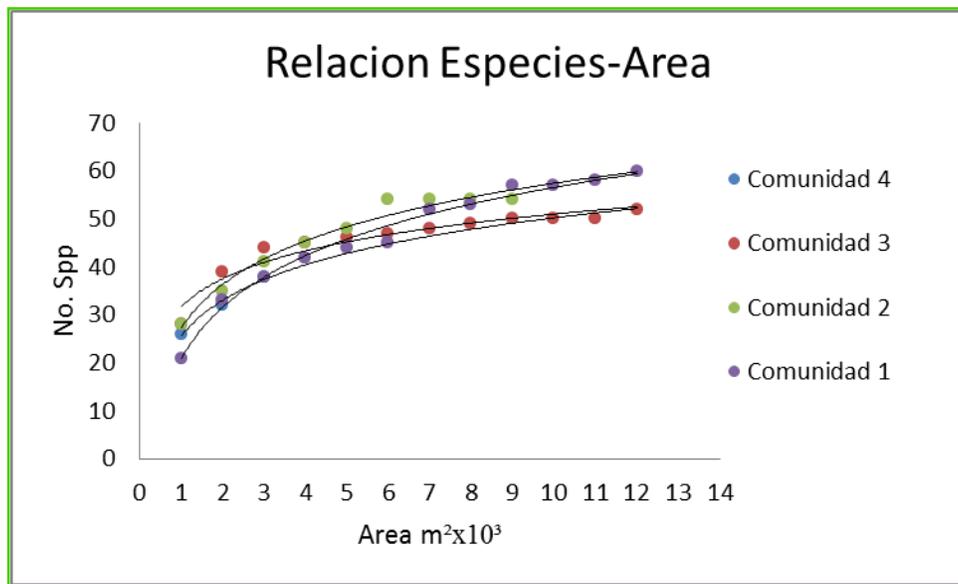


**Figura 4.17:** Curvas Especie – Área (cuatro comunidades en base a la dominancia)

A mayor pendiente más diversa la comunidad. Al considerar los primeros seis muestreos, en los cuales se acumula el mayor número de especies, la comunidad 2 muestra la mayor pendiente,

seguida de la proyección de la 4, y las de menor pendiente son la 1 y la 3. Las curvas especies-área permiten visualizar la acumulación de nuevas especies con cada parcela adicional del muestreo, cantidad que se reduce notablemente a partir del muestreo 9 en las comunidades 1 y 3 y a partir del 6 en la comunidad 2. Para la comunidad 4 se presenta la tendencia estimada, la que con tan sólo 3 parcelas presenta una proyección muy parecida a la de la comunidad 3. (Figura 4.17).

Las curvas superpuestas (Figura 4.18) muestran un número inicial de especies diferente en cada comunidad y similaridad, a partir de la séptima u octava parcela, en las comunidades 3 y 4 donde se inicia el curso asintótico, mientras que la comunidad 1 mantiene un curso ascendente y la 2 se horizontaliza a partir del sexto muestreo. Se observa la acumulación de especies en la comunidad (1) de 61 especies (12 parcelas), superior a las 53 de la comunidad (3), cifra alcanzada con sólo 6 parcelas, y a las 51 de la comunidad (2) en 9 parcelas.



**Figura 4.18:** Curvas Especie – Área (cuatro comunidades en base a la dominancia)

## CAPÍTULO V

### RESULTADOS Y ANÁLISIS DEL SOTOBOSQUE

#### 5.1. Composición y Densidad del Sotobosque

En la vegetación del sotobosque, que incluye la regeneración de las especies arbóreas, además de arbustos, hierbas, helechos, lianas y bromelias, se encontraron un total de 73 especies en el muestreo de 100 m<sup>2</sup> (5 subparcelas de 20 m<sup>2</sup>) en cada una de las 36 parcelas.

La densidad media del sotobosque fue de 54.400 plantas por hectárea (5,4/m<sup>2</sup> ±1,6), con un coeficiente de variación entre parcelas del 29,4% (Cuadro 5.1). Al considerar sólo la regeneración de las especies arbóreas, 56 especies, se encontró un promedio de 30.725 plantas por hectárea (3,1±0,9/m<sup>2</sup>), con un coeficiente de variación de 29,6%. Las especies no arbóreas, 17 especies, 5 de ellas Pteridophytas (helechos herbáceos), 2 Arecaceae (palmas), 4 hierbas, 4 arbustos y 2 lianas, generaron una media de 22.419 plantas por hectárea (2,2±1,0/m<sup>2</sup>, con un coeficiente de variación de 45,3%, muy superior al de las especies arbóreas.

**Cuadro 5.1:** Abundancia de las especies del sotobosque

	TOTALES	ARBOREAS	OTRAS
NÚMERO ESPECIES	73	56	17
MEDIA (ind/ha)	54.400	30.725	22.419
DESVIACION ES. (DE)	16.029	9.092	10.146
C.V. %	29,4	29,6	45,3
MINIMO (ind/ha)	24.100	14.500	20.000
MAXIMO (ind/ha)	79.000	49.500	49.700

La especie más abundante en el sotobosque es una arbustiva de bajo porte, *Psychotria aubletiana* (café o cafecito), familia Rubiaceae, con una media de 18.000 plantas por hectárea (1,8±0,96 por m<sup>2</sup>). Los máximos valores de esta especie se acercaron a los 5 ind/m<sup>2</sup> (50.000/ha) en condiciones de cima y media ladera de 10 a 25% de pendiente, profundidad del perfil bien drenado entre 40 y 70 cm y profundidad del estrato gravoso entre 100 y 130 cm. Entre las especies arbóreas la más abundante es *Myrcia acuminata* (Surure), familia Myrtaceae, con una media de 5.100 plantas por hectárea y máximos valores cercanos a 20.000/ha en parcelas de condiciones muy variables, con pendientes entre 5 y 50%, profundidad del buen drenaje entre 30 y 120 cm y profundidad del estrato

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

gravoso entre 40 y 150 cm. Le sigue *Solanum sp.* (Uvito hoja fina), Solanaceae, y *Prunus moritziana* (Muji), Rosaceae, conformando entre ellas un tercio de la abundancia total de las arbóreas (Cuadro 5.2); la primera y la tercera especie son árboles que alcanzan un gran porte en la estructura del bosque, mientras la segunda es un árbol de pequeñas dimensiones perteneciente al tercer estrato. *Myrcia fallax* (Platanil), *Piper aduncum* (Cordon) y *Graffenrieda latifolia* (Mortibl) completan las 6 especies más abundantes, que en su conjunto comprenden el 51% de la regeneración de especies arbóreas y el 29% del total de plantas del sotobosque. Le siguen las dos especies de mayor porte en la selva nublada: *Vochysia meridensis* (Tambor) y *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola), que suman juntas el 7% de la regeneración; en síntesis, 8 especies conforman casi el 60% de la regeneración de arbóreas y otras 48 especies el restante 40% (Cuadro 5.2).

**Cuadro 5.2:** Especies más abundantes en el sotobosque (ind/ha)

Especie	Forma de vida	Media	Desviación Estándar	Mínimo	Máximo
<i>Psychotria aubletiana</i>	arbusto	18.000	9.600	1.000	45.800
<i>Myrcia acuminata</i>	árbol	5.100	4.400	2.000	18.500
<i>Solanum sp</i>	árbol	3.600	2.700	0	9.800
<i>Prunus moritziana</i>	árbol	2.100	1.200	0	4.900
<i>Piper aduncum</i>	árbol	1.700	2.200	1.000	10.400
<i>Araceae</i> (cala)	hierba	1.700	1.600	1.000	5.900
<i>Myrcia fallax</i>	árbol	1.600	1.400	0	5.300
<i>Graffenrieda latifolia</i>	árbol	1.500	2.300	0	12.900
<i>Miconia sp.</i>	arbusto	1.300	1.500	0	5.800
<i>Vochysia meridensis</i>	árbol	1.100	1.700	0	6.000
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	árbol	1.000	1.700	0	8.300
<i>Ladenbergia undata</i>	árbol	1.000	1.300	0	4.300
<i>Eugenia sp</i>	árbol	980	720	1.000	2.800
Pteridophyta*	helechos	970	1.000	0	4.000
<i>Eschweilera tenax</i>	árbol	850	690	0	3.100

\*Pteridophyta (helechos herbáceos) incluye 5 especies.

Al analizar la distribución por categorías de tamaño se observa que en la Categoría I (< 1 m altura) se encuentra el 68% de la regeneración de especies arbóreas (2,09 ind/m<sup>2</sup>), mientras que en las categorías II y III se ubica el mismo porcentaje: 16% (0,49 ind/m<sup>2</sup>), para un total de 32% de individuos sobre 1 m de altura, 50% entre 1 y 2 m y 50% desde 3 m hasta 5 cm dap. Esa reducción se observa también en el número de especies, que pasa de 71 en la categoría I a 62 y 63 en las categorías II y III respectivamente, 8 especies son hierbas y arbustos de pequeño porte.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

En cimas y medias laderas se localiza el mayor número de parcelas y, consecuentemente, de especies encontradas, y al considerar promedios por parcela se observa una reducción hacia la base de las vertientes y fondos de valle (Cuadro 5.3).

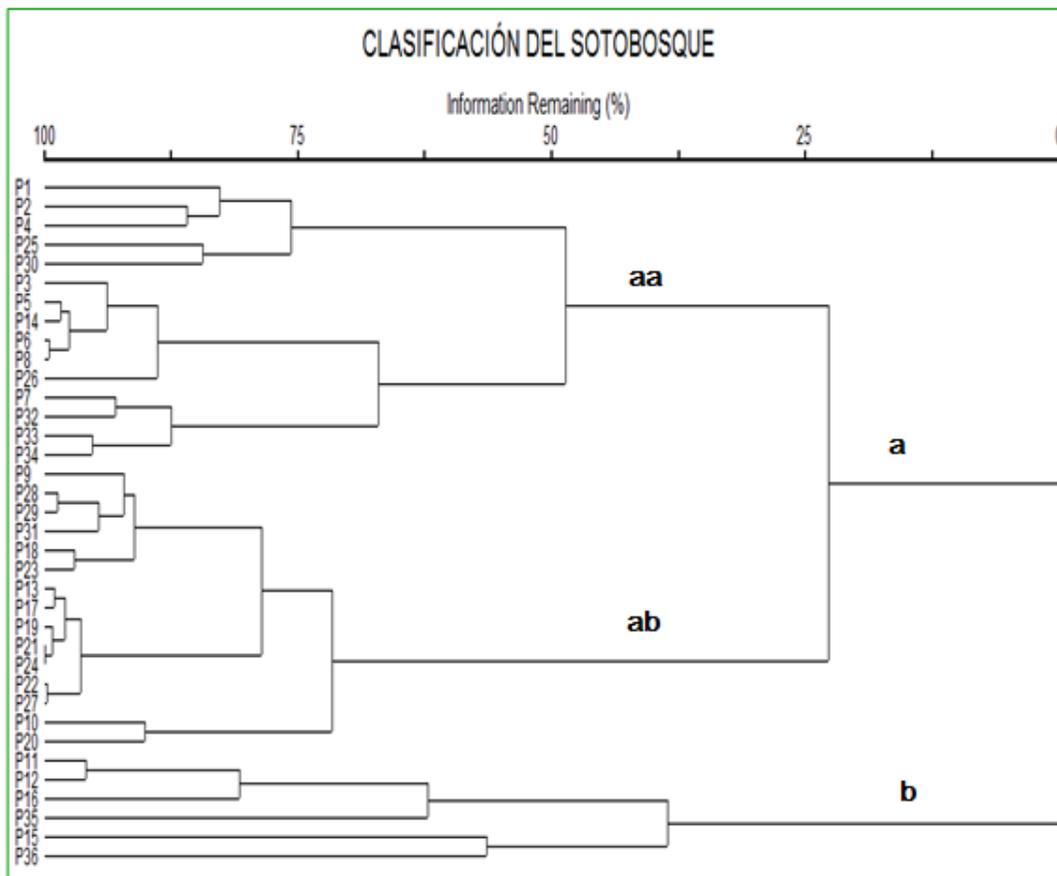
**Cuadro 5.3:** Variación del número de especies y abundancia en el sotobosque según la topografía

Topografía	n	No. total Especies	No. promedio Especie/subpar*	Ind/ha
Cima	14	71	10,6	56.000 ± 15.300
M. ladera	15	68	10,5	55.800 ± 16.800
Fondo Valle	1	30	7,8	55.200
B. Vertiente	6	54	9,4	57.600 ± 18.900

\*subparcelas de 20 m<sup>2</sup>

## 5.2. Clasificación de la Vegetación del Sotobosque

El análisis de clasificación en base a la abundancia se presenta en la Figura 5.1.



**Figura 5.1:** Clasificación de la vegetación del sotobosque en base a la abundancia de las especies

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

El análisis diferenció dos grandes grupos **a** y **b** a un nivel de información remanente menor a 25%, subdividiéndose el primero en dos (**aa** y **ab**), para un total de tres grupos a un nivel de 40%.

En el Cuadro 5.4 se presentan los promedios de abundancia de los tres grupos generados de la vegetación del sotobosque, donde se observa la dominancia del arbusto *Psychotria aubletiana* (Café). El grupo 1 se diferencia de los otros grupos a través de la mayor abundancia de las especies *Myrcia acuminata* (Surure), *Prunus moritziana* (Muji) y *Vochysia meridensis* (Tambor). El grupo 2 se caracteriza por el alto valor de las especies *Psychotria aubletiana* (café), *Graffenrieda latifolia* (Mortibl), *Ladenbergia undata* (Quinobl) y *Myrcia fallax* (Platani). En el grupo 3 destaca el cambio de la triada dominante en los grupos 1 y 2 (*P. aubletiana*-*M. acuminata*-*Solanum sp*) por la triada *P. aubletiana* - *P. aduncum* - *Solanum sp*. La ausencia de la especie *Myrcia acuminata* (Surure), y el aumento notable de las especies *Piper aduncum* (Cordon), *Inga oerstediana* (Guamo), *Geonoma sp.* (Palmamo), *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola) y *Myrcianthes karsteniana* (Guayab) caracteriza a este grupo.

**Cuadro 5.4:** Promedios de abundancia de las especies más importantes en el sotobosque (ind/ha) en los grupos derivados del Dendrograma (dap < 5 cm).

Grupo aa		Ind/ha	Grupo ab		Ind/ha	Grupo b		Ind/ha
<i>Psychotria aubletiana</i>	Café	15.100	<i>Psychotria aubletiana</i>	Café	23.800	<i>Psychotria aubletiana</i>	Café	11.000
<i>Myrcia acuminata</i>	Surure	8.400	<i>Myrcia acuminata</i>	Surure	3.600	<i>Piper aduncum</i>	Cordon	5.100
<i>Solanum sp</i>	Uvihf	4.100	<i>Solanum sp</i>	Uvihf	2.800	<i>Solanum sp</i>	Uvihf	4.200
<i>Prunus moritziana</i>	Muji	3.000	<i>Graffenrieda latifolia</i>	Mortbl	2.700	<i>Inga oerstediana</i>	Guamo	3.900
<i>Vochysia meridensis</i>	Tambor	2.400	<i>Ladenbergia undata</i>	Quinobl	2.000	<i>Geonoma sp</i>	Palmol	3.900
<i>Myrcia fallax</i>	Plata	1.900	<i>Miconia sp</i>	Mortn1	2.000	Araceae	Cala	2.700
Araceae	Cala	1.900	<i>Myrcia fallax</i>	Plata	1.800	<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Pinola	2.100
Pteridophyta	Helela	1.200	<i>Prunus moritziana</i>	Muji	1.600	<i>Myrcianthes karsteniana</i>	Guayab	1.300
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Pinola	1.100	<i>Eugenia sp</i>	Canal	1.400	<i>Aphelandra sp</i>	Totumo	1.300
<i>Eschweilera tenax</i>	Tetaji	1100	Araceae	Cala	1.100	<i>Piper sp</i>	Cordof	1.100
<i>Miconia sp</i>	Mortn1	1.000	<i>Piper aduncum</i>	Cordon	1.100	<i>Solanum nudum</i>	Uvihg	1.000
<i>Solanum nudum</i>	Uvihg	1.000	Pteridophyta	Helela	1.100	<i>Casearia sp</i>	Huesit	900
<i>Piper aduncum</i>	Cordon	900	<i>Eschweilera tenax</i>	Tetaji	900	<i>Prunus moritziana</i>	Muji	900
<i>Graffenrieda latifolia</i>	Mortbl	800	<i>Geissanthus fragrans</i>	Mantne	900	<i>Myrsine ferruginea</i>	Manthg	800
<i>Ocotea babosa</i>	Laurba	800	<i>Ocotea babosa</i>	Laurba	800	<i>Eugenia sp</i>	Canal	700

\*En color las especies diferenciales de cada grupo.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

Al analizar las variables ambientales de los grupos diferenciados, no se encontraron diferencias significativas entre los promedios (Cuadro 5.5).

**Cuadro 5.5:** Promedios de las variables ambientales en los grupos del sotobosque

Grupos	n	Pend %	A1 cm	Drenal cm	Pgrav60 cm	Altitud m
aa	15	29,1 ± 23	31,2 ± 6,8	72,2 ± 24,6	100,9 ± 48,2	2356 ± 25
ab	15	21,1 ± 15	26,5 ± 7,7	59,1 ± 31,6	117,7 ± 38,4	2348 ± 36
b	6	32,3 ± 23	30,2 ± 6,5	63,3 ± 29,2	96,7 ± 30,6	2369 ± 35

Al comparar los tres grupos obtenidos en el sotobosque con las tres comunidades diferenciadas en base a la abundancia de la masa arbórea adulta ( $dap \geq 5$  cm) se observa que las parcelas coinciden entre un 33 y un 47% a nivel de grupos, mientras que a nivel de subgrupos (viñetas) las coincidencias son inferiores al 33%, de donde se deriva que los agrupamientos son esencialmente diferentes. (Cuadro 5.6).

**Cuadro 5.6:** Comparación entre los grupos generados por el análisis de clasificación en base a la abundancia de las especies en el sotobosque ( $dap \leq 5$  cm) y la masa adulta ( $dap > 5$  cm) \*

GRUPO aa Sotobosque	GRUPO AA Masa adulta	GRUPO ab Sotobosque	GRUPO AB Masa adulta	GRUPO b Sotobosque	GRUPO B Masa adulta
• P1	• P1	P9	P2	P11	P8
P2	• P3	• P28	• P18	• P12	P9
• P4	• P4	• P29	• P29	P16	• P12
P25	P19	• P31	• P31	• P35	P13
P30	P16	• P18	P30	P15	• P35
• P3	P20	P23	P32	• P36	• P36
P5	P21	P13	P33		
• P14	P24	P17	P5		
P6	P17	P19	P6		
P8	• P14	P21	• P10		
P26	P15	P24	P11		
P7	P23	• P22	P7		
P32	• P34	• P27	• P22		
P33		• P10	P25		
• P34		P20	P26		
			• P27		
			• P28		
<b>5 de 15</b>	<b>5 de 13</b>	<b>7 de 15</b>	<b>7 de 17</b>	<b>3 de 6</b>	<b>3 de 6</b>

\*Las viñetas indican las parcelas coincidentes a nivel de grupos y los colores los subgrupos.

Indicios sobre la dinámica fitosociológica lo ofrece la comparación entre la abundancia de las especies en la regeneración actual y en la masa más desarrollada. La abundancia promedio de las especies arbóreas en el sotobosque, que alcanza a 30.750 ind/ha, se reduce en la masa adulta a 1.694 ind/ha, esto es 18 veces, con un mínimo de 1.040 en el fondo de valle y un máximo de 2.420 en cima. Al comparar la composición florística en los grupos derivados del cluster en base a la abundancia de especies arbóreas en la regeneración y en la masa adulta, se observa lo siguiente (cuadro 5.7):

*Myrcia acuminata* (Surure) dominante en los tres grupos formados en la masa adulta, es muy abundante en dos de los grupos de la regeneración, lo que asegura la continuidad de su prevalencia en la comunidad. *Solanum sp.* (Uvitohtf) y *Piper aduncum* (Cordon) dominantes en los tres grupos de regeneración, no son abundantes en la masa adulta, lo que pudiera estar relacionado con sus exigencias a la luz y a su pequeño porte, es decir, cumplirían bajo sombra un ciclo de vida relativamente corto entre el sotobosque y el estrato 3 del bosque. *Myrcia fallax* (Platani) y *Eschweilera tenax* (Tetaj) abundan en dos grupos de cada condición, lo que expresa su tendencia a ser generalistas sin alcanzar el grado de dominancia de *Myrcia acuminata* (Surure). *Prunus moritziana* (Muji) *Graffenrieda latifolia* (Mortibl), *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola) y *Solanum sp.* (Uvihg) dominan en dos grupos de regeneración, pero sólo en uno de la masa adulta, lo que pudiera estar relacionado con un cierto grado de selectividad de sitio. *Inga oesterdiana* (Guamo), *Vochysia meridensis* (Tambor) y *Ladenbergia undata* (Quinobl) dominan en un grupo de ambas condiciones. *Myrcianthes karsteniana* (Guayab) domina en un solo grupo de regeneración pero en ninguno de la masa adulta, siendo ejemplo de una especie muy localista, y, en su caso, asociada al *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola), tal como la describió Bockor (1978).

*Zanthoxylum sp.* (Tuno) es la clásica especie pionera que sólo tiene éxito en claros amplios del bosque. Esta especie, al igual que *Cyathea caracasana* (Helea) y *Guarea kunthiana* (Cedril) no son abundantes en la regeneración bajo el dosel del bosque, pero sí lo son en dos grupos de la masa adulta, lo que pudiera explicarse por su marcado carácter oportunista: aprovechan la abertura temporal en el dosel, pero una vez cerrado éste tienen poca oportunidad de establecerse bajo la sombra del bosque y del mismo sotobosque.

En síntesis, sólo un relativamente pequeño grupo de especies son abundantes tanto en el sotobosque como en la masa adulta (*Myrcia acuminata* (Surure), *Myrcia fallax* (Platani) y *Eschweilera tenax* (Tetaj) ocupando un amplio espectro ecológico horizontal y vertical (generalistas), mientras que

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

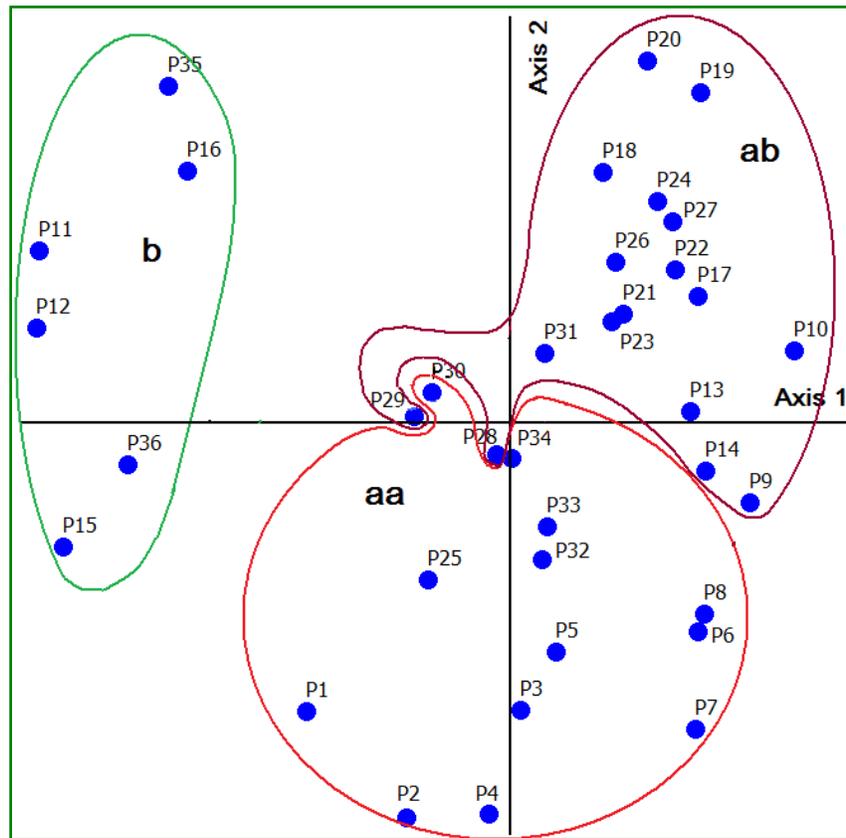
otras son muy abundantes en la regeneración pero no en la masa arbórea adulta, y viceversa. Sin embargo, la mayoría de las especies actuales de la masa arbórea adulta están bien representadas en la vegetación del sotobosque, lo que sugiere altas probabilidades de su permanencia en la comunidad vegetal.

**Cuadro 5.7:** Comparación de las especies más abundantes en los grupos definidos por el dendrograma del sotobosque y de la masa adulta

ESPECIES	SOTOBOSQUE			MASA ADULTA		
	GRUPO aa	GRUPO ab	GRUPO b	GRUPO AA	GRUPO AB	GRUPO B
<i>Myrcia acuminata</i>	x	x		x	x	x
<i>Piper aduncum</i>	x	x	x			
<i>Solanum sp.</i>	x	x	x			
<i>Myrcia fallax</i>	x	x		x	x	
<i>Eschweilera tenax</i>	x	x		x	x	
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>			x			x
<i>Graffenrieda latifolia</i>	x	x		x	x	
<i>Prunus moritziana</i>		x	x			x
<i>Solanum sp</i>	x		x	x		
<i>Eugenia sp.</i>		x		x	x	x
<i>Piper sp.</i>			x	x	x	
<i>Ladenbergia undata</i>		x		x		
<i>Inga oesterdiana</i>			x			x
<i>Vochysia meridensis</i>	x				x	
<i>Myrcianthes karsteniana</i>			x			
<i>Zanthoxylum quinduensis</i>				x	x	
<i>Cyathea caracasana</i>				x	x	x
<i>Guarea kunthiana</i>				x	x	

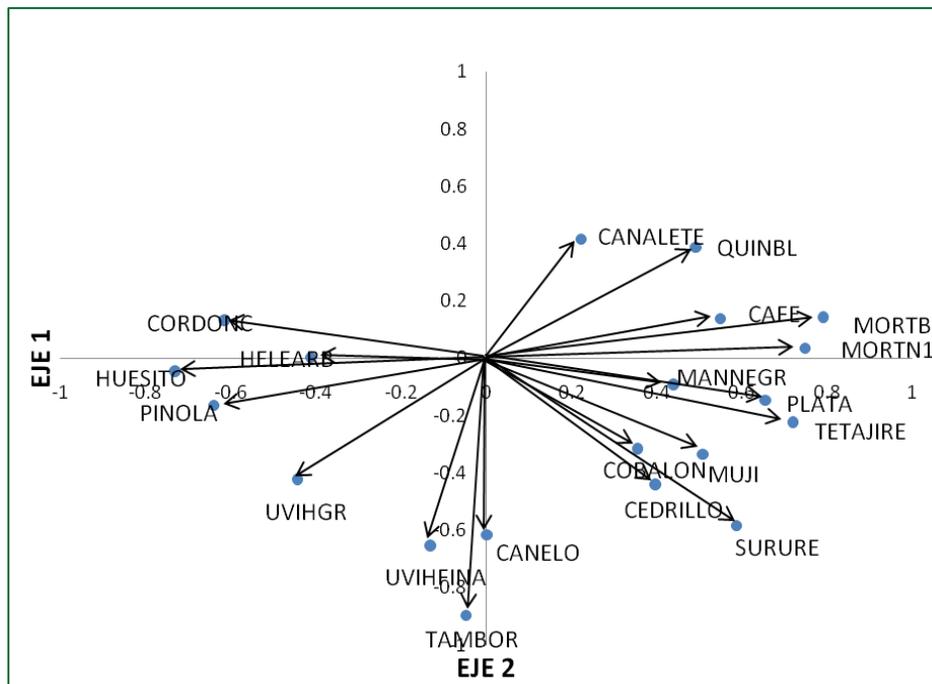
### 5.3. Ordenamiento de la Vegetación del Sotobosque

La figura 5.2 presenta el ordenamiento de las parcelas mediante el análisis de componentes principales (ACP). Dada la alta variabilidad en la densidad de algunas especies los datos se transformaron logarítmicamente para reducir la heterogeneidad de las varianzas. El primer eje absorbe el 59,9% de la varianza, y el segundo absorbe el 14.1%, para un total de 74% en el primer plano de ordenamiento. Lo primero que salta a la vista es la discontinuidad que produce dos nubes de puntos alargadas verticalmente, la menor a la izquierda del plano y la mayor en el sector derecho-central del mismo en una forma alargada que cruza diagonalmente el punto de origen de los ejes 1 y 2. La nube de puntos a la izquierda corresponde al grupo designado como **b** en el análisis de agrupamiento, mientras que en la nube de puntos a la derecha se reconocen, en la parte inferior, al grupo designado como **aa**, y en la parte superior al grupo **ab**, los que tienden a separarse a lo largo del eje 1, con un pequeño grado de sobreposición sobre el mismo. Al detallar la distribución de las parcelas de estos grupos pueden reconocerse inclusive agrupamientos que se corresponden con los subgrupos del dendrograma (sector izquierdo y derecho de aa y ab).



**Figura 5.2:** Ordenamiento de las parcelas (ACP) en base a la abundancia de las especies en el sotobosque (incluye regeneración natural de especies arbóreas).

La correlación de las especies del sotobosque con los ejes de ordenamiento (Figura 5.3) muestra dos manojos de vectores que apuntan en direcciones opuestas; en efecto, los vectores de las especies *Ladenbergia undata* (Quinbl), *Graffenrieda latifolia* (Mortibl), *Miconia sp.* (Mortn1), *Psychotria aubletiana* (Café), *Myrcia fallax* (Platani), *Eschweilera tenax* (Tetaj) y *Myrcia acuminata* (Surure), están correlacionadas positivamente con el primer eje, mientras que *Casearia sp.* (Huesito), *Piper aduncum* (Cordon), *Retrophyllum rospigliosii* (Pinola) y *Solanum nudum* (Uvitohg), se correlacionan negativamente con ese mismo eje, y con las especies anteriores, y por lo tanto se distribuyen opuestas a ellas.



**Figura 5.3:** Correlaciones de las especies más importantes (ACP en base a la abundancia en el sotobosque), incluyendo regeneración natural de especies arbóreas (matriz de abundancia modificada en base al logaritmo). Las abreviaturas indican: Café: *Psychotria aubletiana*; Canal: *Eugenia sp.*; Canelo: *Hieronyma fendleri*; Cedrillo: *Guarea kunthiana*; Cobalongo: *Billia rosea*; Cordon: *Piper aduncum*; Helea: *Ciathea caracasana*; Huesit: *Casearia sp.*, Laurba: *Ocotea babosa*; Laurma: *Aiouea densiflora*; Laurne: *Nectandra laurel*; Mano: *Oreopanax reticulatus*; Manthg: *Ardisia sp.*; Mantne: *Ardisia sp.*; Mortbl: *Graffenrieda latifolia*; Mortn1: *Miconia sp.*; Mortn2: *Centronia pulchra*; Muji: *Prunus moritziana*; Plata: *Myrcia fallax*; Pinola: *Retrophyllum rospigliosii*; Quinbl: *Ladenbergia undata*; Surure: *Myrcia acuminata*; Tambor: *Vochysia meridensis*; Tetaji: *Eschweilera tenax*; Uvitohf: *Solanum sp.*

Las primeras especies señaladas aumentan su abundancia hacia el extremo derecho del plano (agrupamientos **aa** y **ab**), y las últimas aumentan su abundancia hacia la izquierda (agrupamiento **b**), generando la separación de los grupos mayores **a** y **b** de parcelas. Por otra parte, los vectores de

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

las especies *Vochysia meridensis* (Tambor), *Solanum sp.* (Uvitohf), e *Hieronyma fendleri* (Canelo), apuntan hacia la parte baja del plano, posicionándose prácticamente sobre el segundo eje, y a éstas se opone *Eugenia sp.* (Canalete), lo que sugiere que estas especies influyen en la segregación de los dos agrupamientos *aa* y *ab* a partir del grupo mayor *a* en el dendrograma.

En el cuadro 5.8 se presentan los coeficientes de correlación significativos resultantes del Análisis de Componentes Principales (ACP) en base a la abundancia de las especies en el sotobosque; además se presenta la localización del máximo valor de abundancia de las especies.

**Cuadro 5.8:** Coeficientes de correlación significativos ( $P < 5\%$ ) de las especies en relación a los ejes 1 y 2 del ACP.

Especie	Código	R Eje 1	P<5%	R Eje 2	P<5%	Abundancia máxima
<i>Psychotria aubletiana</i>	(Café)	0,549	**	0,138	n.s.	P21, P13, P17
<i>Eugenia sp</i>	Canal	0,223	n.s.	0,416	*	P9
<i>Hieronyma fendleri</i>	Canelo	0,001	n.s.	-0,616	**	P36,P34,P28
<i>Guarea khuntiana</i>	Cedri	0,397	*	-0,440	*	P13, P33,P34
<i>Billia rosea</i>	Cobalo	0,355	*	-0,315	n.s.	P13
<i>Piper aduncum</i>	Cordon	-0,615	**	0,133	n.s.	P11,P12
<i>Ciathea caracasana</i>	(Helea)	-0,412	*	0,002	n.s.	P15
<i>Casearia sp.</i>	Huesit	-0,731	**	-0,045	n.s.	P12
<i>Ardisia sp</i>	Mantne	0,439	*	-0,092	n.s.	P3
<i>Graffenrieda latifolia</i>	Mortbl	0,791	**	0,143	n.s.	P10
<i>Miconia sp.</i>	(Mortn1)	0,748	**	0,035	n.s.	P10,P13,P17
<i>Prunus moritziana</i>	Muji	0,508	*	-0,335	*	P33,P26
<i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Pinola	-0,639	**	-0,164	n.s.	P2
<i>Myrcia fallax</i>	Plata	0,655	**	-0,147	n.s.	P6,P10
<i>Ladenbergia undata</i>	Quinbl	0,492	*	0,387	*	P18,P22
<i>Myrcia acuminata</i>	Surure	0,587	*	-0,584	*	P7
<i>Vochysia meridensis</i>	Tambor	-0,047	n.s.	-0,898	**	P2,P3,P4
<i>Eschweilera tenax</i>	Tetajire	0,720	**	-0,223	n.s.	P32
<i>Solanum sp</i>	Uvihf	-0,131	n.s.	-0,653	**	P15
<i>Solanum sp</i>	Uvihg	-0,443	*	-0,422	*	P3

(\*) Coeficientes de correlación significativos, (\*\*) muy significativos (Especies arbustivas en paréntesis).

En el Cuadro 5.8, se observan correlaciones significativas ( $P < 0,05\%$ ) de la abundancia de algunas especies con los ejes 1 y 2 del Análisis de Componentes Principales (ACP).

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

En el cuadro 5.9, se presentan los coeficientes de correlación de las variables ambientales con los ejes de ordenamiento de las especies del sotobosque. A diferencia de la mayoría de las especies estas variables presentan bajos coeficientes de correlación con los ejes del ordenamiento. Tan sólo la profundidad del buen drenaje del suelo (*drenal*) generó un coeficiente de correlación significativo con el eje 2 del ordenamiento. Ello sugiere muy baja dependencia de la vegetación del sotobosque, incluyendo la regeneración de las especies arbóreas, de las variables ambientales consideradas por separado.

**Cuadro 5.9:** Coeficientes de correlación de las variables ambientales con los ejes del ordenamiento (ACP)

	(r)Eje1	P<5%	(r)Eje2	P<5%
pend%	-0,314	n.s.	-0,290	n.s.
drenal	-0,181	n.s.	-0,337	*
pgrav60	0,262	n.s.	0,271	n.s.
altitud	-0,208	n.s.	0,065	n.s.
A1	-0,194	n.s.	-0,259	n.s.

(\*) Coeficiente de correlación significativo

Sin embargo, el análisis de varianza de la abundancia del sotobosque, categorizando las parcelas por sitio, resultó en diferencias significativas, lo que sugiere cierta influencia de las condiciones de sitio expresadas mediante un criterio integrador (Cuadro 5.10). El sitio 1, expresión de las mejores condiciones de drenaje, pero con el mayor riesgo de déficit hídrico en períodos secos, presenta la mayor abundancia en el sotobosque, seguido por el otro extremo edáfico, el sitio 5, donde el drenaje restringido en la temporada de lluvias pudiera ser limitativo para especies exigentes al buen drenaje. Los sitios 2 y 3, tendientes a la condición méstica presentan los menores valores de abundancia en la vegetación del sotobosque.

**Cuadro 5.10:** Abundancia (ind/100 m<sup>2</sup>) en el sotobosque según el sitio

ESTADISTICA	SITIO 1	SITIO 2	SITIO 3	SITIO 4
N	9	9	9	9
<b>MEDIA</b>	<b>645</b>	<b>459</b>	<b>468</b>	<b>593</b>
SD	150	138	154	127
C.V.	23	30	33	21
MINIMO	361	288	241	404
MAXIMO	790	675	734	758

## CAPITULO VI

### DISCUSIÓN

#### 6.1. Caracterización de los Sitios y la Vegetación

La Cordillera de Los Andes, en su ramal Norte (Colombia-Venezuela), alcanzó estabilidad en el proceso de levantamiento en la transición Plioceno-Pleistoceno, y, posteriormente, alcanzó las condiciones geomorfológicas y climáticas actuales hace sólo unos 5.000 años, cuando los glaciales, que llegaron en su recorrido a altitudes de 3.000 m se retiraron por encima de los 4.500 m (Schubert y Vivas, 1993; Burnham & Graham, 1999). Ello permite asumir que el área de estudio pudo haber estado cubierta por vegetación de *páramo andino* y que la selva nublada actual habría dispuesto de 5-10 milenios para establecerse, adaptándose progresivamente a las condiciones edafo-climáticas presentes. Los Andes septentrionales y el sur de Centroamérica se han considerado como regiones de alta especiación e hibridación y alta variedad de formas biológicas, así como de refugios de especies durante los cambios climáticos del Cuaternario, e inclusive como receptores de especies provenientes de zonas templadas, luego del levantamiento del istmo de Panamá (Gentry, 1982b; Burnham & Graham, 1999).

El área de estudio de sólo 150 m de franja altitudinal (2.250-2.400 m.s.n.m) se localiza en el *bosque mixto* con dos subtipos, con o sin *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso), según Lamprecht y Veillon (1957) y justo encima del límite inferior, estimado a 2.200 m.s.n.m, de la denominada *selva nublada montano alta* (Ataroff y Sarmiento, 2003).

En el Cuadro 6.1, se presenta un resumen de los resultados de algunos estudios florísticos en Los Andes venezolanos. Allí pueden observarse posibles tendencias en el número de especies arbóreas encontradas en función de: a) la amplitud altitudinal del estudio, b) superficie inventariada y tamaño de parcela. En general, como es de esperarse, a menor diámetro de muestreo, a mayor amplitud altitudinal y mayor área de muestreo mayor número de especies.

Schwartzkopf (2003) trabajó en tres áreas de la selva nublada andina, una de ellas el BUSE, reportando en total 71 especies de 37 familias. Cuello (2002) reporta 213 especies pertenecientes a 124 géneros y 59 familias, lo que incluye 171 especies arbóreas; Lauraceae resultó la familia más abundante. Kelly *et al.* (1994) encontraron en un sitio de la vertiente Norte de la Sierra Nevada de Merida, 219 taxa, que incluyeron 44 especies arbóreas, 15 arbustivas, 26 herbáceas y 21 trepadoras,

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

siendo las familias mejor representadas las Lauraceae, Melastomataceae y Rubiaceae. Linares (2009) encontró en total 208 especies, incluyendo 82 especies arbóreas, en la selva nublada de La Mucuy. Al considerar sólo el trayecto 2.250 – 2.500 m (250 m de amplitud) de Linares se registran 67 especies arbóreas. Según estos resultados, la diversidad florística arbórea, expresada a través de 71 especies en una franja altitudinal de sólo 150 m, le confiere a la selva nublada del BUSE un nivel comparativamente alto de riqueza florística, en relación con ecosistemas boscosos equivalentes.

**Cuadro 6.1:** Comparación de algunos estudios florísticos en Los Andes venezolanos

<b>Autor</b>	<b>Localidad y altitud</b>	<b>Altitud y amplitud altitudinal (m)</b>	<b>Superficie inventariada</b>	<b>DAP para inventario (cm)</b>	<b>Numero de especies arbóreas</b>	<b>Taxa</b>
Este trabajo	BUSE	2.250-2.400, <b>150</b>	3,6 ha, 36 parcelas de 0,1 ha	5	71	57 generos, 41 familias
Schwartzkopf (2003)	BUSE, La Mucuy, Merida	2.000-3.000, <b>1.000</b>	3,06 ha, 51 parcelas de 0,06 ha	10	71	37 familias
Cuello (2002)	Guaramacal Los Andes, entre Trujillo y Portuguesa	1830- 2580, <b>750</b>	1,1 ha 11 parcelas de 0,1 ha	2,5	171	213 especies de 124 géneros, 59 familias
Kelly <i>et al.</i> (1994)	vertiente Norte Sierra Nevada de Mérida	2550- 2650, <b>100</b>	0,26 ha, 18 parcelas de 144 m <sup>2</sup>	3,2	44	219 especies
Linares (2009)	vertiente Norte Sierra Nevada de Mérida	2.250- 3.065, <b>815</b>	0,75 ha, 15 parcelas de 500 m <sup>2</sup>	2,5	82	208 especies

Berry (2002) afirma que ya se ha establecido que los bosques asentados a lo largo de la base de la cordillera de Los Andes son mucho más ricos en especies de hierbas, arbustos y epifitas que los amazónicos, y, que éstos, a su vez, son más ricos en especies de árboles. Según Zent (2003), en la Guayana venezolana, Sierra Maigualida, entre 170 y 480 metros de altitud, se reportaron 533 especies de 65 familias en 4 parcelas de 1 ha, inventariando a partir de 10 cm dap, lo que se

considera el reporte de mayor riqueza de especies de los bosques venezolanos. A nivel de parcelas se encontró entre 133 y 191 especies, 355 a 563 árboles por hectárea y un área basal entre 21 y 41 m<sup>2</sup>/ha.

La literatura, en general, ha hecho énfasis en la influencia de gradientes de altitud, temperatura, precipitación y humedad relativa del aire y llama la atención sobre la necesidad de profundizar en el estudio de las influencias del sitio y los suelos (Lamprecht y Veillon, 1957; Gentry, 1982; Van der Hammen y Cleff, 1983; Grau y Brown, 1995; Schwartzkopf, 2003).

Hetsch y Hoheisel (1976) lograron captar aspectos esenciales de la relación suelo-vegetación en el BUSE, y los sintetizaron en su propuesta de *Hidrosecuencia*, donde la pendiente es el factor determinante para el drenaje interno de los sitios y el hidromorfismo y la estructura del suelo son la expresión visual del mismo. Desde las pendientes más empinadas hasta las planas se restringe progresivamente el drenaje y, consecuentemente, desde el sitio 1 al 7 aumentan los períodos de saturación y se eleva el nivel de la misma hacia la superficie del suelo. Según sus resultados, la vegetación responde a ello con variaciones significativas en algunos de sus parámetros florístico-estructurales. Valcarcel (1982) encontró que en los suelos de texturas finas del BUSE, el desarrollo estructural es un parámetro edáfico fundamental en la definición de las condiciones para el desarrollo radical, que depende de los estados de saturación en el suelo, pasando de condición “suelo compacto de muy débil estructura” en horizontes de prolongada saturación, a estructura migajosa o granular fina en horizontes A1, y blocosa subangular fina y fuerte en horizontes B2 bien drenados, todo lo cual guarda estrecha relación con el drenaje, la pendiente y la actividad biológica en el suelo.

En ese contexto, en el marco de la hipótesis de este trabajo, cabría preguntarse: ¿Cómo se relacionan y distribuyen las variables de sitio en las formas de relieve existentes en el BUSE? ¿Existe algún ordenamiento florístico-estructural reconocible de la vegetación en función de ello?

Pudo evidenciarse que, en la franja altitudinal relativamente estrecha de 2.250 a 2.400 metros de altitud, la ocurrencia de un relieve en colinas muy acentuado, con fuerte variabilidad tanto en los valores de la pendiente local (entre 4 y 72%) como en la alternancia de cimas (amplias o estrechas), medias ladera (cortas o extendidas), bases de vertiente (cortas o extendidas, de alta o baja pendiente, planas o sinuosas) y fondos de valle (desde muy estrechos hasta de 20 o 30 m de amplitud máxima) favorece un amplio rango de variación en las variables estudiadas y, por ende, en el régimen hídrico

resultante en los sitios, los que mantienen cierta homogeneidad sólo en áreas de poca extensión, desde pocos metros cuadrados a fracciones de una hectárea. Todo ello genera un mosaico de alta variabilidad a corta distancia del sustrato, donde se desarrollan y compiten por el espacio y los recursos las múltiples especies vegetales de la selva nublada (Figura 6.1).



**Figura 6.1.** Posiciones topográficas en el área de estudio. Cima 1, Media ladera 2, base de vertiente 3, fondo de valle 4.

El abordaje de las variables ambientales en relación con las clases de pendiente y con la posición topográfica permitió reconocer ciertos patrones de variación y de interrelación de las mismas, facilitando su comprensión y análisis y la formulación de hipótesis sobre su influencia sobre la vegetación boscosa, tal como se discute más adelante al considerar la diferenciación de comunidades.

En el ámbito del estudio se reconocieron 5 tipos de sitios, concordantes en general con los primeros 5 tipos de sitios de la hidrosecuencia de Hetsch y Hoheisel (no se encontraron los sitios 6 y 7, extremos de mal drenaje), ubicándose el *sitio 1* en las *medias ladera* y *cimas* de pendiente más fuerte y, por ende, presentando drenaje excesivo y tendencia a estrés por déficit hídrico en períodos secos prolongados y, en el otro extremo, el *sitio 4* en *bases de vertiente* casi planas y el 5 en *fondos de valle*, ambos con tendencia al mal drenaje y a situaciones de estrés por déficit de aireación en el suelo en períodos muy lluviosos. La distribución de la precipitación, con más de 100 mm mensuales de mayo a noviembre, y la evapotranspiración reducida, gracias a las temperaturas moderadas, la

alta humedad relativa del aire y la alta frecuencia de nubosidad, además de la prevalencia de texturas finas en el suelo, genera tendencia al mal drenaje en sitios de pendientes inferiores al 10%, especialmente en sitios “colectores” de flujos superficiales y subsuperficiales (fondos de valle, bases de vertiente y cimas amplias y planas). Por otra parte, la temporada seca, normalmente de 4 a 6 semanas, puede prolongarse hasta 3 meses cada cierto número de años, pudiendo acentuar el déficit hídrico en sitios de fuerte pendiente y superficialidad del estrato gravoso (sitio 1). Entre estos extremos se encuentra una amplia gama de sitios que al encontrar la combinación adecuada en los valores de las variables estudiadas alcanzarían el carácter de *sitio méxico*, con la mínima inferencia de los extremos mencionados. ¿Cómo es la respuesta de la vegetación ante esta variabilidad de condiciones?

Asumiendo el concepto de *sitio* como una expresión integrada del efecto de las variables, puede tratar de estimarse su efecto sobre la vegetación al observarse la variación de la dominancia media por hectárea: mayor en el sitio 1 (55,1 m<sup>2</sup>/ha), con la mayor pendiente promedio y la mejor condición de drenaje, y menor en los sitios 4 y 5 (42,4 m<sup>2</sup>/ha), los de menor pendiente y el drenaje más restringido; mientras que la abundancia media, sigue la tendencia opuesta, al aumentar de unos 1.600 en el sitio 1 a aproximadamente 1.800 individuos por hectárea en el 4/5, a partir de 5 cm dap.

Hetsch y Hoheisel (1976) encontraron valores de dominancia entre 37,1 y 48,4 m<sup>2</sup>/ha en los sitios de la Hidrosecuencia mejor drenados (1 y 2), y entre 25,4 y 18,1 en los sitios con drenaje más limitado (sitios 5 y 6), a partir de 10 cm dap. Veillon (1985) reportó valores entre 31,3 y 43,6 m<sup>2</sup>/ha en esta selva nublada y la densidad más alta de árboles entre sus parcelas de los bosques del país: 1000 pies por hectárea, a partir de 10 cm dap. Ramos y Plonczak (2007) reportaron para el bosque primario en el BUSE, 1.788 individuos por hectárea de 36 especies arbóreas pertenecientes a 20 familias, a partir de 5 cm dap.

Schwartzkopf *et al* (2010) en un estudio en la selva nublada que incluyó al BUSE, La Mucuy y Monte Zerpa en Merida, encontró que ninguna de las variables ambientales consideradas (altitud, pendiente, profundidad del suelo, profundidad del horizonte orgánico, pH, orientación de la parcela, textura del suelo y precipitación anual media), correlacionó significativamente con las variables de la vegetación, excepto con el *Indice de Area Foliar*, que correlacionó con la orientación de la pendiente, mostrando mayores valores en las parcelas localizadas con orientación hacia el Sur. Sin embargo, el análisis multivariante usando datos de estructura y composición de las parcelas, mostró segregación de las mismas de acuerdo al sitio de muestreo.

Schwartzkopf (2003) reporta, en su estudio de tres sitios de la selva nublada andina (incluyendo al BUSE), una notable variabilidad del área basal (Dominancia), pudiéndose reconocer en sus datos una cierta tendencia al incremento de la dominancia al aumentar la inclinación del terreno. Serrano (1965) encontró en un estudio de una hectárea del mismo bosque un total de 1.125 árboles mayores a 10 cm dap, de los cuales ninguno de *Retrophyllum rospigliosii* y 11 de *Podocarpus oleifolius*, información que sugiere similitud con la comunidad BBA reconocida en este estudio. Cuello (2002) inventarió una selva nublada a partir de 2,5 cm dap en Guaramacal (Estados Trujillo y Portuguesa) y encontró una densidad promedio de 3.780 individuos por hectárea, lo que es indicativo del enorme incremento de la abundancia al reducirse el dap del inventario de 10 a 5 y a 2,5 cm dap.

Por otra parte, las posiciones topográficas consideradas, aunque son una expresión más amplia de las condiciones de sitio, poseen una relación relativamente estrecha con el drenaje externo e interno. En este estudio se evidenció una clara tendencia a una mayor dominancia ( $m^2/ha$ ) en *medias ladera* y *bases de vertiente* que en *cimas* y, por el contrario, mayor densidad de la vegetación arbórea en *cimas* que en *medias ladera*. A ello contribuyen relativamente pocas especies, las que alcanzan gran porte en sus individuos y predominan en el primer caso. Weaver (2000) encontró tendencia parecida en bosques nublados de Puerto Rico.

A nivel de especies, se observó la enorme diferencia entre los valores máximos de área basal de *Retrophyllum rospigliosii* y del resto de las especies. Hetsch y Hoheisel (1976) reportan para esta especie una dominancia de  $30 m^2/ha$  en el sitio 3, correspondiente en términos generales al sitio 3 de este trabajo, donde esta especie varió entre 1,3 y  $44,3 m^2/ha$ . Se evidenció cierto grado de asociación de algunas especies importantes a condiciones específicas de sitio, por ejemplo, *Alchornea grandiflora* (Algodón:  $16,3 m^2/ha$ ) y *Vochysia meridensis* (Tambor:  $12,4 m^2/ha$ ) alcanzan sus mayores valores de dominancia en condición de sitio 1 en media ladera, mientras que *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado:  $12,4 m^2/ha$ ) y *Billia rosea* (Cobalongo:  $6,6 m^2/ha$ ) en sitio 4 en cimas.

Briceño (1965) reporta un área basal de  $52,9 m^2/ha$  para una parcela de una hectárea en un rodal rico en *Retrophyllum rospigliosii* en el Bosque San Eusebio, correspondiendo el 44,3% ( $23,5 m^2/ha$ ) a dicha especie. Serrano (1965) encontró en una hectárea en el mismo Bosque San Eusebio, en un área sin presencia de *Retrophyllum rospigliosii*, de pendiente entre 1 y 22%, un área basal de 43,5

m<sup>2</sup>, con dominancia de *Weinmania spp.* (Sai-Sai: 6,5 m<sup>2</sup>/ha), *Miconia spp.* (Mortiño negro: 6,1 m<sup>2</sup>/ha), *Clusia spp.* (Tampaco: 3,4 m<sup>2</sup>/ha) y *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado: 3,3 m<sup>2</sup>/ha). Estos valores, al provenir de estudios en localizaciones diferentes en el Bosque San Eusebio, son indicativos del rango de variación en la dominancia de las especies.

## **6.2. Distribucion del Óptimo de las Especies Según las Condiciones de Sitio**

Este estudio permitió reconocer un grupo de especies cuyo óptimo corresponde al sitio 1 (de máximas pendientes), integrado por *Myrcia acuminata* (Surure), *Alchornea grandiflora* (Algodón), *Prunus moritziana* (Muji) y *Vochysia meridensis* (Tambor), entre las más importantes, y otro grupo de especies con su óptimo en el sitio 4 (y 5) (con las menores pendientes), integrado por *Billia rosea* (Cobalongo), *Clusia rosea* (Tampaco), *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) y *Guettarda discolor* (Marfil), entre otras; y, de igual modo, un numeroso grupo cuyo óptimo se localiza hacia los sitios más cercanos a la condición mésica, entre las cuales destacan: *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso), *Eschweilera tenax* (Tetajire), *Ladenbergia undata* (Quino blanco), *Graffenrieda latifolia* (Mortiño blanco) y *Myrcia fallax* (Platanillo), entre otras.

Al considerar el IVI, *Retrophyllum rospigliosii* domina abiertamente en una de las comunidades arbóreas, constituyendo la especie más característica de este bosque. Por su parte, Ramos y Plonczak (2007) reportaron para una parcela en el BUSE a *Myrcia fallax* (Platanillo), seguida por las especies *Myrcia acuminata* (Surure) y *Eugenia sp.* (Canalete) como las de mayor IVI. De esas especies, las dos primeras resultaron especies generalistas en este trabajo.

Es de destacar la aparente reducción de la importancia de la especie *Weinmania spp.* (Sai-sai) en la comunidad del bosque en los últimos 50 años y el ascenso de *Myrcia acuminata* (Surure) y *Myrcia fallax* (Platanillo), especies de reducido rango hace 4-5 décadas. En efecto, Ariza (1962) encontró en cuatro parcelas de 50x50 m<sup>2</sup> (1/4 de ha) en el Bosque San Eusebio a *Weinmania sp.* (Sai-Sai) como especie dominante con valores entre 14,0 y 1,7 m<sup>2</sup>/ha de área basal, mientras que en este trabajo esa especie apareció en sólo 6 de las 36 parcelas alcanzando entre 0,1 y 0,7 m<sup>2</sup>/ha. En ese mismo estudio el *Retrophyllum rospigliosii* aparece en dos de las parcelas con valores de 5,6 y 4 m<sup>2</sup>/ha, y el *Podocarpus oleifolius* con 1,44 y 0,52 m<sup>2</sup>/ha, valores muy inferiores al valor máximo de *Weinmania sp* encontrado para la fecha.

### **6.3. Diferenciación y Comparación de Comunidades Arbóreas**

La *dominancia*, al igual que la *abundancia* y el *IVI*, permitió diferenciar comunidades arbóreas y definirlas en base a las especies características o principales, mediante el análisis de clasificación y el ordenamiento (Cuadro 6.2). Sin embargo, en el caso de la *abundancia*, surgieron como especies características, gracias a su alto número de individuos por ha, algunas de bajo porte pertenecientes a las clases diamétricas inferiores ( $dap < 20$  cm), y también a los estratos inferiores de la estructura vertical, como *Cyathea caracasana* y *Myrcia fallax*.

Del mismo modo, tanto en el caso de *abundancia* como del *IVI*, algunas especies abundantes en las clases diamétricas intermedias ( $dap$  entre 20-50 cm) surgieron como especies características; tal es el caso de *Myrcia acuminata* cuya alta *abundancia* y frecuencia le permitieron alcanzar posiciones preponderantes en la clasificación en base al *IVI*. Sin embargo, ni las del primer caso, ni las del segundo, aparecen entre las especies más importantes en la clasificación en base a la *dominancia*.

Entre las especies características de las comunidades diferenciadas a través de la *dominancia* destacan aquellas de gran porte que alcanzan altos valores de área basal ( $dap > 50$  cm), a pesar de su moderada *abundancia* (*Retrophyllum rospigliosii*, *Vochysia meridensis*, *Alchornea grandiflora*), e, igualmente, aquellas de porte medio-alto y alta *abundancia* (*Eschweilera tenax*).

La clasificación en base a la *dominancia*, a diferencia de las basadas en la *abundancia* y el *IVI*, permitió diferenciar comunidades de especies arbóreas que resultaron significativamente diferentes, al considerar las medias de las variables ambientales estudiadas, e, igualmente, al considerar las correlaciones de dichas variables con los ejes de ordenamiento, su estructura vertical y su diversidad (Números de Hill). Ello está en concordancia con lo encontrado por Bockor (1978) quien afirma “*Parecen lograrse los mejores resultados para este tipo de análisis utilizando el área basal por clases diamétricas en lugar de la abundancia por clases diamétricas, que se presenta en el bosque estudiado como una distribución decreciente...*”.

Adicionalmente, puede esperarse que altos valores de *dominancia* se correspondan, por lo general, con altos valores de cobertura de las copas y de los sistemas radicales, atributos relacionados con la competitividad de las especies por la luz, agua y nutrientes.

**Cuadro 6.2:** Comparación entre las Comunidades generadas por el análisis de clasificación

	<b>Comunidades</b>	<b>Rasgo principal de las especies características</b>
Abundancia	1. <i>Cyathea caracasana</i> - <i>Myrcia fallax</i> - <i>Ladenbergia undata</i> 2. <i>Myrcia acuminata</i> 3. <i>Myrcia acuminata</i> - <i>Centronia pulchra</i> - <i>Meliosma meridensis</i> con <i>Retrophyllum rospigliosii</i>	Mayormente presentes en las clases diamétricas menores hasta intermedias, con altos niveles de abundancia.
IVI	1. <i>Myrcia fallax</i> - <i>Ladenbergia undata</i> - <i>Cyathea caracasana</i> 2. <i>Eschweilera tenax</i> y <i>Myrcia acuminata</i> 3. <i>Retrophyllum rospigliosii</i> 4. <i>Vochysia meridensis</i> - <i>Retrophyllum rospigliosii</i> - <i>Myrcia acuminata</i>	Combinación de especies de todas las clases diamétricas, con niveles altos a medios de abundancia.
Dominancia	1. <i>Retrophyllum rospigliosii</i> 2. <i>Alchornea grandiflora</i> - <i>Ladenbergia undata</i> 3. <i>Eschweilera tenax</i> - <i>Clusia rosea</i> - <i>Podocarpus oleifolius</i> 4. <i>Hieronyma fendleri</i> - <i>Billia rosea</i>	Mayormente presentes en las clases diamétricas superiores hasta intermedias, con niveles medios a bajos de abundancia.

Los resultados obtenidos permiten considerar a la matriz de **dominancia** de las especies como la mejor alternativa para la diferenciación de comunidades de especies arbóreas en relación a condiciones específicas de sitio, mediante el análisis de agrupamiento y ordenamiento (ACL), en la selva nublada de San Eusebio.

En efecto, en comparación con los análisis realizados en base a la abundancia y al IVI, el correspondiente a la dominancia permitió:

1. La definición de comunidades y su verificación mediante la clasificación y el ordenamiento (ACL), identificando especies dominantes y muy dominantes en cada una de ellas.
2. La diferenciación de las comunidades, a un nivel de significancia del 5%, al comparar los promedios de las variables ambientales.
3. Generar correlaciones en el ACL para la *Altitud*, la pendiente (*Pend%*) y la profundidad del estrato rico en grava (*Pgrav60*) que resultaron significativas con el eje 1 del ordenamiento, indicando la influencia de estos parámetros en el ordenamiento, tanto de las parcelas como de las especies. La correlación de las variables pendiente (*Pend%*) y profundidad del perfil de suelo bien drenado (*Drenal*) con el mismo eje, originalmente lineal, que resultó

relativamente débil para la pendiente ( $P=0,047$ ) y no significativa para el drenaje libre, mejoró al ajustarse al modelo parabólico en ambos casos, resultando altamente significativa para ambas variables.

4. Los grupos en base a la dominancia mostraron un grado de diferenciación en diversidad Alfa significativo.
5. El análisis de la estructura vertical de los grupos de dominancia permitió la diferenciación de los mismos en forma variable, pero consistente.

#### **6.4. Estructura y Composición Florística de las Comunidades diferenciadas**

La diferenciación en base a la *Dominancia*, establece ya un patrón estructural como base de la diferenciación. La comunidad (1) *R. rospigliosii* caracterizada por los árboles más corpulentos y la menor densidad arbórea constituye un tipo estructural extremo, frecuente en sitios de pendientes medias y sitios 1 y 2. La composición florística característica de esta comunidad posee cuatro elementos: la especie *R. rospigliosii* (árboles de grandes dimensiones), las especies generalistas (entre ellas las más abundantes *M. acuminata*, *M. fallax* y *C. caracasana*), algunas especies que aunque generalistas por su frecuencia en las cuatro comunidades, presentan una mayor abundancia en esta comunidad, especialmente en el sitio 1 (caso de *Vochysia duquei*) y un pequeño grupo de especies de muy baja frecuencia y abundancia, que se presentan en esta comunidad en el sitio 1: *Inga oerstediana*, Huesito, *Myrcianthes karsteniana* y *Passiflora lindeniana*, *Sapium stylare*, *Guettarda discolor*, *Prunus moritziana* y *Solanum nudum*.

La comunidad (2), estructural y florísticamente más cercana a la (1), tanto por la presencia de *Retrophyllum rospigliosii*, como de *Alchornea grandiflora* y *Ladenbergia undata* a través de árboles corpulentos, presenta entre las especies con mediana a alta frecuencia en esta comunidad a *Aiouea sp.*, *H. glabratum*, *Gordonia fruticosa* y *Cinchona pubescen*.

En el otro extremo estructural, la comunidad (4) *Hieronyma fendleri* - *Billia rosea*, la de mayor densidad arborea y menor dominancia total por hectárea, aparte de las especies señaladas como características y las generalistas más abundantes, algunas especies destacan por su presencia y abundancia en esta comunidad, tales como *Podocarpus oleifolius*, *H. glabratum*, *Clusia sp.*, *Solanum sp.*, *P. ferruginea* y *Piper aduncum*.

La comunidad (3), mas cercana al tipo florístico-estructural de la comunidad (4) por su alta densidad y relativo bajo valor en dominancia total, incluye, aparte de las especies características *Eschweilera tenax*, *Clusia rosea* y *Podocarpus oleifolius*, también a especies poco frecuentes en el bosque, pero de máxima frecuencia en esta y en la comunidad (4): *H. glabratum*, *P. ferruginea* y *P. aduncum*.

### **6.5. Comparación con Tipos de Bosque propuestos previamente**

La *Comunidad Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso) se corresponde en alto grado con el *Tipo 3* de Hetsch y Hoheisel (1976) y con el *Bosque de Retrophyllum rospigliosii* de Bockor (1978). Esta comunidad arbórea, ya citada por Lamprecht y Veillon en los trabajos iniciales en el área, es la más conspicua y fácil de reconocer. La *Comunidad Alchornea grandiflora* (Algodón) - *Ladenbergia undata* (Quino blanco) no tiene equivalencias en la propuesta de Hetsch y Hoheisel ni en la de Bockor.

La *Comunidad Eschweilera tenax* (Tetajire) – *Clusia rosea* (Tampaco) - *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) tiene similitudes con el *Tipo 2* de Hetsch y Hoheisel, (destacando la desaparición en la actualidad de *Weinmania sp.* (Sai-sai) como especie característica), pero no tiene equivalencias en la propuesta de Bockor. La *Comunidad Billia rosea* (Cobalongo) - *Hieronyma fendleri* (Canelo) tiene similitudes con el *Tipo 5* de Hetsch y Hoheisel y el *Bosque Mixto* de Bockor, nuevamente destacándose la ausencia actual de *Weinmania sp.*

Aunque la base florística general es la misma, llama la atención el cambio en el rango de dominancia de algunas especies, al comparar las utilizadas para definir las comunidades. Por ejemplo, *Alchornea grandiflora* y *Myrcia fallax*, muy dominante la primera y dominante la segunda en rodales del bosque actual, no fueron incluidas en las propuestas anteriores, ni tampoco reportadas como dominantes en los primeros trabajos florístico-estructurales realizados en el bosque San Eusebio. Del mismo modo, algunas especies poco importantes en la comunidad arbórea actual, aparecen en los levantamientos iniciales de vegetación en forma muy conspicua, como la ya citada *Weinmania sp.* y *Laplacea fruticosa* (Quindú).

Las propuestas de Hetsch y Hoheisel (1976) y Bockor (1978) fueron formuladas con un intervalo de tiempo reducido, sin embargo, presentan similitudes y diferencias; y ambas tienen igualmente similitudes y diferencias con la que se propone en este trabajo. La base utilizada: composición florística y estructura, fue la misma en los tres casos, pero el enfoque del estudio y las metodologías

de procesamiento de la información difirieron. Las diferencias entre los resultados de este trabajo y el de Bockor pudieran explicarse por la estratificación (clases de pendiente en un rango altitudinal reducido) que fundamentó la localización de las parcelas de este estudio, mientras que Bockor siguió un continuum altitudinal a lo largo de 7 km entre 2.250 y 2.500 m de altitud, lo que le dió mayor amplitud espacial (horizontal y en altitud) al muestreo. Eventualmente, el lapso de tiempo transcurrido (cerca de 4 décadas) entre ambos estudios pudiera haber contribuido, adicionalmente, con la diferenciación. Por otra parte, el criterio de *sitio*, no considerado por Bockor, coincidió en Hetsch y Hoheisel y esta propuesta, a la que se añadió el criterio de posición topográfica y algunas variables de suelo, lo que debe haber influido en la obtención de mayores similitudes entre estas dos propuestas. Evidentemente, la estrecha relación pendiente (criterio de este levantamiento) y sitio (ambos criterios de Hetsch y Hoheisel) favorece las coincidencias.

El dap inicial en las clasificaciones anteriores fue 10 cm y en este trabajo 5 cm. Ello incrementó significativamente la abundancia y en 15% el número de especies, pero las mismas representan una fracción relativamente reducida de la dominancia en las comunidades definidas, ya que la clase diamétrica (5-10 cm dap) representa valores muy reducidos de área basal, por lo que puede asumirse que ello no es factor determinante en la diferenciación de las clasificaciones realizadas.

El levantamiento de nuevas parcelas en un ámbito altitudinal mayor (1800 – 2.800 m) utilizando ambos criterios para el muestreo (clase de pendiente y sitio) contribuiría con el avance en la comprensión del ecosistema selva nublada y en la clasificación de sus comunidades arbóreas.

## **6.6. Condiciones de Sitio de las Comunidades Arbóreas**

Grimm y Fassbender (1981) en su estudio de 13 parcelas en el BUSE hicieron un intento de clasificación de las mismas en base a parámetros de la vegetación y de sitio, definiendo 4 tipos de rodales en base al dap medio, la altura de la vegetación y la cobertura del dosel, por una parte, y a la clase de pendiente y la taxonomía del suelo, por la otra. Aunque los autores no definen comunidades de especies para cada rodal, su caracterización físico-hidrológica, y los rasgos de la vegetación característica de los mismos, tienen cierto grado de correspondencia con las comunidades arbóreas definidas en este trabajo.

El concepto de *sitio* asociado a la *posición topográfica* genera una expresión integradora y fácil de reconocer en el campo. La influencia de las variables ambientales consideradas sobre la vegetación

podría tener un área núcleo de máxima influencia, y áreas circundantes de efecto cada vez más difuso y superpuesto a las condiciones vecinas; por ejemplo, en una cima, el tope de la misma correspondería al núcleo de máxima influencia, pero hacia los bordes y en la transición a las medias laderas, se integraría la influencia derivada de los cambios en las variables en esa posición topográfica sobre el drenaje, y así sucesivamente hasta el fondo de valle. Las especies que conforman las comunidades arbóreas, que se asume tienen una distribución Gaussiana y un determinado rango de distribución, estarían integradas a la comunidad en función de los cambios en las condiciones de sitio y en su capacidad de adaptarse, tanto a esos cambios como a los inducidos por la propia comunidad de especies; en su dinámica ecológica (cantidad y calidad de la luz, ocupación del espacio radical, entre otros).

En ese contexto, destaca lo expresado por Fariñas (1996): *el modelo subyacente al Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL) supone que las especies tienen una distribución Gaussiana y un rango de distribución igual a 4 desviaciones estándar (DE), lo que significa que la tasa de aparición y desaparición de especies a lo largo del gradiente es prácticamente constante, es decir, que una especie, aparece, aumenta, disminuye y desaparece en un rango de 4 DE. Por consiguiente dos unidades de muestreo separadas por distancias superiores a 4 unidades no tendrían especies en común.*

En el ordenamiento realizado en base a la dominancia la longitud del eje 1 resultó de 3 desviaciones estándar, por lo que no está dada la existencia de comunidades sin especies en común, sino que, por el contrario, la gran mayoría de las especies aparece a lo largo del gradiente compuesto (siguiendo aproximadamente a las vertientes), y muy pocas aparecen restringidas en su distribución a sitios específicos. Sin embargo, lo que sí puede variar es la localización del óptimo (tope de la distribución Gaussiana) a lo largo del gradiente compuesto, es decir, de los máximos valores de dominancia de las especies más características de determinadas condiciones de sitio/posición topográfica, así como la amplitud del radio a lo largo del cual se reduce la importancia de la especie, a medida que se aleja de su óptimo.

## **6.7. Diversidad y Estructura Vertical de las Comunidades Arbóreas**

El número promedio de especies en las parcelas de 0,1 ha fue de 29 variando entre 21 y 36, no muy diferente de los resultados de Ramos y Plonczak (2007), quienes encontraron 36 especies y un coeficiente de mezcla (CM) de 1/8 en una muestra de una hectárea en el mismo bosque. Vale

destacar que en levantamientos estructurales de una hectárea en el mismo bosque se han encontrado CM variables entre 1/10 y 1/24 ( $dap \geq 10$  cm) (Ariza, 1962; Serrano, 1965; Briceño, 1965).

A nivel de las comunidades se identificaron entre 52 y 61 especies arbóreas, con el mayor valor en las comunidades 1 y 3, ambas con 12 parcelas. Las curvas especie-área muestran un curso asintótico a partir de 10 parcelas (1 ha), indicativo de la representatividad del muestreo, alcanzándose 50 especies ya a partir de 7 muestreos (salvo en el grupo 4, por el reducido número de parcelas). Cuello (2002) encontró una acumulación cercana a 60 especies a 2.350 y 2.400 m de altitud en selva nublada, en 11 parcelas de 0,1 ha. Schwartzkopf (2003) encontró entre 32 y 49 especies en tres sitios de selva nublada andina, con 14 parcelas de 0,06 ha en cada uno.

La estimación de la diversidad en base a los números de Hill permitió establecer diferencias significativas entre los grupos, determinándose la menor heterogeneidad en la comunidad (1) *Retrophyllum Rospigliosii*, relacionada posiblemente con la gran dominancia de esta especie, que a través de individuos de gran desarrollo ( $dap$  superiores a 1 m y alturas mayores a 30 m) podría restringir el desarrollo de otras especies. En el otro extremo, las comunidades (3) y (4), mucho más equilibradas en la distribución de la dominancia, resultan de mayor heterogeneidad.

La estructura vertical, expresada a través del promedio de árboles en las categorías de altura definidas por la posición sociológica y la altura total de los árboles (según el inventario de las parcelas), contribuyó a diferenciar las comunidades en base a la dominancia, al resultar diferencias significativas al 5% entre los promedios del número de árboles. Ello no fue así en las comunidades en base a la abundancia y al IVI. La mayor proporción de los árboles corresponde a las primeras dos categorías ( $< 15$  m). La comunidad (1), con la mayor cantidad de árboles en el estrato superior, presenta el menor número en los estratos intermedios y en la suma total de los estratos; mientras que la comunidad (3), con valores medios en el número de árboles en el estrato superior, posee la mayor densidad en los estratos inferiores y en el total.

Por otra parte, los resultados arrojan una importante diferencia en la altura promedio de los 5 árboles más altos por parcela. En efecto, la altura mayor promedio en la comunidad (1) *Retrophyllum rospigliosii* alcanza a 28,6 m, mientras que en la comunidad (3) y (4) es de 19 a 22 m. Ello sugiere un posible efecto de las condiciones del sitio/topografía, también sobre esta variable de las comunidades. Ello coincide con la tendencia observada por Grimm y Fassbender (1.981).

## **6.8. El Sotobosque y la Regeneración de Especies Arbóreas**

La abundancia de las especies en el sotobosque está conformada en un 56% por regeneración de especies arbóreas y en un 44% por especies arbustivas, hierbas y epifitas. No está en concordancia con la abundancia de las especies en la masa arbórea adulta, ni relacionada con las variables ambientales consideradas. Se observa fuerte reducción de la abundancia al pasar de la categoría I a la II y III, y alta similitud entre estas últimas categorías, lo que coincide con los resultados encontrados por Ramos (2005). Ello está relacionado con la alta mortalidad de los jóvenes brinzales en su vida temprana, a consecuencia de la competencia por el espacio y la luz, y al efecto de las especies arbustivas que nunca avanzan de la categoría I a la II.

Sólo 3 especies conforman casi el 50% de la abundancia, *Psychotria aubletiana* (Cafecito), *Myrcia acuminata* (Surure) y *Solanum sp.* (Uvito hoja fina). Algunas especies de gran importancia en la masa adulta, como *Myrcia acuminata*, *Myrcia fallax* y *Eschweilera tenax*, son abundantes en la regeneración, lo que permite asumir la continuidad de su condición de generalistas y dominantes en la comunidad. Otras especies son abundantes en la regeneración sólo en condiciones determinadas, como *Prunus moritziana*, *Graffenrieda latifolia* y *Retrophyllum rospigliosii*, lo que permite asumir que se podría acentuar su condición de localistas. Las oportunistas, como *Zanthoxylum sp.* se establecen en claros del bosque, donde pueden llegar a ser muy dominantes en la primera fase de colonización. En general, la composición florística actual del bosque pareciera poder mantenerse con muy pocas variaciones en el mediano plazo, dada la composición actual del sotobosque.

Ramos (2005) estudió la regeneración natural de las especies arbóreas en el BUSE, incluyendo todos los individuos con diámetros menores a 5 cm, encontrando un total de 1.824 ind/350 m<sup>2</sup>, lo que representa 52.114 ind/ha, cifra muy similar a la encontrada en este estudio, con un gran número de árboles concentrados en la categoría I, menores a 1 m de altura (1.570 ind/350 m<sup>2</sup>, equivalentes a 44.857 ind/ha) y una baja presencia relativa de las especies en las categorías II (1-2 m) y III (>2m), con 109 ind/350 m<sup>2</sup> y 145 ind/350 m<sup>2</sup>, equivalentes a 3.114 ind/ha y 4.143 ind/ha, respectivamente.

Esta autora, al considerar las categorías de tamaño, observaron que la especie *Myrcia acuminata* fue la especie más abundante con 18.829 ind/ha, lo que representó el 42% de los individuos de la Categoría I. En la Categoría II la especie más abundante fue *Myrcia fallax* con 3.314 ind/ha lo que representa un 28% y, finalmente, en la Categoría III, la especie que tuvo una mayor cantidad de individuos fue *Alchornea grandiflora*, con 914 ind/ha, equivalente a 22%. En total, la especie que

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

presentó una mayor regeneración relativa fue *Myrcia acuminata* con un 30%, seguida por *Prunus moritziana* con un 11%. Estos resultados son similares a los encontrados en este estudio, aunque con ciertas variaciones en la abundancia de algunas especies.

Más de cuatro décadas atrás, en un levantamiento de regeneración natural en el BUSE, Serrano (1965) encontró el equivalente a 10.220 brinzales por hectárea considerando sólo especies arbóreas y, posiblemente, considerando con más atención a las especies de valor comercial, en una muestra de 500 m<sup>2</sup> (5 subparcelas de 100 m<sup>2</sup>). (Cuadro 6.3)

**Cuadro 6.3:** Abundancia (ind/ha) de la regeneración de especies arbóreas 45 años atrás (Serrano, 1965). (Total incluye todos los individuos inferiores a 10 cm DAP).

Nombre científico	Nombre común	Abundancia (Ind/ha)		
		Cat I	Cat 2	Total
<i>Podocarpus oleifolius</i>	Pino aparrado	1	4	80
<i>Vochysia meridensis</i>	Tambor	1	1	20
<i>Laplacea fruticosa</i>	Quindu	10	18	360
<i>Aniba cicatrosa</i>	Laurel amarillo	6	12	240
<i>Ocotea babosa</i>	Laurel baboso	7	17	340
<i>Ocotea spp.</i>	Otros laureles	9	49	980
<i>Weinmania sp.</i>	Sai-Sai	1	16	320
	Otras especies arbóreas	101	394	7.880
	<b>TOTAL</b>	<b>136</b>	<b>511</b>	<b>10.220</b>

Si bien en esos levantamientos consideraban sólo a los brinzales sobre 30 cm de altura, las cantidades son relativamente bajas. Al observar las proporciones por especie, destaca la presencia de *Laplacea fruticosa*, *Weinmania sp.* y las *Lauraceae*. Las especies dominantes y las proporciones encontradas actualmente son bastante diferentes.

## CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El estudio de la vegetación considerando las variables ambientales: altitud, pendiente, profundidad del buen drenaje, profundidad del estrato gravoso y espesor del horizonte A1, así como de la posición topográfica, ha permitido avanzar en la definición de las relaciones relieve - suelo - vegetación, en el contexto iniciado por Hetsch y Hoheisel (1976) y Valcarcel (1982), así como en la diferenciación de comunidades arbóreas o tipos de bosques, continuando con la línea de trabajo iniciada por Lamprecht y Veillon (1957), y continuada por Hetsch y Hoheisel (1976) y Bockor (1978) en el mismo bosque.

La Dominancia resultó el atributo más efectivo para generar agrupamientos de parcelas en base a su composición florística, cuyos promedios en las variables ambientales consideradas resultaron significativamente diferentes. En efecto, las variables ambientales sugieren un gradiente de *altitud*, con el cual varían la *pendiente - profundidad del estrato gravoso - profundidad del drenaje libre*, que sigue la conformación del relieve desde los fondos de valle y bases de vertiente hasta las cimas, el que se pone de manifiesto en el ordenamiento (gráfico) de las especies arbóreas, resultando conjuntos de especies que pudieran considerarse característicos de *sitios/posiciones topográficas* determinados.

Si bien la distribución Gaussiana de la mayoría de las especies puede ser lo suficientemente amplia como para cubrir gran parte o prácticamente todo el gradiente ambiental, la clasificación numérica en base a la Dominancia ha permitido definir comunidades arbóreas, cuyas relaciones con las variables ambientales y las posiciones topográficas consideradas, sugieren su aceptación como unidades florístico-estructurales asociadas a condiciones específicas del medio físico.

La generación de un esquema de clasificación de comunidades en base a la dominancia permitió, por otra parte, validar observaciones de trabajos previos, tales como la repetida referencia de la existencia de un “bosque de *Retrophyllum rospigliosii*” (Veillon y Lamprecht, 1957; Hetsch y Hoheisel, 1976; Bockor, 1978), como la más conspicua y fácil de reconocer de las comunidades arbóreas existentes en el área y, además, evidenciar la posibilidad de generar diferenciaciones de comunidades mediante métodos numéricos, fundamentadas tanto en parámetros de la vegetación como en variables ambientales cuantitativas. Estas *unidades vegetación/sitio*, pudieran, hipotéticamente, ser replicadas en futuros estudios para verificar su validez y utilidad.

Los resultados sugieren que las dos primeras comunidades diferenciadas: Comunidad *Retrophyllum rospigliosii* (Pino laso) y Comunidad *Alchornea grandiflora* (Algodón) - *Ladenbergia undata* (Quino blanco), conforman un tipo de bosque, con dos variantes florísticas, asociado a condiciones de sitio predominantemente de media ladera, pendiente media a fuerte, suelos de drenaje bueno a excesivo y bien estructurado en el epipedon, con poca a media profundidad del estrato gravoso-pedregoso.

Y, del mismo modo, las otras dos comunidades: Comunidad *Eschweilera tenax* (Tetajire) - *Clusia rosea* (Tampaco) - *Podocarpus oleifolius* (Pino aparrado) y Comunidad *Billia rosea* (Cobalongo) - *Hieronyma fendleri* (Canelo), conforman otro tipo de bosque, igualmente con dos variantes florísticas, asociado a condiciones de sitio de cima, base de vertiente y fondo de valle, de reducida pendiente, de drenaje restringido a media o poca profundidad, suelo compactado y un estrato gravoso-pedregoso a relativa gran profundidad.

Estos tipos de bosque serían la expresión florístico-estructural de la selva nublada en atención al gradiente ambiental, que parece ajustarse a la conformación de unidades integradas *sitio-posición topográfica*, en un relieve acentuadamente colinado, de cobertura edáfica derivada de lutitas, de texturas finas, bajo un clima húmedo con una corta estación seca. Estos tipos de bosques poseen atributos florístico-estructurales que posiblemente harían viable su cartografía en el terreno (tipificación del bosque), integrando además la posición topográfica y la interpretación hidromórfica del perfil de suelo como base para la definición del sitio.

Sería recomendable probar la replicabilidad de las comunidades y tipos de bosques propuestos, y su relación con las características de sitio-topografía asociadas.

La vegetación del sotobosque, conformada por 73 especies, 56 de ellas arbóreas, no mostró relación con los agrupamientos de la vegetación de porte mayor ( $dap > 5$  cm), ni tampoco con las variables ambientales consideradas. Sin embargo, los resultados permiten asumir que la composición florística actual del bosque se mantendrá y que las especies dominantes podrían continuar siendo las mismas en el futuro previsible. Cafecito (*Psychotria aubletiana*), es una especie arbustiva que pese a su abrumadora dominancia en el sotobosque, no parece inhibir el establecimiento y desarrollo de la regeneración de las especies arbóreas.

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

Puede concluirse que la hipótesis planteada en este trabajo se cumple, en el sentido de que las variaciones en la composición florística, estructura y diversidad de la selva nublada reflejan variaciones en las condiciones de sitio, inclusive bajo una variación altitudinal reducida. Los resultados del trabajo evidenciaron la necesidad de integrar el concepto de *sitio* (en el contexto de la hidrosecuencia), con la *posición topográfica*, a los fines de aumentar las posibilidades de captación de las variaciones del ecosistema selva nublada, en el relieve de colinas redondeadas del área.

Es conveniente profundizar en el conocimiento de la relación entre el concepto de sitio y las variables pendiente, profundidad del drenaje libre, profundidad del estrato gravoso y espesor del horizonte A1, en futuros estudios. Estas consideraciones, derivadas de los resultados obtenidos, deben verse como un avance en la comprensión de las relaciones relieve - suelo – vegetación, campo aun relativamente poco estudiado en la selva nublada.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Álvarez C., J. Díaz, M. Quijada y O. Carrero (2005).** Desarrollo de un Método para la Tipificación de la Vegetación en Guayana, con base en el Modelo de la Unidad Única del Lote Boscoso Altiplanicie de Nuria, Estado Bolívar. *Revista Forestal Venezolana* 49 (1) 2005, 83-90
- Aranguren, A. 2009.** Caracterización de Comunidades Leñosas estacionalmente secas Premontanas y Montanas en el Estado Mérida. Tesis de Doctorado. ICAE, Facultad de Ciencias, ULA.
- Arita H. 2005.** La Relación Especies-Area (SAR), Diversidad Beta, Escala y Autosimilaridad. [www.ecologia.unam.mx/macroecologia/Gente/Arita/AritaPagPersonal.htm](http://www.ecologia.unam.mx/macroecologia/Gente/Arita/AritaPagPersonal.htm). Mayo 2010.
- Ariza H. 1962.** Estudio sobre la Composición y Estructura de unas Parcelas Seleccionadas en el Bosque San Eusebio. Trabajo Especial de Grado. ULA, Facultad de Ciencias Forestales. Mérida. 63 p.
- Ataroff, M. 2002.** Precipitación e Intercepción en ecosistemas boscosos de Los Andes Venezolanos. *Ecotrópicos* 15 (2): 194 -203.
- Ataroff, M. 2003.** Selvas y bosques de montaña. En: Aguilera, M., A. Azócar y E.González-Jiménez. (eds). Biodiversidad en Venezuela. CONICIT-Fundación Polar, Caracas, pp. 762-810.
- Ataroff, M., F Rada. 2000.** Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *Ambio*. 29(7):440-444.
- Ataroff, M., L. Sarmiento. 2003.** Diversidad en Los Andes de Venezuela. I. Mapa de unidades ecológicas del Estado Mérida. Edición en CD-ROM, ICAE, Mérida, Venezuela.
- Ataroff, M., L. Sarmiento. 2004.** Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. Pp: 9-26 *In* E. La Marca y P. Soriano (eds.): Reptiles de los Andes de Venezuela. Fundación Polar, Codepre-ULA, Fundacite-Mérida, Biogeos, Mérida, Venezuela.
- Austin, M. 1985.** Continuum concept, ordination methods and niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16:39-61
- Aymard, A. y Cuello, N. 1999.** A Manual for Using 0.1 Hectare Surveys, Methods For Rapid Assessment of Woody plant diversity, Work Paper.
- Berry P. (2002):** Diversidad y endemismo en los bosques neotropicales de bajura. In: Guariguata M y Kattan G. (Compiladores): *Ecología y conservación de Bosques neotropicales*. LUR, Cartago, Costa Rica. Pp 83-93.
- Bockor, I. 1978.** Aplicación de un método de clasificación numérica para diferenciar tipos de bosques. *Rev. Forest. Venez.* No 28. p. 23-37.
- Bockor, I. 1979.** Analyse von baumartenzusammensetzung und Bestandesstrukturen eines andinen Wolkenwaldes in Westvenezuela als Grundlage zur Waldtypengliederung. Dissertation Universität Göttingen, Waldbau Institute. Deutschland.
- Burnham R. & A. Graham. 1999.** The History of Neotropical Vegetation: New Developments and Status. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 546-589. 1999.
- Briceño, M. 1965.** Estudios Estructurales en el Rodal 6 del Bosque Universitario San Eusebio. Trabajo Especial de Grado. ULA, Facultad de Ciencias Forestales. Mérida. 91 p.
- Bruinjzeel L.A. y L. Hamilton. 2000:** Decision Time for Cloud Forest. WWW. UNESCO. UICN. Paris.
- Cuatrecasas, J. 1957.** A skecth of the vegetation of North-Andean Province. *Proa* 8 th. *Pac. Sci. Congr. Bot.* (Manila 1953) 4:167-173.
- Cuatrecasas, J 1958.** Aspectos de la Vegetación Natural de Colombia. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 10(41): 221-268.
- Cuello, N. 2002:** Altitudinal changes of Forest Diversity and Composition in the Ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. *Ecotrópicos* 15(2): 160-176. *Soc. Ven. de Ecología.*

- Curtis, J. T.; R. P. Mcintosh, 1957.** An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology*. 32: 476-496.
- Dagét, P. 1980.** Le nombre de diversité de Hill, un concept unificateur dans la théorie de la diversité écologique. *Acta Oecologica* 1:51-70.
- Dobson C. y A. H. Gentry (1978):** Flora of the Rio Palenque. Science Center. Selbyana 4: 1-623.
- Engwald, S. 1999.** Diversität und Ökologie der vaskulären Epiphyten in einem Berg- und einem Tieflandregenwald in Venezuela. Stefan Engwald (Selbstverlag) Bonn. ISBN 3-89811-184-9. 390 pp.
- Estrada, 2003.** Análisis multivariante de la variación altitudinal de la composición Florística en la cordillera de Mérida, Venezuela. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Centro Jardín Botánico. Trabajo de Ascenso para optar a la categoría de Profesor Agregado.
- Ewel, J. y A. Madriz. 1968.** Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el Mapa Ecológico. Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas, Venezuela.
- Fariñas, M. 1975.** Análisis de la Vegetación de Páramo, Ordenamiento y Correlación con factores Edáfico- Climáticos. Facultad de Ciencias, Grupo de Ecología Vegetal. Universidad de los Andes Mérida, Venezuela. 164 p.
- Fariñas, M. 1996.** Análisis de la Vegetación y sus Relaciones con el Ambiente mediante Métodos de Ordenamiento. Trabajo de Ascenso. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Franco, W. 1978.** Fenología de Especies Forestales en Caparo. Trabajo de ascenso a Profesor Asistente. Fac. de Ciencias Forestales Ambientales ULA. Mérida. 68 p.
- Franco, W. 1982** Estudio y Levantamiento de Sitios con fines de Ordenación y Manejo Forestal en la Unidad Uno de la Reserva Forestal de Caparo, Estado Barinas. Trabajo de Ascenso a Profesor Asociado. Facultad de Ciencias Forestales. ULA. Mérida. 102 p.
- Franco, W. 2008.** Notas del Curso de Suelos. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Fac. de Ciencias Forestales Ambientales. ULA. Mérida.
- García C., 1992.** Efectos del Ambiente de Luz en la Respuesta Fotosintética, Anatómica Foliar y Relaciones Hídricas en las Plantas de dos Especies Arbóreas de la Selva Nublada de la Carbonera. Tesis de Magister Scientiae en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela.
- Gentry, A. 1982a.** Patterns of Neotropical Plant Species Diversity. *Evol. Bot.* 15:1-84.
- Gentry, A. 1982b.** Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogenic? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 557-593.
- Gentry, A. 1993.** Diversity and floristic composition of lowland forest in Africa and south America. pp500-547. In: biological relationships between Africa and South America. Goldblatt, P (ed.) Yale Univ. Press, New Haven, Co. USA.
- Grau, H. y A. Brown. 1995.** Patterns of tree species diversity along latitudinal and altitudinal gradients in de Argentinean subtropical montane forests. En: S. Churchill, H. Balslev, E. Forero y J. Luteyn. (eds.). Biodiversity and conservation of neotropical montane forest. The New York Botanical Garden. New York.
- Grimm y Fassbender. 1981.** Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes Occidentales de Venezuela. I. Inventario de las reservas orgánicas y minerales (N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Al, Na). *Turrialba* 31(1): 27-37.
- Guevara, J. 2007.** Lista de especies de árboles del Bosque Universitario San Eusebio. Universidad de los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Herbario MER. Mérida. Venezuela.
- Hernández, S. 2001.** Generación de una base de datos espaciales para el bosque Universitario San Eusebio. Mérida. Edo. Mérida. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. ULA. Mérida. Venezuela.

- Hetsch, W. und Hoheisel, H., 1976.** Standorts- und Vegetationsgliederung in einem tropischen Nebelwald. Allg. Forst und Jagdzeitung, 147(10/11), 200-209 p. Sauerlander's Verlag Frankfurt/M.
- Hetsch W. y Fölster A. 1982.** Estudio de la Relación Clima-pedogénesis en la Cordillera de Los Andes de Venezuela. VII Congreso de las Ciencias del Suelo. Facultad de Ciencias Forestales. ULA. Mérida. Venezuela.
- Hoheisel H. 1976.** Strukturanalyse und Waldtypengliederung im primären Wolkenwald "San Eusebio" in der Nordcordillere der venezolanischen Anden. Dissert.Univ. Göttingen, 138 p. Deutschland.
- Huber, O. y Alarcón, C. 1986.** Mapa de la Vegetación de Venezuela. MARN, DGIEIA. Natural Conservancy. Caracas. Venezuela.
- Huber, O., A. Franz, H. Lindorf, E. Medina, T. Mérida, K. Napp-Zinn, I. Roth, M. Salgado-Labouriau, V. Vareschi, A. Zinck. 1986.** La Selva Nublada de Rancho Grande: El ambiente físico, ecología vegetal y anatomía vegetal. En: Huber, O. (ed.).Selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional "Henri Pittier". Fondo Editorial Acta Científica. Caracas. Venezuela.
- Hueck. K. 1960.** Mapa de la Vegetación de la República de Venezuela. Instituto Forestal Latinoamericano. Mérida. Venezuela.
- IUCN. 1996.** The Conservation Atlas of Tropical Forest: The Americas. Franco W. et al. Venezuela. Ed.: Harcourt. IUCN 1995. 325p. ill.maps. ISBN: 133408868
- Kelly, D.L., E. Tanner, E. M. Nic Lughadha, V. Kapos. 1994.** Floristics and Biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. Journal of Biogeography 21:421-440.
- Lamprecht, H. 1954.** Estudios Silviculturales en los Bosques del Valle de La Mucuy, cerca de Mérida. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de los Andes, Mérida.Venezuela. 127 p.
- Lamprecht, H. y Veillon, J. 1952.** Apuntaciones de inventarios en la Carbonera. Mérida. Venezuela (1952 y 1957).
- Lamprecht, H y Veillon, J (1957).** La Carbonera. El Farol. 18(158): 17-24.
- León V. (2005).** Nuevos registros de musgos (Bryophyta) para el Estado Mérida. Venezuela. *Plántula*, 3(3): 149-152.
- León, V. Engwald, S. & Proctor. M. 2006.** Microclimate, light adaptation and desiccation tolerance of epiphytic bryophytes in two Venezuelan cloud forests Journal of Biogeography 33 (5), 901–913.
- Linares, A. 2008:** Análisis Florístico y Estructural de la Vegetación de una Selva Nublada en un Gradiente Altitudinal en La Mucuy, Estado Mérida. Tesis de Ph.D. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida-Venezuela.
- Lozada, J. 2008.** Sucesión vegetal en bosques aprovechados de la Reserva Forestal Caparo y Reserva Forestal Imataca, Venezuela. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia, España. 417 p.
- Luteyn, J. (1999).** Páramos a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical Literature the New York Botanical Garden Press. USA. 278 pp. MAAS, P. J. M. y AL. (1986). Burmanniaceae. Fl. Neotrop. .
- Magurran, E. A. 1989.** Diversidad ecológica y su medición. Ediciones Vedra. España. 200p.
- Márquez, O. 1988.** Génesis, de una secuencia de suelos en el bosque experimental San Eusebio, La Carbonera. Estado Mérida. Rev. For. Venez. , vol. 32, p. 133-150.
- Mateucci, S. y A. Colman. 1982.** Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaria General de la Organización de Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington.
- McCune, B., and M. J. Mefford. 1999.** PC-ORD for Windows. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. USA.

- Monasterio, M. y Reyes, S. 1980.** Diversidad ambiental y variación en la vegetación en los páramos de los Andes venezolanos. En: Monasterios M. (Eds) Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida. Venezuela.
- Moreno, C. 2001.** Métodos para medir la biodiversidad. My T-Manuales y Tesis SEA. vol.1. Zaragoza. 84pp.
- MPD. 2003.** Plan Nacional de Desarrollo del Sector Forestal. Ministerio de Planificación y Desarrollo. Dir. Gen de Planificación del Desarrollo Regional. Caracas. Mimeog.
- Oliveira, A. A. de y S. A. Mori (1999):** a central Amazonian terra firme forest. I. High tree species richness on por soils. *Biodiversity and Conservation* 8: 1219-1244.
- Orloci, L. 1967.** An agglomerative method for classification of plant communities. *Journal of Ecology* 55:193-205.
- Oyola, A. 2009:** Heterogeneidad de la Vegetación en un Paisaje de Origen Glacial en el Páramo de las Cruces, Sierra de la Culata, Mérida, Venezuela. Tesis de Magister Sc. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida-Venezuela.
- Pacheco, E. y M. Ataroff 2005.** Dinámica ecohidrológica en una selva nublada andina venezolana. Pp: 25-30, In M. Ataroff y J.F. Silva (eds) Dinámica hídrica en sistemas neotropicales. Investigaciones en Dinámica Hídrica de la red RICAS. ICAE, Mérida, Venezuela.
- Pittier, H. 1937.** Clasificación de bosques. *Boletín Soc. Venez. de Ciencias Naturales* 4(30):93-110.
- Ramírez y Campos, 1969.** Geología de la región de La Grita, San Cristóbal- Edo. Táchira. IV Congreso de Ecología Venezolano. Ministerio de Minas e Hidrocarburos.
- Ramos M.C. y M. Plonczak. 2007.** Dinámica Sucesional del Componente Arbóreo luego de un Estudio Destructivo de Biomasa en el Bosque Universitario San Eusebio, Mérida, Venezuela. *Rev. For. Venez.* 51 (1) 2007, pp 35-46.
- Rangel, C. 2004.** Mapa de Vegetación Escala 1:5000 y Visualización Tridimensional de la Estación Experimental San Eusebio por medio de Sistemas de Información Geográfica y Animaciones Virtuales. Centro de Estudios de Postgrado. Facultad de Ciencias Forestales. ULA. Mérida. Venezuela.
- Ricardi, M. y M. Marín (1996).** Sinopsis de la Flora Pteridológica del bosque La Carbonera-San Eusebio, Mérida (Venezuela). *Plántula* 1(1): 55-64.
- Rollet, B. 1984.** Études sur una forêt d'altitude des Andes Vénézuéliennes. *Revue Bios et Foreêts des tropiques*: 3-23.
- Sarmiento, G., Monasterio, M., Azocar, A., Castellano, E. y Silva, J. 1971.** Estudio Integral de la Cuenca de los ríos Chama y Capazon. Subproyecto N° III. Vegetación Natural. ULA. Facultad de Ciencias. Mérida. Venezuela.
- Serrano, M. A. 1965.** Estudio Estructural de una Parcela del Rodal 1 del Bosque "San Eusebio", La Carbonera, Mérida. Tesis Escuela Ingeniería Forestal, Fac. Ciencias Forestales, ULA. Mérida. 113 p.
- Stadtmüller, T. 1987.** Los bosques nublados en el trópico húmedo. CATIE Turrialba, Costa Rica.
- Schubert, C. 1988.** Climatic changes during the last glacial maximum in northern South America and the Caribbean a review. *Interciencia* 13(3): 128-137.
- Schubert C. y L. Vivas. 1993.** El Cuaternario de la Cordillera de Mérida, Andes Venezolanos. Universidad de Los Andes/Fundación Polar. 345 p.
- Schwarzkopf T. 1985.** Patrones de Distribución en Plantas del Sotobosque de una Selva Nublada. ULA, Fac. Ciencias. Tesis de Grado. Mérida-Venezuela. 117 p. Mimeografiado.
- Schwarzkopf T. 2003.** Biophysical Characterization of Cloud Forest Vegetation in the Venezuelan Andes. Tesis Ph.D. Cornell University.
- Schwarzkopf, T., S. Riha, T. Fahey & S. Degloria. 2.010.** Are cloud forest tree structure and environment related in the Venezuelan Andes? *Austral Ecology* (2010)

- Useche, C. A. 1972.** Geología de la región de La Azulita, Estado Mérida. Ministerio de Minas e Hidrocarburos. Dirección de Geología. División de Exploraciones Geológicas. Zona Occidental.
- Valcarcel, R. 1982.** Clasificación y Mapeo de Sitios en la Estación Experimental San Eusebio basada en Criterios Físico-Hidrológicos del Suelo. Tesis M. Sc. Centro de Estudios Forestales de Postgrado. Fac. de Ciencias Forestales y Ambientales, ULA. Mérida-Venezuela. 120 p.
- Van der Hammen, T. y A. Cleff. 1983.** Datos para la historia de la Flora Andina. Rev. Chilena de Hist. Nat. 56: 97-107.
- Vareschi, V. 1970.** Flora de los páramos. Ediciones del Rectorado, Universidad de los Andes, Mérida. Venezuela.
- Vareschi, V. 1992.** Ecología de la Vegetación Tropical. Edición Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Editorial Eugen Ulmer.
- Veillon, J. 1955.** Inventario Forestal con fines de Ordenamiento del Bosque Universitario San Eusebio. Facultad de Ciencias Forestales, ULA. Mérida. Mimeografiado.
- Veillon, J. 1974.** Relaciones entre bosques naturales y el clima en diferentes zonas ecológicas del noroccidente de Venezuela. Universidad de los Andes, Mérida. Facultad de Ciencias Forestales.
- Veillon, J. 1985.** Estudio del Crecimiento de los Bosques de Venezuela. Rev. Forest. Venezuela. Volumen Especial Nov. 1985.
- Veillon, J. P. 1994.** Especies forestales autóctonas de los bosques naturales de Venezuela. Instituto Forestal Latinoamericano, Mérida, Venezuela.
- Weaver, P.L. 2000.** Environmental gradients affect forest structure in Puerto Rico. Interciencia 25:254-259
- Whittaker, R.H. 1967.** Gradient Analysis of Vegetation. Biol. Rev. 42: 207-264
- Zent, E & S. Zent. 2003.** Floristic composition, structure, and diversity of four forest plots in the Sierra Maigualida, Venezuelan Guayana. Biodiversity and Conservation 13: 2453–2484, 2004

**ANEXO 1: LISTA DE ESPECIES**

N	FAMILIA	NOMBRE CIENTIFICO	NOMBRE COMUN	CODIGO	F VIDA
1	Acanthaceae	<i>Aphelandra sp.</i>	Totumo	Totumo	Arb
2	Actinidiaceae	<i>Saurauia sp</i>	Desconocido5	Saora	Arb
3	Aquifoliaceae	<i>Ilex sp</i>	Desconocido 3	Aquilex	Arb
4	Araceae	Por identificar	Cala de monte	Cala	Hier
5	Araliaceae	<i>Dendropanax colombianus</i> Cuatrec. (D. <i>veillonoi</i> Steyerem.)	Jague	Jague	Arb
6	Araliaceae	<i>Oreopanax reticulatus</i> (Willd. ex Schult.) Decne. et Planch.	Mano de Leon	Mano	Arb
7	Araliaceae	<i>Schefflera rufa</i> Frodin (S. <i>rubiginosa</i> (Marchal) Steyerem.	Mano de Leon	Mano	Arb
8	Arecaceae	<i>Prestoea acuminata</i> (Willd.) H.E.Moore ( <i>Euterpe acuminata</i> (Willd.) H. Wendl.)	Palma real	Palmare	Pal
9	Arecaceae	<i>Geonoma sp</i>	Palma molinillo	Palmamo	Pal
10	Bambusaceae	Por identificar	Cortadera	Cortad	Hier
11	Caprifoliaceae	<i>Viburnum tinoides</i> L.f.	Cabo de hacha	Caboh	Arb
12	Chloranthaceae	<i>Hedyosmun glabratum</i> H.B.K.	Granizo	Granizo	Arb
13	Clethraceae	<i>Clethra fagifolia</i> H.B.K. var. <i>bicolor</i> (H.B.K.) Sleumer	Aranguren	Arang	Arb
14	Clusiaceae	<i>Clusia minor</i> L.	Copey	Copey	Arb
15	Clusiaceae	<i>Clusia multiflora</i> H.B.K.	Copey	Copey	Arb
16	Clusiaceae	<i>Clusia rosea</i> Jacq.	Tampaco	Tampa	Arb
17	Clusiaceae	<i>Havetia laurifolia</i> H.B.K.	Tampaquito	Tampfh	Arb
18	Cunoniaceae	<i>Weinmania jahnii</i> Cuatrec.	Saisai	Saisai	Arb
19	Cyatheaceae	<i>Cyathea caracasana</i> (Klotzsch) Domin	Mapora, Helecho arbores.	Helea	Arb
20	Desconocido 1	Por identificar	Desconocido 1	?	Arb
21	Desconocido 2	por identificar	Desconocido 2	?	Arb
22	Euphorbiaceae	<i>Alchornea grandiflora</i> Müll.Arg.	Algodón Cañaflote	Algod	Arb
23	Euphorbiaceae	<i>Hieronyma oblonga</i> (Tul.) Müll. Arg.	Sangron, Canelo rosado	Canesa	Arb
24	Euphorbiaceae	<i>Hieronyma fendleri</i> Briq. (H. <i>fendleri</i> )	Canelo blanco	Canelo	Arb
25	Euphorbiaceae	<i>Sapium stylare</i> Müll. Arg.	Lechozo	Lechozo	Arb
26	Euphorbiaceae	<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. et Endl.	Marfil blanco	Marfil	Arb
27	Flacourtiaceae	<i>Casearia sp</i>	Huesito	Huesito	Arb
28	Hippocastanaceae	<i>Billia rosea</i> (Planch. et Linden) C. Ulloa et M. Jorg. ( <i>B. columbiana</i> Planch. et Linden)	Cobalongo	Cobal	Arb
29	Lauraceae	<i>Aiouea sp.</i>	Laurel mapurito	Laurema	Arb
30	Lauraceae	<i>Aniba robusta</i> (Klotzsch et H.Karst.) Mez (A. <i>cicatrosa</i> C.K.Allen)	Laurel amarillo	Lauream	Arb

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

31	Lauraceae	<i>Beilschmiedia sulcata</i> (Ruiz et Pav.) Kosterm.	Laurel curo	Laurecu	Arb
32	Lauraceae	<i>Nectandra laurel</i> Nees	Laurel negro	Laurene	Arb
33	Lauraceae	<i>Nectandra sp.</i> (N. lasseriana)	Corazón	Corazo	Arb
34	Lauraceae	<i>Ocotea macropoda</i> (H.B.K.) Mez ( <i>O. babosa</i> C.K.Allen)	Laurel baboso	Laureba	Arb
35	Lauraceae	<i>Ocotea karsteniana</i> Mez	Mamey	Mamey	Arb
36	Lauraceae	<i>Cinnamomum triplinerve</i> (Ruiz et Pav.) Kosterm. ( <i>Phoebe cinnamomifolia</i> (H.B.K.) Nees)	Laurel blanco	Laurebl	Arb
37	Lecythidaceae	<i>Eschweilera tenax</i> (Moritz et O. Berg) Miers ( <i>E. monosperma</i> Pittier)	Tetajire	Tetaj	Arb
38	Liliaceae	Por identificar	Lirio de monte	Lirio	Hier
39	Melastomataceae	<i>Centronia pulchra</i> Cogn.	Mortiño Negro (Hoja ancha)	Mortin2	Arb
40	Melastomataceae	<i>Graffenrieda latifolia</i> (Naudin) Triana	Mortiño Blanco	Mortibl	Arb
41	Melastomataceae	<i>Miconia sp.</i>	Mortiño Negro (Hoja fina)	Mortin1	Arbus
42	Melastomataceae	<i>Miconia resimoides</i> Cogn.	Mortiño rosado	Mortiro	Arb
43	Melastomataceae	<i>Miconia theaezans</i> (Bonpl.) Cogn.	Mortiño ojito	Mortioj	Arb
44	Meliaceae	<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	Cedrillo	Cedril	Arb
45	Meliaceae	<i>Cedrela montana</i> O. Moritz ex Turcz.	Cedro de montaña	Cedro	Arb
46	Mimosaceae	<i>Inga oerstediana</i> Benth.	Guamo Blanco	Guamo	Arb
47	Moraceae	<i>Ficus velutina</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.	Higueron	Higue	Arb
48	Myrsinaceae	<i>Ardisia sp</i>	Manteco blanco	Mantbl	Arb
49	Myrsinaceae	<i>Geissanthus fragrans</i> Mez	Manteco negro	Mantne	Arb
50	Myrsinaceae	<i>Myrsine ferruginea</i> (Ruiz & Pav.) Spreng	Manteco hojag	Manthg	Arb
51	Myrtaceae	<i>Myrcia fallax</i> (Rich.) DC.	Platanillo	Platani	Arb
52	Myrtaceae	<i>Myrcia acuminata</i> (H.B.K.) DC.	Surure	Surure	Arb
53	Myrtaceae	<i>Myrcianthes karsteniana</i> (O. Berg) McVaugh	Guayabon, guayabo	Guayab	Arb
54	Myrtaceae	<i>Eugenia sp</i>	Canalete	Canal	Arb
55	Orquideae	Por identificar	Cebolleta	Cebol	Hier
56	Passifloraceae	<i>Passiflora lindeniana</i> Triana ex Planch.	Parchaco	Parcha	Arb
57	Piperaceae	<i>Piper aduncum</i> L.	Cordoncillo	Cordon	Arb
58	Piperaceae	<i>Piper sp.</i>	Cordoncillo fino	Cordonf	Arbus
59	Podocarpaceae	<i>Podocarpus oleifolius</i> D.Don ex Lamb	Pino aparrado	Pinoap	Arb
60	Podocarpaceae	<i>Retrophyllum rospigliosii</i> (Pilg.) C.N. Page	Pino Laso	Pinola	Arb
61	Por identificar	Por identificar	Bejuco Coralito	Coral	Hier
62	Por identificar	Por identificar	Pierna calzon	Pierna	Arbus
63	Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl	Carne Asada	Carnea	Arb
64	Pteridophyta	Por identificar	Helecho bejuco	Heleb	Hel
65	Pteridophyta	Por identificar	Helecho cacho	Heleca	Hel
66	pteridophyta	Por identificar	Helecho lanza	Helel	Hel
67	Rosaceae	<i>Prunus moritziana</i> Koehne	Muji	Muji	Arb
68	Rubiaceae	<i>Cinchona pubescens</i> Valh	Quino rosado	Quinro	Arb

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

69	Rubiaceae	<i>G. crispiflora</i> (Rusby) Steyerm. ( <i>G. discolor</i> )	Marfil	Marfil	Arb
70	Rubiaceae	<i>Ladenbergia undata</i> Klotzsch	Quino blanco	Quinobl	Arb
71	Rubiaceae	<i>Psychotria aubletiana</i> Steyerm.	Café	Café	Arbus
72	Rutaceae	<i>Zanthoxylum quinduense</i> Til.	Tuno	Tuno	Arb
73	Sabiaceae	<i>Meliosma meridensis</i> Lasser	Cacao Rosado	Cacao	Arb
74	Solanaceae	<i>Solanum nudum</i> Dunal	Uvito	Uvitohg	Arb
75	Solanaceae	<i>Solanum sp.</i>	Uvito hoja fino	Uvitohf	Arb
76	Stahpyleaceae	<i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don( <i>T. heterophylla</i> )	Naranjillo, Limoncillo	Limon	Arb
77	Symplocaceae	<i>Symplocos amplifolia</i> Brand	desconocido 4 (Verdecito)	Verde	Arb
78	Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia acrodanthe</i> Kobuski et Steyerm.	Copey	Copey	Arb
79	Pentaphylacaceae	<i>Gordonia fruticosa</i> (Schrad.) H.Keng ( <i>Laplacea fruticosa</i> )	Quindu	Quindu	Arb
80	Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	Raspadero, Carrasposo	Raspa	Arb
81	Vochysiaceae	<i>Vochysia meridensis</i> Marc.Berti	Tambor	Tambor	Arb

**Fuente:** Herbario Mérida, Fac. Ciencias Forestales y Ambientales – ULA. (Mérida-Venezuela)

**ANEXO 2: Parcelas y principales variables ambientales y de la vegetación por sitio.**

PARCELAS	SITIO	TOPOG	PEND %	Pgrav60 cm	Drenal cm	Altitud m	A1 cm	MANTILL tipo	DOMINANCIA m2/ha	ABUNDANCIA Ind/ha
P4	1	2	47	20	120	2315	45	6	68,5	1500
P28	1	2	33	90	120	2380	28	4	62,1	1620
P9	1	2	43	40	85	2352	40	8	59,9	1530
P3	1	2	72	65	90	2339	26	8	56,6	1650
P1	1	2	70	33	100	2327	33	9	55,5	1440
P12	1	2	63	90	90	2342	40	9	54	1760
P2	1	2	62	33	75	2338	33	8	51,9	1810
P21	1	3	57	38	98	2340	18	8	49,1	1540
P15	1	3	53	104	104	2378	25	8	38,4	1450
<b>PROMEDIO</b>			<b>55,6</b>	<b>57</b>	<b>98</b>	<b>2345,7</b>	<b>32</b>		<b>55,1</b>	<b>1588,9</b>
P18	2	2	25	108	70	2351	30	4	67	1970
P22	2	3	23	150	80	2330	30	8	64,3	1860
P16	2	2	29	100	58	2381	26	5	50,5	1940
P26	2	2	41	100	75	2359	28	5	49,1	1640
P8	2	1	7	75	75	2350	33	2	47,3	1630
P24	2	3	27	100	80	2300	40	8	46,7	1670
P20	2	3	27	100	75	2367	20	5	42,1	1260
P5	2	1	27	150	70	2380	33	4	41,2	1580
P25	2	2	33	75	75	2340	33	6	37,3	1640
<b>PROMEDIO</b>			<b>25,8</b>	<b>106</b>	<b>73</b>	<b>2350,9</b>	<b>30</b>		<b>49,5</b>	<b>1687,8</b>
P36	3	2	12	150	62	2410	24	3	65,5	1160
P7	3	1	21	150	78	2343	30	5	61,2	2420
P32	3	1	4	130	48	2362	22	4	51,5	1620
P14	3	2	11	97	40	2352	23	4	50,6	1710
P30	3	1	18	150	80	2385	42	5	49,1	1960
P19	3	2	21	150	60	2349	25	2	45,3	1720
P35	3	3	33	62	36	2315	36	8	40,6	1120
P33	3	1	7	150	90	2380	20	1	38,7	1990
P29	3	1	7	130	50	2363	22	5	34,2	1770
<b>PROM 3</b>			<b>14,8</b>	<b>130</b>	<b>60</b>	<b>2362,1</b>	<b>27</b>		<b>48,5</b>	<b>1718,8</b>
P17	4	1	12	130	30	2391	30	4	62	1790
P34	4	1	10	150	35	2410	35	1	52,5	2280

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

P6	4	1	14	135	32	2355	32	4	49,1	1870
P13	4	4	5	150	5	2255	28	7	40,7	1050
P10	4	1	5	150	18	2385	18	8	38,1	1910
P31	4	1	5	130	32	2360	32	5	37,7	1670
P23	4	1	4	150	40	2320	22	7	36,2	1510
P11	4	1	4	74	30	2390	30	1	36,2	2360
P27	4	2	26	150	44	2374	14	2	29,5	1590
PROM 4			9	135	30	2360	27		42,4	1781

**ANEXO 3: ESTADISTICAS**

**ANALISIS DE LA VARIANZA DE LAS VARIABLES AMBIENTALES Y ESTRUCT. VERTICAL CATEGORIZADAS POR GRUPOS DE DOMINANCIA**

Fuentes de Variación	GL	S. de C.	C. M.	Fc	Pr>F <sup>1/</sup>
<b>Variable PEND</b>					
GRUPDOM	3	4675,500000	1558,500000	5,13	0,0052**
Error	32	9722,13889	303,81684		
Total	35	14397,63889			
<b>Variable SITIO</b>					
GRUPDOM	3	19,52777778	6,50925926	8,18	0,0004**
Error	32	25,47222222	0,79600694		
Total	35	45,00000000			
<b>Variable HORIZAL</b>					
GRUPDOM	3	176,5000000	58,8333333	1,11	0,3577ns
Error	32	1689,388889	52,793403		
Total	35	1865,888889			
<b>Variable DRENLIB</b>					
GRUPDOM	3	5318,722222	1772,907407	2,50	0,0772ns
Error	32	22698,50000	709,32813		
Total	35	28017,22222			
<b>Variable GRAV60</b>					
GRUPDOM	3	23298,25000	7766,08333	6,65	0,0013**
Error	32	37369,38889	1167,79340		
Total	35	60667,63889			
<b>Variable MANTILL</b>					
GRUPDOM	3	55,83333333	18,61111111	3,98	0,0163*
Error	32	149,8055556	4,6814236		
Total	35	205,6388889			
<b>Variable TOPOG</b>					
GRUPDOM	3	10,44444444	3,48148148	8,87	0,0002**
Error	32	12,55555556	0,39236111		
Total	35	23,00000000			
<b>Variable ALTITUD</b>					
GRUPDOM	3	5402,194444	1800,731481	1,99	0,1354ns
Error	32	28965,80556	905,18142		
Total	35	34368,00000			
<b>Variable CT0007</b>					
GRUPDOM	3	529766,6667	176588,8889	4,88	0,0066**
Error	32	1157488,889	36171,528		
Total	35	1687255,556			
<b>Variable CT0715</b>					
GRUPDOM	3	178852,7778	59617,5926	1,80	0,1663ns
Error	32	1057622,222	33050,694		
Total	35	1236475,000			
<b>Variable CT1522</b>					
GRUPDOM	3	93097,22222	31032,40741	3,16	0,0379*
Error	32	314133,3333	9816,6667		
Total	35	407230,5556			
<b>Variable CT2200</b>					
GRUPDOM	3	10491,66667	3497,22222	3,80	0,0195*
Error	32	29472,22222	921,00694		

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

Total	35	39963,88889			
<b>Variable CTTT</b>					
GRUPDOM	3	1324336,111	441445,370	7,30	0,0007**
Error	32	1935338,889	60479,340		
Total	35	3259675,000			

<sup>1/</sup> ns: estadísticamente NO significativo (p=0,05) (95%)

\* : estadísticamente significativo (p=0,05) (95%)

\*\* : estadísticamente significativo (p=0,01) (99%)

**ANOVA de los promedios de los números de Hill, obtenidos para los grupos de dominancia.**

Variable dependiente: $N^{-\infty}$						
Source	DF	Squares	Mean Square	F Value	Pr > F	
GRUPO	3	85584.75000	28528.25000	3.15	<b>0.0382</b>	
Error	32	289513.1389	9047.2856			
Total	35	375097.8889				
Variable dependiente: N0						
GRUPO	3	11.44444444	3.81481481	0.31	0.8156	n.s.
Error	32	389.5555556	12.1736111			
Total	35	401.0000000				
Variable dependiente: N1						
GRUPO	3	49.61053889	16.53684630	2.34	0.0924	n.s.
Error	32	226.6228250	7.0819633			
Total	35	276.2333639				
Variable dependiente: N2						
GRUPO	3	76.11449444	25.37149815	3.86	<b>0.0183</b>	
Error	32	210.2614056	6.5706689			
Total	35	286.3759000				
Variable dependiente: $N^{+\infty}$						
GRUPO	3	22.26079722	7.42026574	2.93	<b>0.0482</b>	
Error	32	80.9152583	2.5286018			
Total	35	103.1760556				
Test de Duncan (Multiple Range) para $N^{-\infty}$						
Grupo Duncan	Media	N	GRUPO			
1	520.42	12	A			
1	516.78	9	BA			
1	470.00	12	BBA			
2	344.67	3	BBB			
Test de Duncan (Multiple Range) para N0						
Grupo Duncan	Media	N	GRUPO			
1	25.333	12	BBA			
1	25.000	12	A			
1	24.444	9	BA			
1	23.333	3	BBB			
Test de Duncan (Multiple Range) para N1						
Grupo Duncan	Media	N	GRUPO			
1	13.793	3	BBB			
1	13.300	9	BA			
1	12.984	12	BBA			
1	10.757	12	A			
Test de Duncan (Multiple Range) para N2						
Grupo Duncan	Media	N	GRUPO			
1	12.083	3	BBB			
3	9.854	9	BA			
3	9.366	12	BBA			
2	7.188	12	A			
Test de Duncan (Multiple Range) para $N^{+\infty}$						
Grupo Duncan	Media	N	GRUPO			
1	5.9600	3	BBB			
3	5.4967	9	BA			
3	5.0208	12	BBA			
2	3.7483	12	A			

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

ANOVA GRUPOS DOMINANCIA						
<b>Variable dependiente: pend</b>						
Fuentes	gl	S. de C.	C.M.	Fc	Pr>F	
GrupDom	3	4675,50000	1558,50000	5,13	0,0052	
Error	32	9722,13889	303,81684			
Total	35	14397,63889				
<b>Variable dependiente: drenalcm</b>						
GrupDom	3	5318,72222	1772,90741	2,50	0,0772	n.s.
Error	32	22698,50000	709,32813			
Total	35	28017,22222				
<b>Variable dependiente: Pgrav60</b>						
GrupDom	3	23298,25000	7766,08333	6,65	0,0013	
Error	32	37369,38889	1167,79340			
Total	35	60667,63889				
<b>Test de Duncan: pend</b>						
Grupos de Duncan	Mean	N	GRUP DOM			
1	34,417	12	A			
1	37,778	9	BA			
2	13,500	12	BBA			
2	10,667	3	BBB			
<b>Test de Duncan: grav60</b>						
Grupos de Duncan	Media	N	GRUP DOM			
1	87,75	12	A			
1	83,22	9	BA			
2	143,33	3	BBA			
2	135,58	12	BBB			
ONE-WAY AOV FOR ALTITUD BY GRUPO DOMINANCIA						
SOURCE	DF	SS	MS	F	P	
BETWEEN	3	5402.19	1800.73	1.99	0.1354	
WITHIN	32	28965.8	905.181			
TOTAL	35	34368.0				
BARTLETT'S TEST OF EQUAL VARIANCES						
	CHI-SQ	DF	P			
	3.57	3	0.3124			
COCHRAN'S Q						
			0.3904			
LARGEST VAR / SMALLEST VAR						
			3.3729			
COMPONENT OF VARIANCE FOR BETWEEN GROUPS						
				105.359		
EFFECTIVE CELL SIZE						
				8.5		
GRUPO	MEAN	SAMPLE SIZE	GROUP STD DEV			
1	2341.7	12	37.166			
2	2351.2	9	31.015			
3	2371.1	12	20.237			
4	2351.3	3	28.024			
TOTAL	2354.7	36	30.086			
CASES INCLUDED 36 MISSING CASES 0						
TUKEY (HSD) COMPARISON OF MEANS OF ALTITUD BY GRUPO						
HOMOGENEOUS GROUPS						
GRUPO	MEAN	GROUPS				
3	2371.1	I				
4	2351.3	I				
2	2351.2	I				
1	2341.7	I				

**ANOVA de la Diversidad Alpha (Serie Hill) para los grupos de dominancia.**

Variable dependiente: N <sup>-∞</sup>						
Source	DF	Squares	Mean Square	F Value	Pr > F	
GRUPO	3	85584.75000	28528.25000	3.15	<b>0.0382</b>	
Error	32	289513.1389	9047.2856			
Total	35	375097.8889				
Variable dependiente: N <sub>2</sub>						
GRUPO	3	76.11449444	25.37149815	3.86	<b>0.0183</b>	
Error	32	210.2614056	6.5706689			
Total	35	286.3759000				
Variable dependiente: N <sup>+∞</sup>						
GRUPO	3	22.26079722	7.42026574	2.93	<b>0.0482</b>	
Error	32	80.9152583	2.5286018			
Total	35	103.1760556				
Test de Duncan (Multiple Range) para N <sup>-∞</sup>						
Grupo Duncan	Media	N	GRUPO			
1	520.42	12	A			
1	516.78	9	BA			
1	470.00	12	BBA			
2	344.67	3	BBB			
Test de Duncan (Multiple Range) para N <sub>2</sub>						
Grupo Duncan	Media	N	GRUPO			
1	12.083	3	BBB			
3	9.854	9	BA			
3	9.366	12	BBA			
2	7.188	12	A			
Test de Duncan (Multiple Range) para N <sup>+∞</sup>						
Grupo Duncan	Media	N	GRUPO			
1	5.9600	3	BBB			
3	5.4967	9	BA			
3	5.0208	12	BBA			
2	3.7483	12	A			

*Definición de Comunidades Arbóreas asociadas a sitios específicos en una Selva Nublada de los Andes Venezolanos*

ANOVA GRUPOS CLUSTER EN BASE AL IVI					
Dependent Variable: Alcm					
Fuentes	gl	S. De C.	C.M.	Fc	Pr>F
GRUPIVI	3	164.655556	54.885185	1.03	0.3914
Error	32	1701.233333	53.163542		
Total	35	1865.888889			
Dependent Variable: drenalcm					
GRUPIVI	3	5668.68889	1889.56296	2.71	0.0617
Error	32	22348.53333	698.39167		
Total	35	28017.22222			
Dependent Variable: pend					
GRUPIVI	3	3412.97222	1137.65741	3.31	0.0322
Error	32	10984.66667	343.27083		
Total	35	14397.63889			
Dependent Variable: grav60cm					
GRUPIVI	3	14648.03889	4882.67963	3.40	0.0296
Error	32	46019.60000	1438.11250		
Total	35	60667.63889			
Duncan's Multiple Range Test for pend					
Duncan Grouping	Mean	N	GRUPIVI		
A	39.700	10	1		
AB	29.200	5	4		
AB	27.167	6	3		
B	16.067	15	2		
Duncan's Multiple Range Test for grav60cm					
Duncan Grouping	Mean	N	GRUPIVI		
A	128.00	15	2		
AB	113.00	5	4		
AB	94.50	6	3		
B	80.70	10	1		