



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLOGICAS.

# **Análisis Funcional de la Comunidad de Plantas en Tres Unidades Geomorfológicas del Páramo de Mucubají.**

**Trabajo Especial de Grado para Optar al Título  
de Licenciado en Biología**

Autor: Miguel Angel Pirela Montiel.

Tutor: Dr. Fermín José Rada Rincón.

Cotutora: Dra. Teresa Schwarzkopf.

Mérida – Venezuela 2006

**INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DEL BACHILLER**

**MIGUEL ANGEL PIRELA MONTIEL**

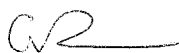
En Mérida a los 11 días del mes de septiembre de 2006, a las 8:00 a.m. se reunieron los profesores: Fermín Rada, Teresa Schwarzkopf, Mario Fariñas y Benito Briceño de la facultad de Ciencias, miembros del jurado nombrado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el Trabajo Especial de Grado que sobre el tema: "Análisis funcional de la comunidad de plantas en tres Unidades Geomorfológicas del Páramo de Mucubají", presentado por el Bachiller MIGUEL ANGEL PIRELA MONTIEL. Titular de la Cédula de Identidad N° V-13.007.484, para optar al título de:

**LICENCIADO EN BIOLOGÍA**

en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó el Bachiller MIGUEL ANGEL PIRELA MONTIEL.

Después del correspondiente interrogatorio, el Jurado procedió a deliberar sobre la calificación del trabajo sometido a su consideración.

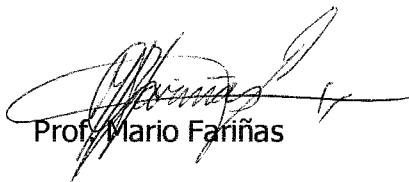
**Finalmente el Jurado lo declaró aprobado con la Calificación de DIECINUEVE (19) PUNTOS Y RECOMENDADO PARA SU PUBLICACIÓN.**



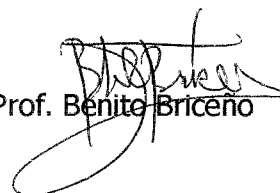
Prof. Fermín Rada  
Tutor



Profa. Teresa Schwarzkopf  
Cotutora



Prof. Mario Fariñas



Prof. Benito Briceño

Este trabajo fue realizado en el Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), bajo la tutoría del **Dr. Fermín Rada** y la cotutoría de la **Dra. Teresa Schwarzkopf**. Fue financiado por el CDCHT-ULA a través del proyecto **C-1356-05-01-F**.

A aquellos que no están entre nosotros,  
pero que siempre estarán en mis pensamientos.

A ustedes les dedico esto....

## Agradecimientos

- A las personas que mas adoro en este mundo a mi madre y a Ivett mi amor, este triunfo también es de ustedes.
- A mi familia que me apoyo a lo largo de mi carrera y siempre estuvieron pendientes de mi dándome un hogar en cualquier parte donde me encontrara (tía Asmi y madrina viejita).
- A el Dr. Fermín Rada, por permitirme desarrollar este trabajo con su orientación y consejos gracias profe.
- A la Dra. Teresa Schwarzkopf, por su paciencia, mano dura y cariño, que nunca olvidare.
- A los profesores Mario Fariñas, Benito Briceño y Carlos García, jurados en este trabajo, gracias por su aporte incondicional y consejos.
- A los panas que me acompañaron de una u otra forma en este trabajo y a lo largo de la carrera Leo H, Alex, Alma, Eulogio, El Fuan, Roxy, Alzo, El Negro, Andrés, Naty, y todos los que fueron alguna vez al campo con migo gracias, hasta a Alberto que me decía que me iba a acompañar y nunca lo hizo, ustedes saben que esto no se puede hacer solo.
- A Pablo y July por sus consejos y guía y los ratos de apuro discutiendo mis ideas y problemas gracias amigos.
- A la gente del ICAE, por su ayuda, consejos y enseñanzas.
- A la Universidad de los Andes y al Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias.
- A todos aquellos que de alguna u otra forma me ayudaron en este trabajo a todos ustedes muchas gracias.

## Tabla de Contenido

Resumen .....	vii
Índice de ilustraciones .....	ix
Índice de tablas .....	xi
Índice de anexos .....	xii
1.- Introducción .....	13
1.1.- Hipótesis .....	18
1.2.- Objetivos .....	18
2.- Metodología .....	19
2.1.- Área de estudio .....	19
2.2.- Medición de variables ambientales por unidad geomorfológica .....	21
2.3.- Muestreo de la vegetación .....	23
2.4.- Medición de variables ecofisiológicas .....	24
2.5.- Análisis de la vegetación y determinación de tipos funcionales .....	25
3.- Resultados .....	27
3.1.- Variables ambientales .....	27
3.1.1.- Caracterización del microclima .....	27
3.1.2.- Caracterización fisicoquímica de los suelos .....	35
3.2.- Análisis de la vegetación .....	37
3.2.1.- Composición y diversidad .....	37
3.2.2.- Análisis multivariante de la vegetación .....	40
3.3.- Variables ecofisiológicas de las plantas .....	46
3.3.1.- Curva de saturación de luz de especies medidas sólo en el valle .....	46
3.3.2.- Curva de saturación de luz de especies medidas en morrena .....	51
3.3.3.- Curva de saturación de luz de especies medidas en el derrubio .....	53
3.3.4.- Curva de saturación de luz de especies medidas en dos unidades geomorfológicas .....	55

3.3.5.- Curva de saturación de luz de especie medida en las tres unidades geomorfológicas .....	59
3.4.- Determinación de tipos funcionales .....	62
4.- Discusión y Conclusiones .....	67
4.1- Análisis comparativo del microclima y del suelo en las tres unidades geomorfológicas .....	67
4.2.- La estructura florística en las tres unidades geomorfológicas y su relación con los factores ambientales .....	70
4.3.- Funcionamiento de las especies seleccionadas en las tres unidades geomorfológicas .....	73
4.4.- ¿Permite la agrupación en tipos funcionales ecofisiológicamente similares ampliar la comprensión del ecosistema? .....	76
5.- Referencias .....	79
Anexos .....	87

## Resumen

La identificación de los factores ambientales es de gran interés en la ecología, debido a que estos determinan parcialmente la distribución de las especies; cuando se estudian las respuestas fisiológicas de las especies vegetales a factores ambientales, se obtiene un conjunto de variables que, relacionándolas entre sí, permiten agrupar a las especies de acuerdo con su respuesta a estas variables. La identificación de tipos funcionales, permite la evaluación de propiedades tales como capacidad de recuperación, regeneración y resistencia a cambios ambientales.

En este trabajo especial de grado, basado en los atributos ecofisiológicos de las seis especies con la mayor cobertura, reflejada en los muestreos de vegetación, se realizó una clasificación funcional de la vegetación del Páramo de Mucubají. Para lograr este propósito, se realizaron: censos de vegetación; caracterización morfológica y fisiológica de las especies; registro de variables microclimáticas y análisis de suelos.

Mediante análisis multivariados (Cluster), se pudieron distinguir cuatro grupos: el primero se caracteriza por presentar bajas tasas de asimilación, se encuentra principalmente en la morrena y el derrubio, siendo correlacionado este grupo con zonas de baja disponibilidad hídrica; el segundo y tercer grupo, los cuales se caracterizan por presentar tasas intermedias, se pueden localizar en las tres unidades geomorfológicas, lo cual implica que estas especies se ven poco afectadas por la disponibilidad hídrica, tendiendo de esta forma, un mayor rango de distribución; y el cuarto grupo, el cual presenta las mayores tasas de asimilación y las más bajas eficiencias en el uso del agua, se encuentra restringido a el valle, ya que esta zona ofrece una mayor disponibilidad hídrica.

En este trabajo, además de proponer un conjunto de especies que responden similarmente a un conjunto de características fisiológicas, también se quiere proponer un mecanismo o criterio para poder realizar una clasificación funcional, basado en un conjunto de atributos “Fuertes”, los cuales estén relacionados directamente con la respuesta de las especies a cambios en el ambiente, ya sean disturbios,



disponibilidad de recursos o cambios climáticos, sabiendo que ésta proporcionará una herramienta efectiva para analizar la diversidad de respuestas ecofisiológicas en los ecosistemas naturales.

## Índice de ilustraciones

<b>Figura 1</b>	Mapa del Estado Mérida, localidad de estudio señalada en azul ....	<b>19</b>
<b>Figura 2</b>	Climadiagrama del Páramo de Mucubají .....	<b>20</b>
<b>Figura 3</b>	Unidades Geomorfológicas Valle (V), Morrena (M) y Derrubio (D) ..	<b>22</b>
<b>Figura 4</b>	Densidad de flujo fotónico fotosintético promedio (DFFF) a nivel del suelo .....	<b>27</b>
<b>Figura 5</b>	Temperaturas máximas ( — ), mínimas ( — ) y promedio ( — ) registradas a nivel del suelo en la época seca .....	<b>29</b>
<b>Figura 6</b>	Contenido promedio de agua en el suelo en la época seca (abril-mayo) y para la época húmeda (octubre-noviembre) .....	<b>30</b>
<b>Figura 7</b>	Análisis de correspondencia linealizado (ACL o DECORANA), basado en censos de vegetación de la época seca .....	<b>40</b>
<b>Figura 8</b>	ACL de censos de vegetación realizados en la época húmeda en las tres unidades geomorfológicas .....	<b>41</b>
<b>Figura 9</b>	ACL basado en censos realizados en ambas épocas (época húmeda en azul y época seca en negro) .....	<b>41</b>
<b>Figura 10</b>	Análisis de correspondencias canónicas (ACC), (ejes 1 y 2 con el 28% de la variación del ordenamiento) en la época seca .....	<b>43</b>
<b>Figura 11</b>	ACC (ejes 1 y 2 con el 31% de la variación del ordenamiento) en la época húmeda .....	<b>44</b>
<b>Figura 12</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Sisyrinchium tinctorium</i> , en el fondo de valle .....	<b>46</b>
<b>Figura 13</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Oritrophium limnophilum</i> , en el fondo de valle .....	<b>47</b>
<b>Figura 14</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Hypericum juniperinum</i> , en el fondo de valle .....	<b>48</b>
<b>Figura 15</b>	Curva de saturación de luz, de especie <i>Bidens triplinervia</i> , en el fondo de valle .....	<b>49</b>
<b>Figura 16</b>	Curva de saturación de luz, de especie <i>Nassella mexicana</i> , en el	

	fondo de valle .....	50
<b>Figura 17</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Muhlenbergia ligularis</i> , en el fondo de valle .....	50
<b>Figura 18</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Ortachne erectifolia</i> , en la morrena .....	51
<b>Figura 19</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Geranium chamaense</i> , en la morrena .....	52
<b>Figura 20</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Valeriana parviflora</i> , en el derrubio .....	53
<b>Figura 21</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Polylepis sericea</i> , en el derrubio .....	54
<b>Figura 22</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Hypericum laricifolium</i> , en la época seca .....	55
<b>Figura 23</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Hydrocotyle multifida</i> , en la época seca .....	56
<b>Figura 24</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Espeletia schultzii</i> , en la época seca .....	57
<b>Figura 25</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Acaena cylindrostachya</i> , en la época seca .....	58
<b>Figura 26</b>	Curva de saturación de luz, de la especie <i>Carex amicta</i> , en la época seca .....	59
<b>Figura 27</b>	Análisis de Cluster de las especies basados en las variables indicadas en las Tablas 8 y 9 .....	62
<b>Figura 28</b>	Análisis de Cluster de las especies basados en las variables indicadas en las Tablas 8 y 9 .....	63
<b>Figura 29</b>	Análisis de Cluster de las especies basado en los siguientes atributos: transpiración (E), conductancias estomáticas (Gs) .....	65

## Índice de Tablas

<b>Tabla 1</b>	Variables microclimáticas registradas en las tres unidades geomorfológicas en la época seca .....	<b>31</b>
<b>Tabla 2</b>	Análisis de Tukey, para los valores promedios, máximos (máx) y mínimos (mín) .....	<b>32</b>
<b>Tabla 3</b>	Variables microclimáticas registradas en las tres unidades geomorfológicas en la época húmeda .....	<b>33</b>
<b>Tabla 4</b>	Análisis de Tukey, para los valores promedios, máximos (máx) y mínimos (mín) .....	<b>34</b>
<b>Tabla 5</b>	Análisis estadístico de los factores edáficos: porcentaje de nitrógeno (%N), conductividad eléctrica (CE) .....	<b>35</b>
<b>Tabla 6</b>	Cobertura relativa (%) para las tres unidades geomorfológicas, valle (V), morrena (M) y derrubio (D) .....	<b>37</b>
<b>Tabla 6 (C)</b>	Cobertura relativa (%) para las tres unidades geomorfológicas, valle (V), morrena (M) y derrubio (D) .....	<b>38</b>
<b>Tabla 7</b>	Índices de diversidad, especies y forma de vida dominantes, para las dos épocas en las tres unidades geomorfológicas .....	<b>39</b>
<b>Tabla 8</b>	Transpiración máxima (E <sub>max</sub> ) y promedio, conductancias estomáticas máxima (G <sub>smax</sub> ) y promedio .....	<b>60</b>
<b>Tabla 9</b>	Eficiencia en el uso del agua máxima (A/E <sub>max</sub> ) y promedio, eficiencia intrínseca en el uso del agua máxima (A/G <sub>smax</sub> ) .....	<b>61</b>
<b>Tabla 10</b>	Clasificación cualitativa obtenida a partir de los cluster análisis, para los atributos .....	<b>64</b>

## Índice de Anexos

<b>Anexo 1</b>	Nombre completo y abreviatura de las especies estudiadas en las tres unidades geomorfológicos .....	<b>87</b>
<b>Anexo 1 (c)</b>	Nombre completo y abreviatura de las especies estudiadas en las tres unidades geomorfológicos .....	<b>88</b>
<b>Anexo 2</b>	<u><i>Hypericum laricifolium</i></u> .....	<b>89</b>
<b>Anexo 3</b>	<u><i>Hypericum juniperinum</i></u> .....	<b>89</b>
<b>Anexo 4</b>	<u><i>Sisyrinchium tinctorium</i></u> .....	<b>90</b>
<b>Anexo 5</b>	<u><i>Acaena cylindrostachya</i></u> .....	<b>90</b>
<b>Anexo 6</b>	<u><i>Bidens triplinervia</i></u> .....	<b>91</b>
<b>Anexo 7</b>	<u><i>Oritrophium limnophilum</i></u> .....	<b>91</b>
<b>Anexo 8</b>	<u><i>Espeletia schultzii</i></u> .....	<b>92</b>
<b>Anexo 9</b>	<u><i>Hydrocotyle multifida</i></u> .....	<b>92</b>
<b>Anexo 10</b>	<u><i>Ortachne erectifolia</i></u> .....	<b>93</b>
<b>Anexo 11</b>	<u><i>Geranium chamaense</i></u> .....	<b>93</b>
<b>Anexo 12</b>	<u><i>Carex amicta</i></u> .....	<b>94</b>
<b>Anexo 13</b>	<u><i>Nassella mexicana</i></u> .....	<b>94</b>
<b>Anexo 14</b>	<u><i>Valeriana parviflora</i></u> .....	<b>95</b>
<b>Anexo 15</b>	<u><i>Polylepis sericea</i></u> .....	<b>95</b>

## 1.- Introducción

El Valle de Mucubají presenta una variación de condiciones ambientales y topográficas que tienen un gran efecto sobre la vegetación, debido a esto, existe una marcada variabilidad que exhibe la vegetación, en cuanto a su composición florística, en un área relativamente pequeña; ésto hace evidente, la existencia de distintos tipos de comunidades, que varían desde herbáceas a arbóreas asociadas a las características topográficas y geomorfológicas que favorece la variabilidad de las condiciones hídricas (Fariñas 1975).

La identificación de los factores ambientales es de gran interés en la ecología (Gastón, 2000), debido a que estos determinan parcialmente la distribución de las especies (Woodward, 1987). Cuando se estudian las respuestas fisiológicas de las especies vegetales a dichos factores ambientales, se obtiene un conjunto de variables que, relacionándolas, permiten agrupar a las especies de acuerdo con su respuesta a estas variables (Fariñas, 1996). Este agrupamiento podría dar lugar, entre otros, a la determinación de tipos funcionales en la comunidad en estudio.

La vegetación y el ambiente del páramo de Mucubají, han sido bien estudiados por distintos autores (Azócar y Monasterio 1980a; Azócar y Monasterio 1980b; Azócar, 1974; Fariñas, 1975; Fariñas, 1996; Fariñas y Monasterio, 1980, Malagón, 1982; Sosa, 1999; y Ataroff y Sarmiento, 2003), los cuales realizaron una descripción de diversas características del área. Además de estos estudios, muchas especies características y emblemáticas del páramo han sido estudiadas ecofisiológicamente. Goldstein *et al* (1984), trabajó con el género *Espeletia*, encontrando una respuesta especie-específica, en su capacidad de almacenaje de agua, que es función, de la limitación en la disponibilidad de agua en el suelo. También Goldstein *et al* (1985), analizaron la capacidad de sobreenfriamiento, de distintas especies del genero *Espeletia*, encontrando que el punto de congelamiento, se hace más negativo en la medida que se asciende en el gradiente altitudinal.

Estudios en cuatro poblaciones de *Espeletia schultzii* muestran que el sobreenfriamiento y la temperatura de daño disminuyen a medida que aumenta la altitud (Rada *et al* 1987). Rada *et al* (1992) estudiaron, la relación entre la fotosíntesis

neta y la temperatura de la hoja en varias formas de vida, encontrando que los arbustos y roseta gigante, la temperatura óptima de fotosíntesis disminuye a medida que disminuye la altitud y las rosetas acaules tienen dos comportamientos, en algunas no mostraron diferencias con la altitud y en otras la temperatura óptima de fotosíntesis aumentó al incrementar la altitud. Además Rada *et al* (1998) encontraron en *Espeletia schultzii*, diferencias significativas en las tasas de asimilación éstas disminuyen a medida que se asciende en el gradiente.

Squeo *et al* (1991), analizaron la relación entre el tamaño de la planta y los mecanismos de resistencia al congelamiento, encontrando que diferentes formas de vida son tolerantes al congelamiento, otras son evasoras mediante sobreenfriamiento y algunas presentan ambos mecanismos.

Briceño (1992), estudia algunas características ecofisiológicas tales como óptimos de temperatura para la fotosíntesis, potenciales hídricos, mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas, intercambio de gases, entre otros, de dos especies del género *Lupinus*, encontrando que aumenta la capacidad de sobreenfriamiento a lo largo del gradiente altitudinal.

Según Azócar y Rada (1993), la alta montaña tropical húmeda, presenta un gran interés desde el punto de vista ecofisiológico, ya que las características de estos ambientes climáticos extremos, han constituido un escenario muy especial para la evolución de adaptaciones morfológicas y fisiológicas en los organismos que los habitan.

La idea de una clasificación funcional se inicia a partir de Theophrastus alrededor del año 300 después de Cristo, pero el debate moderno sobre esta clasificación es a partir del año 1960 (Gitay y Noble 1997); donde cada una de estas clasificaciones esta dirigida a satisfacer las necesidades de cada investigador, de acuerdo a la problemática que se plantean.

De esta manera en 1967 Root introdujo el concepto ecológico de Gremios, definido como un grupo de especies que explotan la misma clase de recurso ambiental de manera similar o especies que solapan significativamente sus nichos. Botkin (1975), sugiere que las especies pueden ser agrupadas en números mucho más pequeños, de acuerdo a su Tipo Funcional y estos nuevos grupos, podrían

reflejar un gran número de interacciones. Los tipos funcionales a menudo son descritos, de acuerdo a aquellas especies que realizan la misma función en el ecosistema. Friedel *et al* (1988) define estos grupos, como aquellos que responden de manera similar a las perturbaciones (cambios climáticos, Baeza *et al* 2006). Noble (1989) indica que esta clasificación, se debe hacer en base a un conjunto de características fisiológicas y reproductivas, presentes en su historia de vida, donde las variaciones de éstas, le dan un valor ecológico predictivo o descriptivo (Estrategias r y K, Triangulo de Grime). Se ha sugerido que los tipos funcionales, deben definirse de acuerdo a su morfología (forma de vida) y fisiología, ya que estas propiedades están relacionadas con los recursos e interacciones de la especie con su medio ambiente (Barbault *et al* 1991).

En este trabajo, se empleará el concepto de Gitay y Noble (1997), el cual define los Tipos Funcionales, como conjuntos de especies que muestran respuestas similares al ambiente que las rodea y/o efectos similares sobre el funcionamiento del ecosistema, las cuales no necesariamente están emparentadas filogenéticamente. Estas además comparten en un determinado ecosistema características, como la capacidad de adquisición de los recursos limitantes, el efecto y función en la cadena trófica y las respuestas a las perturbaciones que puedan ocurrir en el medio (Tilman, 2001).

Los tipos funcionales y su concomitante análisis en los ecosistemas, permite simplificar sus componentes bióticos y abióticos visualizando en forma integrada la secuencia de procesos que ocurren en éste (Medina, 1996). Estos tipos funcionales representan un dispositivo útil que permite disminuir la complejidad, e identificar las características desconocidas de la diversidad de las especies (Woodward y Cramer, 1996). Más aún, Azócar *et al* (2000), sugieren que la identificación de tipos funcionales permite la evaluación de propiedades tales como capacidad de recuperación, regeneración y resistencia a cambios ambientales mientras Skarpe (1996), sostiene que los tipos funcionales permiten determinar las respuestas de la comunidad vegetal a las variaciones medioambientales, bien sea temporales (cambios climáticos) o topográficas (diferentes unidades geomorfológicas).



La clasificación funcional generalmente se hace con diferentes propósitos: el primero, pretende investigar el efecto de las especies sobre las propiedades del ecosistema, y el segundo busca estudiar la respuesta de las especies ante cambios en el ambiente, ya sean disturbios, disponibilidad de recursos o cambios climáticos (Chapin *et al* 1996, Walter *et al* 1999, Lavorel y Garnier 2001, 2002). Siendo este último, parte de las directrices de este trabajo ya que la mayoría de los anteriormente realizados, relacionan la biodiversidad y funcionamiento del ecosistema centrándose en el efecto más que en la respuesta (Hooper *et al* 2002).

Woodward y Cramer (1996), proponen que para la clasificación funcional, se emplee un acercamiento sugestivo y deductivo, pero éste no es aplicable a todos los ecosistemas; por lo tanto, es de interés general para los ecólogos, saber a qué factores ambientales responde una especie o conjunto de especies, lo que permite comprender mejor las variaciones de la vegetación (Fariñas, 1996). Otros autores establecen el significado funcional de las especies, partiendo de la diversidad de las mismas y agrupándolas por forma de vida. Para dichos grupos, establecen distintos aspectos funcionales, dependiendo de su diversidad de respuesta fisiológica, eficiencia en el uso del agua y características fenológicas (Medina y Huber 1992).

Los tipos funcionales traen consigo otro parámetro a considerar: la diversidad funcional; la cual es una medida de la variedad de tipos funcionales en un ecosistema; como también, el número de especies que integra cada uno de ellos. Una gran diversidad funcional, se traduce en una alta complejidad en el funcionamiento del ecosistema; al mismo tiempo, una alta riqueza de especies dentro de cada tipo funcional, le proporciona estabilidad y capacidad de resiliencia al sistema (Tilman, 2001; Fonseca y Ganade, 2001).

Igualmente, Alvizu (2004) refiere que la diversidad actúa como una protección contra los efectos disruptivos de las fluctuaciones ambientales, sobre el funcionamiento del ecosistema, como una barrera ante la entrada de especies invasoras y como una propiedad que aumenta la confiabilidad en el ecosistema, a través de la redundancia de especies. Diversos estudios indican que la redundancia funcional, es otro factor importante a tomar en cuenta en el estudio de las

comunidades ya que ésta parece estar relacionada con su estabilidad (Fonseca y Ganade, 2001).

En la actualidad, los análisis de comunidades no toman en cuenta los mecanismos implicados en las respuestas de las plantas a las variables ambientales. Estos análisis, aunque muy útiles, sólo son de carácter descriptivo. Si el análisis de comunidades se combina con el estudio funcional de las especies, se le agrega poder predictivo. Es decir, si se conocen los mecanismos fisiológicos, que favorecen o desfavorecen a determinadas especies frente a ciertas condiciones ambientales, sería posible proyectar la respuesta de la comunidad frente a distintos escenarios de cambio ambiental.

El estudio de los tipos funcionales, ha ganado mucha atención, ya que permite establecer un puente entre la ecofisiología vegetal y los procesos a nivel de comunidades y ecosistemas (Lacroix y Abbadie 1998). A pesar que se requiere una evaluación crítica del significado de cada característica que se considera con relevancia ecológica, para la existencia de una planta en un ambiente particular, es posible distinguir tipos funcionales ecofisiológicamente diferentes (Körner 1993, Larcher 1995). Los esquemas de estrategias ecológicas/fisiológicas permiten describir el funcionamiento del componente biológico del ecosistema en términos de un número limitado de grupos funcionales y de esta forma facilitar su análisis (Lambers *et al* 1998).

La clasificación en tipos funcionales, permite comparar sistemas, no sólo desde una óptica taxonómica, sino del funcionamiento de los mismos (Azócar *et al*, 2000); en el valle de Mucubají no existen estudios dirigidos a analizar estas comunidades con un enfoque funcional.

Una clasificación funcional de la vegetación del valle de Mucubají serviría como base para estudiar otros páramos similares, los cuales ocupan extensiones importantes en los Andes, muchas constituyen Áreas Bajo Régimen Especial, o de interés para su conservación. El estudio funcional de la comunidad vegetal del páramo suministraría información esencial para planes de manejo y/o conservación de este ecosistema.

## **1.1.- Hipótesis**

En vista de que cada unidad geomorfológica tiene características ambientales propias y las especies presentes en dichas unidades deberían responder de manera diferente a estas condiciones, se espera:

- Primero, que la estructura florística responda diferencialmente, en las unidades geomorfológicas, a los cambios estacionales.
- Segundo, que la importancia relativa de los tipos funcionales, varíe entre las unidades geomorfológicas.

## **1.2.- Objetivos**

### **General**

Proponer un esquema de tipos funcionales útil para el análisis de la estructura y dinámica de la comunidad de plantas vasculares del Páramo de Mucubají, en sus tres unidades geomorfológicas más representativas: fondo de valle, morrena y derrubio rocoso.

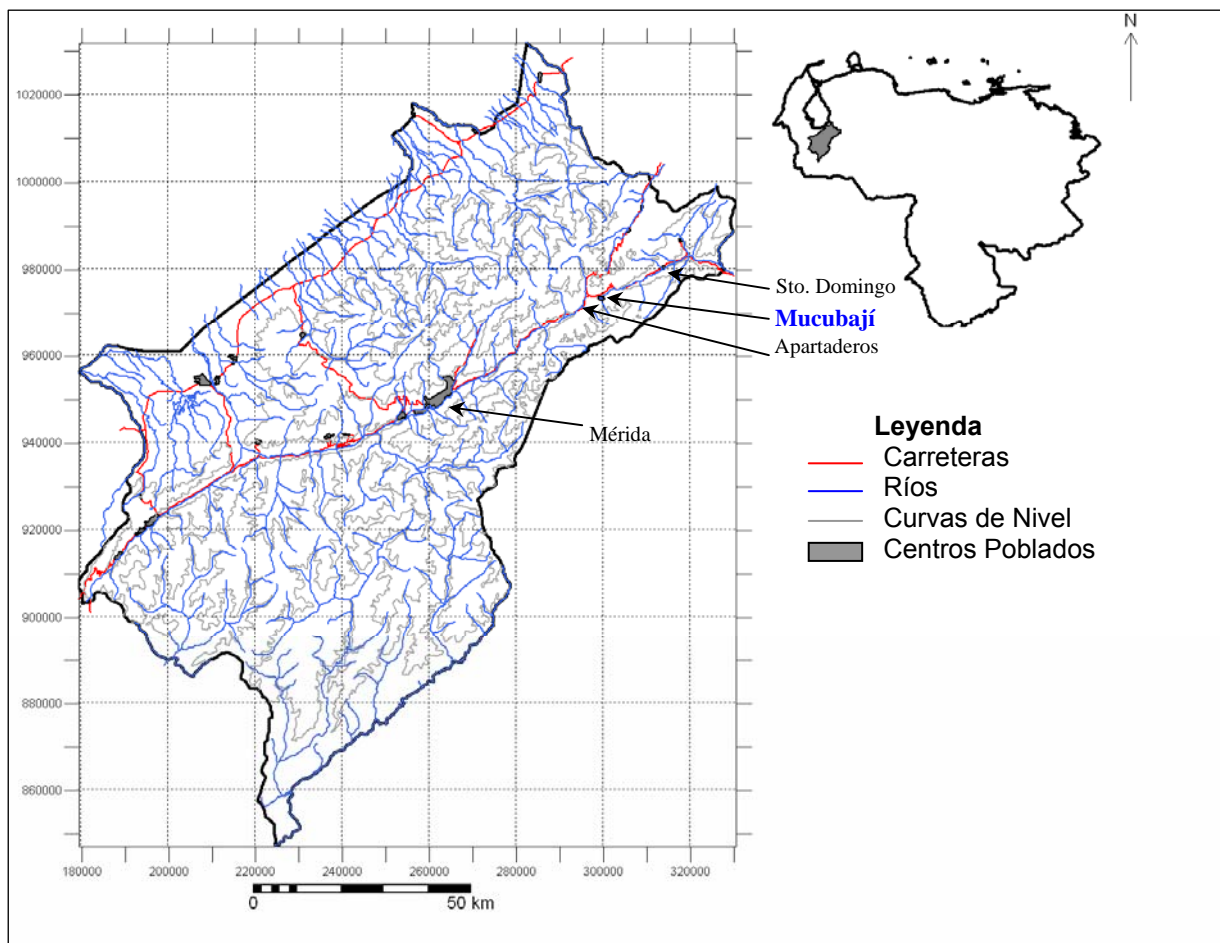
### **Específicos**

- Determinar y analizar el impacto de las variables ambientales críticas para la vegetación en las diferentes unidades geomorfológicas.
- Estudiar el ordenamiento florístico de la vegetación.
- Comparar la vegetación en las unidades geomorfológicas en término de su diversidad.
- Jerarquizar la importancia de las variables ambientales en el ordenamiento florístico de la vegetación.
- Determinar atributos ecofisiológicos de las especies dominantes en las diferentes unidades geomorfológicas.
- Analizar la diversidad y la redundancia funcional de las especies más abundantes de la comunidad.

## 2.- Metodología

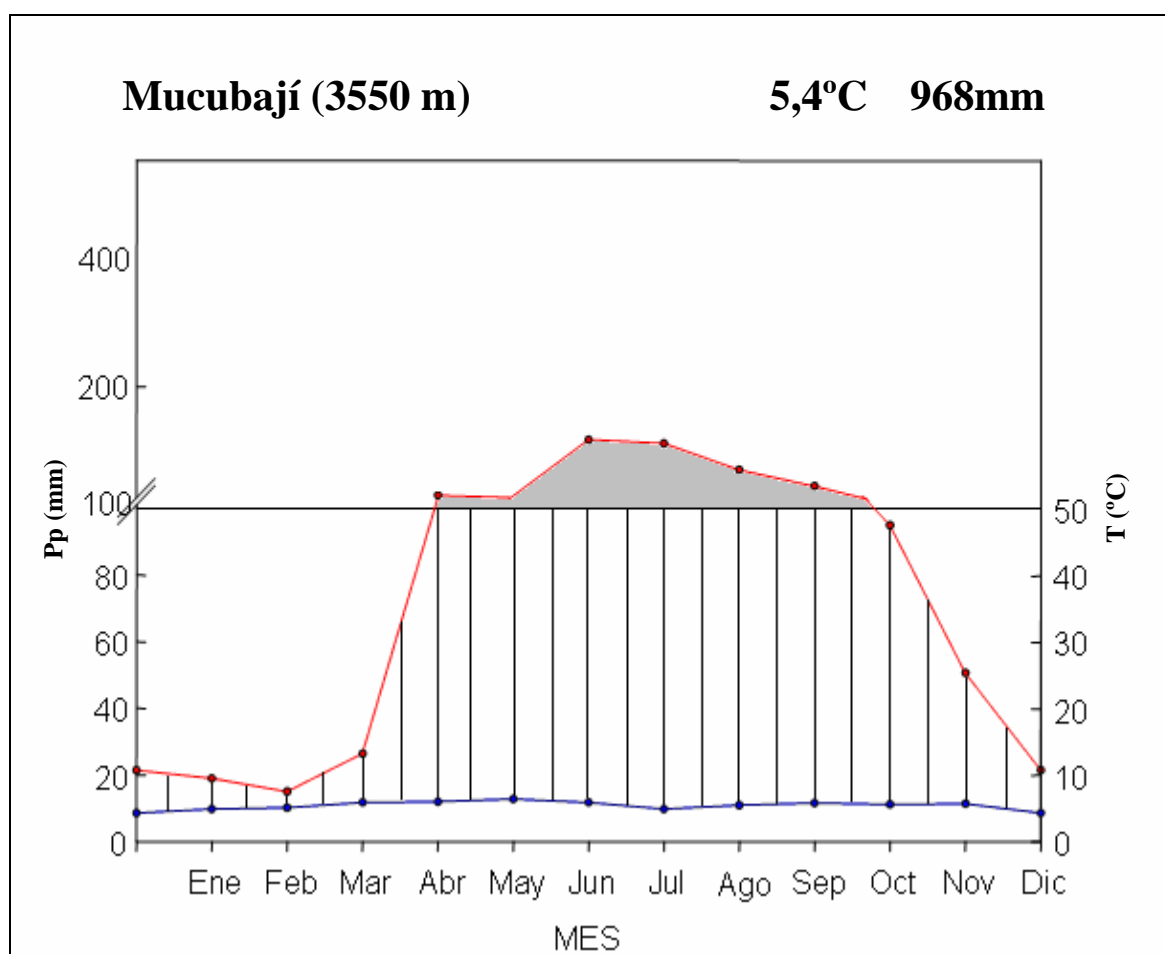
### 2.1.- Área de estudio

El páramo de Mucubají se encuentra en el estado Mérida, al Norte de La Sierra de Santo Domingo ( $8^{\circ}47'N$  y  $70^{\circ}48'O$ ), entre los 3500 y 3850 m de elevación (Figura 1). El complejo morrénico de origen glacial presente en el lugar consta de dos morrenas laterales y una terminal, las cuales encierran un valle interno de aproximadamente tres kilómetros, cortados por el río Mucubají y una laguna glacial. En dicho valle se pueden apreciar tres morrenas pequeñas de retroceso. Las morrenas se componen de till, material heterométrico que varía entre arcillas y cantos, que no poseen una estratificación aparente. Su composición petrográfica, está representada por gneises bandeados y esquistos, rocas graníticas y anfibolitas del basamento cristalino llamado Grupo Iglesias (Azócar, 1974).



**Figura 1:** Mapa del Estado Mérida, localidad de estudio señalada en azul.

Climáticamente, se encuentra ubicado dentro de la zona periglacial andina (Schubert, 1980), influenciado por los procesos debidos al clima de alta montaña tropical. La precipitación tiene un patrón biestacional o de tipo llanero, con una media anual de 968 mm (Monasterio, 1980). El clima del área según Gausson (Figura 2), muestra isoterмия anual, un patrón biestacional de precipitación y ausencia de meses secos. Al considerar por separado los valores para cada año, el número de meses secos varia de 1 a 3, sin embargo, el análisis realizado con el método de Thornthwaite, indica que no hay período realmente seco para las plantas por lo que no deben existir problemas hídricos, aún en años aparentemente secos (Azócar, 1974). Sin embargo Fariñas (1975), muestra que el contenido de agua del suelo cae por debajo del punto de marchites permanente.



**Figura 2:** Climadiagrama del Páramo de Mucubají, promedio de diez años de registro de precipitación media mensual y nueve años de temperatura media mensual (modificado de Azócar y Monasterio 1980a).

La vegetación del páramo de Mucubají se presenta en varios estratos, los que totalizan una cobertura cerca del 100%, encontrándose muy poco suelo desnudo (Monasterio, 1980). Un primer estrato entre 50 y 150 cm del suelo, está formado principalmente por especies del género *Espeletia* Mutis ex Humb. & Bonpl. (Frailejones) y arbustos siempreverdes de los géneros *Hypericum* L., *Pernettya* Gaudich., *Hesperomeles* Lindl. y *Chaetolepis* (DC.) Miq., entre otros. El segundo estrato, entre 20 y 50 cm del suelo, se encuentra dominado por gramíneas pertenecientes a los géneros *Poa* L., *Calamagrostis* Adans. y *Bromus* L.; así como por otras herbáceas de los géneros *Castilleja* Mutis ex L.f., *Orthrosanthus* Sweet. y *Lupinus* L. entre otros. En el tercer estrato inferior a 10 cm, se encuentran pequeñas gramíneas de los géneros *Agrostis* L. y *Aciachne* Benth. y otras hierbas de los géneros *Sisyrinchium* L., *Geranium* L., *Lachemilla* (Focke) Rydb., *Bidens* L., *Hypochaeris* L. y *Acaena* Mutis ex L. (Ataroff y Sarmiento, 2003). En la zona húmeda del fondo del valle, se observan comunidades herbáceas bajas (praderas) dominadas por graminiformes, sobre las morrenas se localizan el rosetal de *Espeletia*, en tanto que en los afloramientos rocosos y en algunos sitios de las morrenas se localizan los bosques de *Polylepis* Ruiz & Pav. (Fariñas y Monasterio, 1980 y Sosa, 1999). Estos grupos de especies parecen corresponder con los tipos fisonómicos propuestos por Azócar (1974).

## **2.2.- Medición de variables ambientales por unidad geomorfológica.**

Con el fin de caracterizar el microclima actual del área de estudio, se instalaron tres microestaciones marca HOBO (Onset Co.), una en cada unidad geomorfológica (valle, morrena y derrubio rocoso Figura 3), registrando densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), humedad relativa del aire (HR), contenido relativo de agua en el suelo (CAS) y temperatura a nivel del suelo (T). Estas variables se registraron a intervalos de 10 minutos, durante un mes, a finales de la época seca y durante tres meses en la época húmeda. A partir de los valores registrados se obtuvieron los valores promedios, máximos y mínimos para cada día, y también fueron calculados los valores promedios, máximos, mínimos, máximos absolutos y mínimos absolutos para cada unidad geomorfológica.



**Figura 3:** Unidades geomorfológicas Valle (V), Morrena (M) y Derrubio (D).

En cada una de las parcelas donde se muestreó la vegetación, se tomaron muestras de suelo de 0 a 35 cm de profundidad, donde se encuentra el mayor volumen de raíces (Fariñas 1975), de esta manera se obtuvieron 30 muestras de suelo, las cuales fueron analizadas en el laboratorio de Química Agrícola, Línea de Producción Vegetal del Instituto de Investigaciones Agropecuarias de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de los Andes. En este laboratorio se realizaron análisis de nitrógeno (N), mediante el método Micro Kejdahl, extracción de Bases (K, Mg, Ca y Na) y análisis de Capacidad de Intercambio Catiónico (C.I.C), mediante el método de Acetato de Amonio; análisis de pH y Conductividad Eléctrica (CE), mediante el método de potenciómetro en agua relación 2:1; análisis de retención de humedad 1/3 y 15 atmósferas (gr de agua.), mediante el método de la olla de presión y platos de cerámica; Fósforo (P) mediante el método de Olsen; análisis de materia orgánica (CO) mediante el método de Walkley – Black; análisis de textura mediante el método de Bouyoucos; y aluminio (Al) e hidrogeno (H) intercambiable, mediante la extracción con KCl, (Torres, 1993 y González, 1981). La selección de las variables edáficas a analizar responde a trabajos previos en la zona, los cuales sugieren que éstas son las principales variables ambientales, a las que responde ésta vegetación (Baruch 1984 y Fariñas 1975).

Los resultados obtenidos fueron analizados mediante el empleo de un programa estadístico (SPSS 12.0.0 para Windows). Para determinar si existen diferencias significativas entre las tres unidades geomorfológicas estudiadas, se utilizó una matriz en el análisis de gradiente directo de la vegetación, y así poder encontrar los factores edáficos correlacionados con el ordenamiento florístico de la vegetación.

### 2.3.- Muestreo de la vegetación

Se establecieron tres sitios de muestreo, ubicados en tres unidades geomorfológicas empleadas en el Páramo de Mucubají por Fariñas y Monasterio (1980): morrena izquierda (M), con exposición Este, fondo de valle (V) propenso a inundación, ubicado sobre una terraza fluvial elevada pocos metros sobre el nivel del río y afloramiento rocoso (D), unidad geomorfológica sobre derrumbes rocosos metamórficos del Grupo Iglesias, con exposición Norte, en el cual se encuentra un bosque de *Polylepis* (Fariñas y Monasterio, 1980; Azócar y Monasterio 1980b y Sosa, 1999). En cada unidad geomorfológica, se ubicaron aleatoriamente mediante el empleo de números aleatorios diez parcelas de 10 m<sup>2</sup> (5m x 2m) tal como recomienda Fariñas (1975), orientadas con su eje mayor perpendicular a la pendiente.

En cada parcela, se muestrearon 50 puntos, ubicados de forma sistemática mediante el empleo de una cuerda marcada cada 50 cm, y así evitar el pisoteo de la parcela, mediante el método del cuadrado puntual (Greig-Smith, 1964). Este tipo de muestreo, tiene la ventaja que permite detectar variaciones en la cobertura de las especies. La validez del muestreo regular supone un reparto no regular de las especies (Mostacedo y Fredericksen 2000; Mora 2000) cuyo requisito no estaremos violando de acuerdo con observaciones previas (Fariña 1975). Por cada parcela se registraron las especies que tocaron la varilla colocada verticalmente sobre el punto, las especies registradas, fueron colectadas para su posterior identificación.

El número de veces que una especie toca la varilla en una parcela, es una estimación de su cobertura y es una variable binomial. Con el objetivo de determinar los cambios florísticos y funcionales entre estaciones, este muestreo se llevó a cabo tanto en época seca como húmeda. Por este motivo las parcelas fueron marcadas y geo-referenciadas mediante un GPS, y así poder realizar los censos de la época seca (ES) y en la época húmeda (EH) en el mismo lugar.

En total se realizaron 60 censos de vegetación (parcelas), 30 para la época seca y 30 para la época húmeda. Esta información una vez volcada en matrices (parcelas vs. Especies), se utilizó para la diversidad y composición florística entre las unidades geomorfológicas y épocas del año y producir ordenamientos florísticos de



vegetación. Para ello se empleó un programa de análisis multivariante para datos ecológicos (PC-ORD. Versión 4.41).

#### **2.4.- Medición de variables ecofisiológicas.**

En cada unidad geomorfológica se escogieron las seis especies con la mayor cobertura reflejada en los muestreos de vegetación de la época húmeda. A cada especie seleccionada se le determinó: potencial hídrico mínimo (de 11:a.m. a 1:00pm) ( $\Psi_{\min}$ ) con una cámara de presión (bomba de Scholander), empleando 5 individuos por especie ( $n = 5$ ), área foliar (Af) con un medidor modelo LI-COR 3100 (empleando 8 hojas de diferentes individuos  $n=8$  de cada especie), área foliar específica (AFE), la cual se obtiene dividiendo el área foliar entre el peso seco de la hoja medida. Con un sistema analizador de gas infrarrojo portátil de modo abierto (LCA4, ADC Ltd., Hoddington, Inglaterra) y con el programa SigmaPlot 2004 para Windows versión 9.01 y el uso de la ecuación  $A=a*(PC+DFFF)/(PC+b+DFFF)$  (García-Nuñez 2004) se realizaron las curvas de saturación de luz; por medio de esta ecuación se pudo determinar, para cada especie su asimilación máxima con una DFFF de 2000 ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ( $A_{\max}$ ), tasa de respiración (R), punto de compensación (PC) y eficiencia cuantica (EC). Las curvas de saturación de luz son empleadas para ver el comportamiento de las especies en las diferentes unidades geomorfológicas y como éste es afectado por el cambio estacional.

También se obtuvieron tasa de asimilación de carbono (A), tasa de transpiración (E), conductancia estomática (Gs), mediante el manejo de estos datos se determinó: eficiencia en el uso del agua (A/E) y eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/Gs). El registro del intercambio de gases, se realizó en un periodo comprendido entre las 9:00 a.m. y 4:00 p.m., rotando la cámara se varía el grado de exposición de la hoja a la luz de esta manera se puede obtener un rango completo de radiación. El empleo de estas variables ha demostrado su utilidad para la descripción de la vegetación en diferentes ecosistemas (Rada *et al*, 1987; Rada *et al*, 1998; Sarmiento *et al*, 2003 y Azócar *et al*, 1992).

## **2.5.- Análisis de la vegetación y determinación de tipos funcionales.**

Mediante las matrices de vegetación para ambas épocas y con la matriz de variables ambientales, específicamente la arrojada por el análisis de suelo, se realizaron análisis multivariados, para poder determinar a qué factores edáficos se asocia la distribución florística de la vegetación. El análisis empleado para este fin fue el Análisis Canónico de Correspondencia (ACC) el cual es una herramienta desarrollada para relacionar directamente la composición de las comunidades con variables ambientales, comúnmente edáficas, (Fariñas, 1996). De este modo se determinaron las variables ambientales relacionadas con la distribución florística, similar a los análisis realizados por Hutchinson *et al* (1999), Chacon-Moreno *et al* (2003) y Sanchez-González y López-Mata (2003).

Para proponer los tipos funcionales, se ordenaron los atributos ecofisiológicos de las especies seleccionadas, obteniendo así una matriz (especies vs. Atributos), la cual fue sometida mediante el empleo del programa PC-ORD, a un análisis de clasificación (“Cluster”), herramienta utilizada para este fin por diversos autores (Chapin *et al*, 1996; Shao *et al*, 1996; Petchey y Gaston, 2002 y Foster y Brooks, 2005). Todos los valores empleados en las matrices fueron estandarizados para disminuir la heterogeneidad de los resultados.

Este análisis se realizó en tres fases, la primera consistió en realizar la clasificación sin el empleo de atributos relacionados con la forma de vida, como la altura relativa de la planta, la segunda fase consistió en realizar esta clasificación con todos los atributos incluyendo la forma de vida, y así poder comparar el efecto de este atributo en la clasificación; la tercera fase consistió en realizar análisis de “cluster” individuales para cada atributo, luego las especies de cada “cluster” se dividieron en tres grupos (A, B y C) los cuales se formaban con una similaridad superior al 75 %, estos resultados conformaron una matriz cualitativa, empleada para realizar un “cluster” final, el cual se emplea para la clasificación de tipos funcionales propuesta para estas especies. La escogencia de la última fase, es debido a que en las dos primeras fases los individuos pertenecientes a una misma especie, estaban segregados; pero en la tercera fase, los individuos pertenecientes a la misma especie se encuentran agrupados, lo cual parece más coherente e indicado. Con

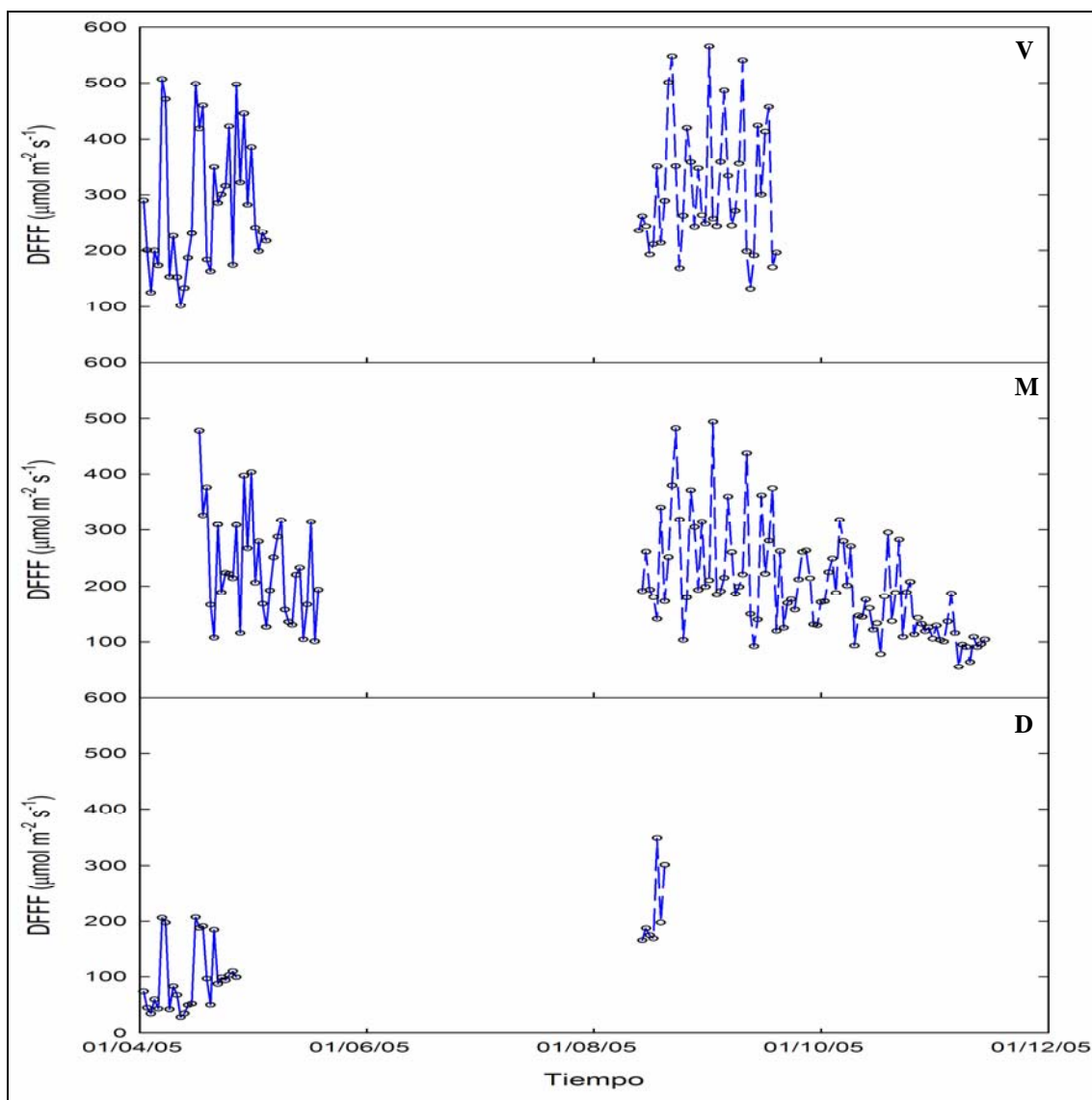
base en este análisis, se propone un esquema de tipos funcionales para las comunidades estudiadas y a partir de allí se estudia su relación con la diversidad y el funcionamiento de la vegetación.

### 3.- Resultados

#### 3.1.- Variables ambientales.

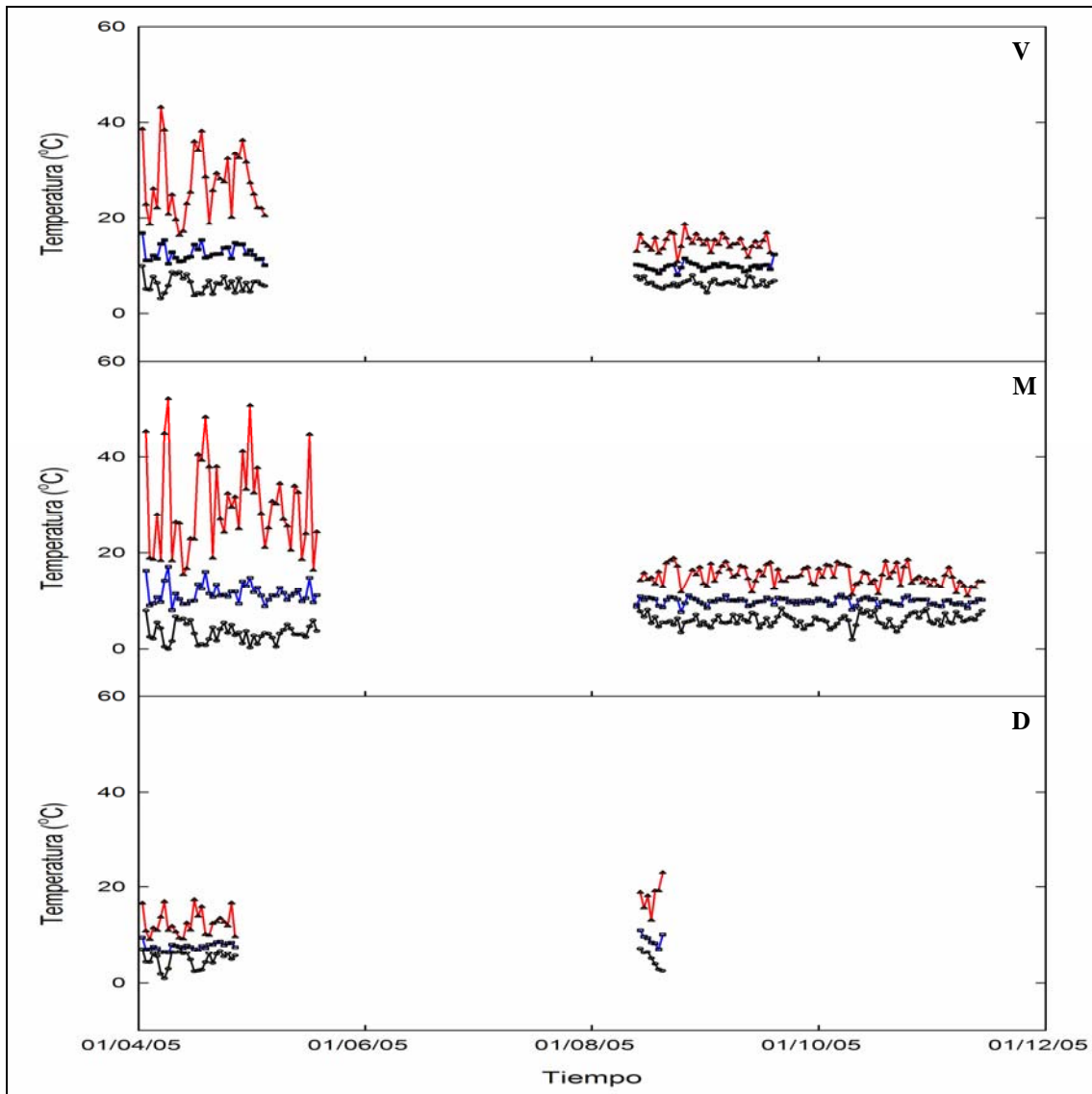
##### 3.1.1.- Caracterización del microclimática

En la Figura 4, se muestra el promedio de la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), medida a nivel del suelo, en las tres unidades geomorfológicas



**Figura 4:** Densidad de flujo fotónico fotosintético promedio (DFFF) a nivel del suelo, en la época seca (—) (abril-mayo), y para la época húmeda (- - -) (octubre- noviembre) de 2005, en las tres unidades geomorfológicas, Valle (V), Morrena (M) y Derrubio (D).

(valle, morrena y derrubio). La desigualdad en la longitud de los períodos de medición entre las diferentes unidades geomorfológicas, es producto del mal funcionamiento de las microestaciones empleadas. Se puede apreciar, que para el mes de octubre hay una disminución de la radiación en la morrena, correspondiendo este fenómeno a la época húmeda, este efecto no se puede observar en las otras unidades geomorfológicas, debido a la falta de los datos, sin embargo, para el derrubio se aprecia que la menor radiación es para la época seca, lo cual puede ser producto del traslado de la microestación para otro lugar, debido a inconvenientes sufridos en la época seca. En esta Figura, se puede observar que la radiación presenta un amplio rango de variación, el cual aparenta ser diferente en las tres unidades geomorfológicas, siendo mayor la variación en el valle que en la morrena y ésta mayor, que en el derrubio. También se puede observa que para la época húmeda la menor radiación se registra en el derrubio lo cual se debe a un aumento en la nubosidad sobre esta localidad.

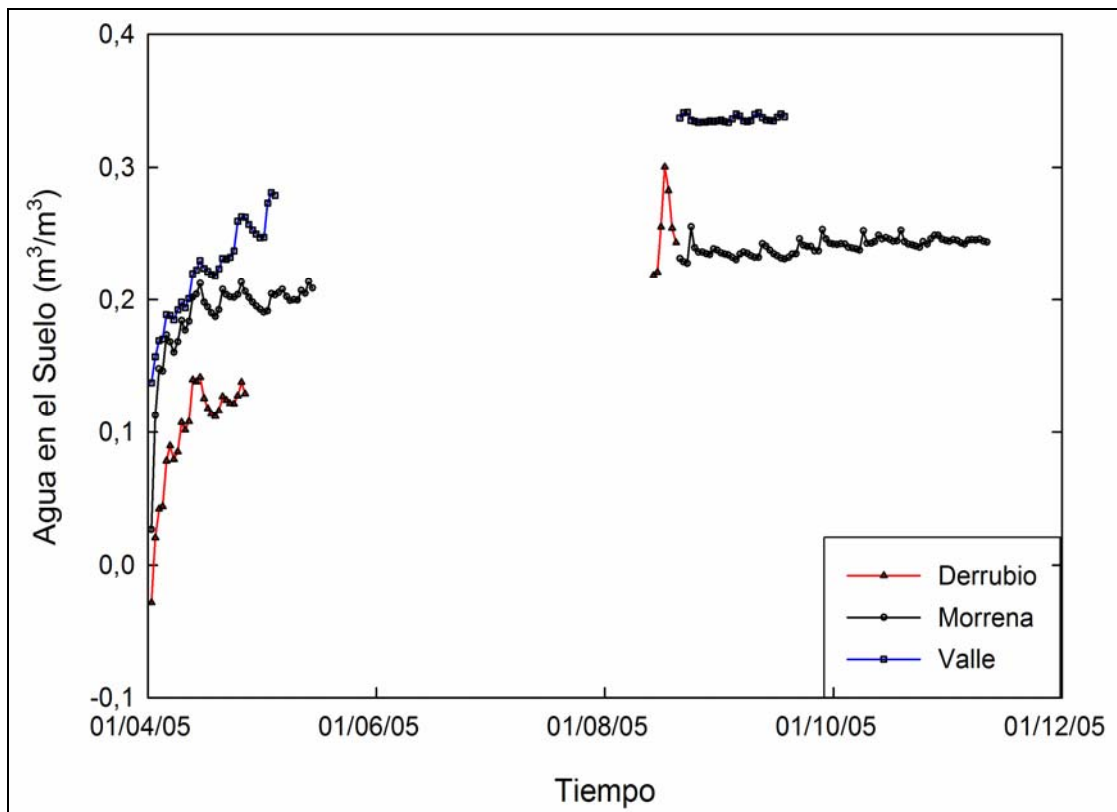


**Figura 5:** Temperaturas máximas (—●—), mínimas (—●—) y promedio (—●—) registradas a nivel del suelo en la época seca, (abril-mayo) y en la época húmeda (octubre-noviembre) de 2005 para las tres unidades geomorfológicas, Valle (V), Morrena (M) y Derrubio (D).

En la Figura 5, se muestran los valores de temperatura diaria a nivel del suelo, en las tres unidades geomorfológicas. Se puede observar que el rango de variación de la temperatura es mayor en la época seca (abril a mayo), que en la época húmeda (agosto a noviembre), y las temperaturas máximas diarias varían mucho más que las temperaturas mínimas y promedios diarias, particularmente en el valle y la morrena.

En la misma Figura se puede apreciar para la época seca, que en la morrena las temperaturas máximas son mayores y las mínimas son menores, que en las otras

unidades geomorfológicas; las temperaturas mínimas en el valle son mayores con respecto a las otras dos unidades geomorfológicas, pero las temperaturas máximas son mayores en el valle y la morrena que en el derrubio. Es en el derrubio donde se observa la menor variación de las temperaturas máximas, mínimas y promedio. En la época húmeda no se observan diferencias en relación a la temperatura, entre las tres unidades geomorfológicas.



**Figura 6:** Contenido promedio de agua en el suelo, (0-25 cm de profundidad) en la época seca (abril-mayo) y para la época húmeda (octubre-noviembre) de 2005, para las tres unidades geomorfológicas de estudio.

La Figura 6, muestra el contenido de agua en el suelo ( $m^3_{\text{agua}}/m^3_{\text{suelo}}$ ), las mediciones se iniciaron en el periodo de transición, entre la época seca y la época húmeda. En este período de transición la primera semana corresponde a la época seca, donde se registran los menores valores de cantidad del agua en el suelo. Posteriormente se puede observar el aumento de la cantidad de agua en el suelo

para las tres unidades geomorfológicas, producto del inicio de las precipitaciones para la época húmeda.

Para el primer período de medición se encontró que el derrubio presenta la menor cantidad de agua en el suelo, seguida por la morrena, y muy por encima se encuentra el valle, con la llegada de las lluvias, éstas diferencias se mantiene.

En el segundo período de medición, el cual corresponde a la época húmeda, se puede observar que al igual que en el periodo anterior, el valle presenta mayores volúmenes de agua en el suelo, pero la morrena y el derrubio se igualan en sus cantidades de agua y, a diferencia del periodo anterior, a pesar de ser una época en la cual se registraron cuantiosas precipitaciones, no se observa un aumento en la cantidad de agua en el suelo, manteniéndose constantes o con muy poca variación diaria. Esto parece indicar que el suelo del valle tiene una mayor capacidad de retención de agua que la morrena y el derrubio.

**Tabla 1:** Variables microclimáticas registradas en las tres unidades geomorfológicas en la época seca. En la cual se refleja los promedios ( $\bar{x}$ ) con sus desviaciones estándar para la Densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), temperatura a nivel del suelo (T) y contenido de agua en el suelo (CAS), valor máximo (máx) y mínimo (mín) promedio de temperatura, y máximos y mínimos absolutos (| |) para la temperatura y contenido de agua en el suelo.

		DFFF ( $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	T ( $^{\circ}\text{C}$ )	CAS ( $\text{m}^3/\text{m}^3$ )
$\bar{x}$	Valle	280,55 ± 122,79	11,47 ± 2,07	0,22 ± 0,04
	Morrena	229,09 ± 97,48	12,61 ± 1,59	0,19 ± 0,03
	Derrubio	97,28 ± 59,78	7,69 ± 0,75	0,10 ± 0,04
máx.	Valle	-----	29,83 ± 9,74 ( 52,20 )	0,28
	Morrena	-----	27,25 ± 7,09 ( 43,13 )	0,21
	Derrubio	-----	12,46 ± 2,51 ( 17,34 )	0,14
mín.	Valle	-----	3,25 ± 1,89 ( -0,06 )	0,14
	Morrena	-----	6,19 ± 1,62 ( 3,04 )	0,03
	Derrubio	-----	4,93 ± 1,73 (0,96 )	-0,03

La Tabla 1 muestra los valores promedios para la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), con sus desviaciones estándar para las tres unidades geomorfológicas en la época seca, en la cual se puede apreciar (como se indicó en la Figura 3) que ésta es menor en el derrubio, también se muestra que la temperatura a nivel del suelo (T) es menor en esta unidad geomorfológica, al igual que el contenido de agua en el suelo (CAS). Por el contrario, los mayores valores



registrados son en el valle, en relación a la DFFF y el CAS, y con respecto a la T, se tiene que el valor promedio mayor se encuentra en la morrena.

En esta tabla se puede ver que en relación a la temperatura máxima, los valores más altos se registran en el valle y los menores en el derrubio. Con respecto al máximo absoluto en la CAS, se puede observar el mismo comportamiento. Los valores registrados para la T mínima, indican que las menores temperaturas son registradas en el valle y las mayores en la morrena, igual para sus valores absolutos, en cuanto al mínimo absoluto en la CAS, los valores mayores se encuentran en el valle y los menores en el derrubio.

**Tabla 2:** Análisis de Tukey, para los valores promedios ( $\bar{x}$ ), máximos (máx.) y mínimos (mín.), medidos para las tres unidades geomorfológicas en la época seca. Valores con diferente superíndice, son significativamente diferentes entre las unidades geomorfológicas.

		DFFF ( $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	T ( $^{\circ}\text{C}$ )	CAS ( $\text{m}^3/\text{m}^3$ )
$\bar{x}$	Valle	324 <sup>a</sup>	12,51 <sup>a</sup>	0,214 <sup>a</sup>
	Morrena	265 <sup>a</sup>	11,50 <sup>a</sup>	0,186 <sup>b</sup>
	Derrubio	118 <sup>b</sup>	7,62 <sup>b</sup>	0,106 <sup>c</sup>
máx.	Valle	-----	26,81 <sup>a</sup>	-----
	Morrena	-----	29,74 <sup>a</sup>	-----
	Derrubio	-----	12,29 <sup>b</sup>	-----
mín.	Valle	-----	6,07 <sup>a</sup>	-----
	Morrena	-----	3,51 <sup>b</sup>	-----
	Derrubio	-----	4,84 <sup>a</sup>	-----

El análisis estadístico mostrado en la Tabla 2, compara los valores obtenidos de las microestaciones en la época seca, mediante la prueba de Tukey para las tres unidades geomorfológicas. De acuerdo a este análisis, para el valor promedio de la DFFF en el derrubio, los valores obtenidos son significativamente diferentes a las otras dos unidades geomorfológicas, las cuales no presentan diferencias significativas entre si.

En relación a la temperatura promedio y máxima, se tiene el mismo resultado; teniendo que ésta es significativamente diferente en el derrubio en relación a las otras unidades geomorfológicas, sin presentarse diferencias de temperatura entre el valle y la morrena, efecto que no se observa para la temperatura mínima, ya que para este valor, la morrena posee valores menores que la separa significativamente de las otras dos unidades geomorfológicas, las cuales no presentan diferencias

significativas. En esta Tabla, también se indica que los valores medidos para la CAS, son significativamente diferentes para las tres unidades geomorfológicas, en la época seca.

Las diferencias existentes entre los valores de las tablas 1 y 2 se deben a que en la tabla 1 se muestran los valores promedios para todo el periodo de medición, el cual consta de varios meses. En la tabla 2, para poder realizar el análisis estadístico, se compararon los valores registrados en el mismo periodo de tiempo para las tres unidades geomorfológicas, los cuales no corresponden a la totalidad de las mediciones; esto también ocurre entre las tablas 3 y 4.

**Tabla 3:** Variables microclimáticas registradas en las tres unidades geomorfológicas en la época húmeda. En la cual se refleja los promedios ( $\bar{x}$ ) con sus desviaciones estándar para la Densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), temperatura a nivel del suelo (T) y contenido de agua en el suelo (CAS), valor máximo (máx.) y mínimo (mín.) promedio para la temperatura, y máximos y mínimos absolutos (| |), para la temperatura y contenido de agua en el suelo.

		DFFF ( $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	T ( $^{\circ}\text{C}$ )	CAS ( $\text{m}^3/\text{m}^3$ )
$\bar{x}$	Valle	311,72 ± 115,53	9,76 ± 0,71	0,34 ± 0,00
	Morrena	196,76 ± 92,62	9,83 ± 0,78	0,24 ± 0,01
	Derrubio	220,63 ± 73,28	9,22 ± 1,31	0,25 ± 0,03
máx.	Valle	-----	15,13 ± 1,96 ( 18,89 )	0,34
	Morrena	-----	14,67 ± 1,62 ( 18,63 )	0,26
	Derrubio	-----	18,20 ± 3,13 ( 23,14 )	0,30
mín.	Valle	-----	5,91 ± 1,26 ( 1,89 )	0,33
	Morrena	-----	6,43 ± 0,80 ( 4,43 )	0,23
	Derrubio	-----	4,94 ± 1,89 ( 2,50 )	0,22

La Tabla 3 muestra para las tres unidades geomorfológicas en la época húmeda, los valores promedios con sus desviaciones estándar para la densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF), en la cual se puede apreciar que ésta es menor en la morrena y mayor en el valle. La T promedio no varía mucho entre las tres unidades geomorfológicas y la CAS es mayor en el valle.

Esta Tabla también muestra, los valores máximos y mínimos promedios y absolutos para la T, al igual que los máximos y mínimo absolutos para CAS, de lo cual se puede apreciar, que en relación a la T máxima, los valores más altos se registran en el derrubio y los menores en la morrena, con respecto al máximo absoluto en la CAS se puede observar que los valores mayores corresponden al valle y los menores a la morrena. Los valores registrados para la T mínima promedio,

indican que las temperaturas menores son registradas en el derrubio y las mayores en la morrena, los valores absolutos indican que estos son menores en el valle y mayores en la morrena, en cuanto al mínimo absoluto en la CAS, los valores mayores se encuentran en el valle y los menores en el derrubio al igual que se igualan la DFFF promedio y las temperaturas promedio y mínimas.

**Tabla 4:** Análisis de Tukey, para los valores promedios ( $\bar{x}$ ), máximos (máx.) y mínimos (mín.), para las tres unidades geomorfológicas en la época húmeda. Valores marcados con diferente superíndice, son significativamente diferentes.

		DFFF ( $\mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	T ( $^{\circ}\text{C}$ )	CAS ( $\text{m}^3/\text{m}^3$ )
$\bar{x}$	Valle	252	9,33	0,337 <sup>a</sup>
	Morrena	211	9,90	0,239 <sup>b</sup>
	Derrubio	221	9,22	0,253 <sup>b</sup>
máx.	Valle	-----	14,31 <sup>a</sup>	-----
	Morrena	-----	14,50 <sup>a</sup>	-----
	Derrubio	-----	18,20 <sup>b</sup>	-----
mín.	Valle	-----	6,35	-----
	Morrena	-----	6,28	-----
	Derrubio	-----	4,94	-----

El análisis estadístico mostrado en la Tabla 4, compara los valores obtenidos de las micro estaciones en la época húmeda, mediante la prueba de Tukey, para las tres unidades geomorfológicas; de acuerdo a este análisis, sólo existen diferencias significativas para la CAS, y la temperatura máxima promedio; para la CAS el valle se diferencia de las otras dos unidades geomorfológicas; y para la T máxima, el derrubio se separa de las otras dos unidades geomorfológicas.

De acuerdo a lo reflejado en las Tablas 2 y 4, las mayores diferencias ocurren en la época seca y al producirse el cambio de estación, se igualan las condiciones con respecto a los valores promedio de las temperaturas y DFFF, como también para el valor promedio de la T mínima; en relación a las temperaturas máximas, se mantiene el mismo comportamiento en las dos épocas. El resultado con más importancia está relacionado con la cantidad de agua en el suelo, ya que con el paso a la época húmeda se igualan las condiciones entre la morrena y el derrubio.

### 3.1.2.- Caracterización fisicoquímica de los suelos.

El análisis estadístico de los factores edáficos (Tabla 5), indica que no existen diferencias significativas entre las tres unidades geomorfológicas para ninguna de las siguientes variables: “porcentaje de nitrógeno”, “porcentaje de carbono”, “capacidad de intercambio catiónico”, “cantidad de fósforo, calcio y sodio”, “acidez total”, “cantidad de aluminio e hidrógeno intercambiable” y “relación carbono/nitrógeno”.

**Tabla 5:** Análisis estadístico de los factores edáficos: porcentaje de nitrógeno (%N), conductividad eléctrica (CE), capacidad de intercambio catiónico (C.I.C), fósforo (P), calcio (Ca), magnesio (Mg), potasio (K), sodio (Na) aluminio (Al), hidrógeno (H), porcentaje de arena (% a), porcentaje de arcilla (% A), porcentaje de limos (% L), porcentaje de suelo desnudo para la época seca (% SD ES) y en la época húmeda (% SD EH) y relación carbono nitrógeno (C/N), obtenidos para las tres unidades geomorfológicas, los valores marcados con diferente letra, son significativamente diferentes, el asterisco (\*) indica, aquellos atributos que fueron analizados mediante una estadística no paramétrica, mediante la prueba de Kruskal-Wallis y luego con la prueba de Mann-Whitney; los atributos que no están marcados con el asterisco (\*), fueron analizados mediante la prueba de Tukey.

Unidad geomorfológica Análisis	Valle	Morrena	Derrubio
% N	0,79 ± 0,16	0,69 ± 0,07	0,83 ± 0,16
pH*	4,48 ± 0,15 <sup>a</sup>	4,66 ± 0,14 <sup>a</sup>	4,85 ± 0,35 <sup>b</sup>
CE (mmhos)*	0,05 ± 0,02 <sup>a</sup>	0,05 ± 0,01 <sup>a</sup>	0,10 ± 0,04 <sup>b</sup>
% CO	14,39 ± 3,05	11,81 ± 1,52	14,54 ± 4,44
Agua disponible (gr) (CC-PMP)	32,95 ± 11,40 <sup>a</sup>	16,88 ± 2,76 <sup>a</sup>	12,33 ± 6,53 <sup>b</sup>
C.I.C (meq/100gr)	16,07 ± 4,72	10,21 ± 3,44	18,17 ± 7,37
P (ppm)	35,20 ± 13,41	32,80 ± 14,64	30,40 ± 19,39
Ca (ppm)*	219,92 ± 57,55	205,26 ± 100,54	757,56 ± 980,26
Mg (ppm)*	11,26 ± 5,18 <sup>a</sup>	12,80 ± 8,67 <sup>a</sup>	47,14 ± 46,26 <sup>b</sup>
K (ppm)*	25,22 ± 4,81 <sup>a</sup>	32,22 ± 9,43 <sup>ac</sup>	58,32 ± 50,87 <sup>c</sup>
Na (ppm)*	1,18 ± 0,42	1,34 ± 0,86	3,00 ± 3,74
Acidez (meq/100 gr)	5,96 ± 1,29	6,12 ± 1,03	5,82 ± 4,86
Al (meq/100 gr)*	5,72 ± 1,12	6,02 ± 1,01	5,42 ± 5,02
H (meq/100 gr)*	0,24 ± 0,28	0,10 ± 0,14	0,40 ± 0,39
% a	45,60 ± 2,46 <sup>a</sup>	60,52 ± 3,96 <sup>b</sup>	70,00 ± 6,94 <sup>c</sup>
% A	24,40 ± 2,27 <sup>a</sup>	21,00 ± 1,94 <sup>b</sup>	18,20 ± 2,39 <sup>c</sup>
% L	30,00 ± 3,77 <sup>a</sup>	18,48 ± 2,92 <sup>b</sup>	11,80 ± 5,75 <sup>c</sup>
C/N	18,42 ± 2,21	17,36 ± 2,92	17,81 ± 4,67
% SD ES	4,40 <sup>a</sup>	8,80 <sup>ac</sup>	13,80 <sup>c</sup>
% SD EH	5,40 <sup>a</sup>	9,60 <sup>a</sup>	22,40 <sup>b</sup>
Tipo de Suelo	Franco (F)	Franco arcillo arenoso (F.A.a)	Franco arenoso (F.a)

Entre los factores analizados mediante estadística paramétrica (tabla 5), la cantidad de agua disponible presenta diferencias significativas entre el derrubio y las otras dos unidades geomorfológicas, las cuales no presentan diferencias entre si; los

factores porcentaje de arena, limo y arcilla, presentan diferencias significativas entre las unidades geomorfológicas, lo cual se manifiesta en el tipo de suelo indicado en la Tabla, teniendo que el valle es franco (F), en la morrena es franco arcillo arenoso (F.A.a), y en el derrubio es franco arenoso (F.a). En relación al porcentaje de suelo desnudo, en la época seca el valle y el derrubio se diferencian significativamente, pero la morrena no se diferencia de estas dos unidades geomorfológicas; y para la época húmeda, el valle y la morrena, se diferencian significativamente del derrubio.

Para los factores analizados mediante estadística no paramétrica, el pH, la conductividad eléctrica y el magnesio, el derrubio se diferencia significativamente de las otras dos unidades geomorfológicas, las cuales no presentan diferencias entre sí. El potasio en el valle y el derrubio, se diferencian significativamente, pero la morrena, no se diferencia de estas dos unidades geomorfológicas.

De acuerdo a lo obtenido en la Tabla 5, se puede decir, que el derrubio presenta un conjunto de características que lo diferencia significativamente del resto de las unidades geomorfológicas, pero el valle y la morrena, solo se diferencian de acuerdo a su tipo de suelo, pero no tiene diferencias significativas con respecto a los demás factores.

## 3.2.- Análisis de la vegetación

### 3.2.1.- Composición y diversidad.

La Tabla 6 muestra no sólo el aumento de la cobertura relativa de las especies con el paso de la estación seca a la húmeda, sino la ausencia de ciertas especies

**Tabla 6:** Cobertura relativa (%) para las tres unidades geomorfológicas, valle (V), morrena (M) y derrubio (D), en las dos épocas, donde se muestran las formas de vida de las especies. Las especies resaltadas son las empleadas en análisis ecofisiológicos.

Especies	Época Seca			Época Húmeda			Forma de Vida
	V	M	D	V	M	D	
<b>Aca cyl</b>		5,6	1,0		7,4	1,8	Hierba
Aci aci	3,4	15,8	4,0	3,6	12,8	3,0	Gramínea
Agr aff.				0,2			Gramínea
Agr jah			0,8		0,2		Gramínea
Agr sca	3,4						Gramínea
Agr tol			1,6				Gramínea
Agr tri	9,2	20,0	3,6		0,4	4,8	Gramínea
Agr tur				0,8			Gramínea
Arc nit			1,4				Arbusto
Are jah	1,4	0,6	0,8	0,2		0,2	Hierba
Azo jul			5,6			5,0	Hierba
Bac tri	0,2		1,0				Arbusto
Bar lan				0,4			Hierba
Bel lon	0,4						Hierba
<b>Bid tri</b>	6,0		1,6	15,8	0,8	4,2	Hierba
Bro car	1,6	0,6	1,8		0,6		Gramínea
Cal pit		3,4			4,4	1,6	Gramínea
<b>Car ami</b>	36,0	29,2	7,2	43,2	16,8	6,0	Hierba
Car bon				0,2	4,2		Hierba
Car hum	3,8	8,2	3,2			0,6	Hierba
Cas fis			0,2				Subfrútice
Cor nit			1,4				Gramínea
Ely cor					0,4	0,6	Gramínea
Equ bog		6,4		2,8			Hierba
<b>Esp sch</b>		23,6	9,2		30,8	8,6	Roseta
Gal hyp	0,4						Hierba
Gau aff.			1,0		2,8	1,0	Arbusto
Ger aff.				0,2	3,2	0,2	Hierba
<b>Ger cha</b>			2,0	0,6	0,8		Hierba
Ger jah						0,4	Hierba
Ger mer					0,2		Hierba
Ger mul		0,2					Hierba
Gna mer			0,2		0,2		Hierba
Hes obt			3,0		0,2	3,8	Arbusto

**Tabla 6 (Continuación):** Cobertura relativa (%) para las tres unidades geomorfológicas, valle (V), morrena (M) y derrubio (D), en las dos épocas, donde se muestran las formas de vidas de las especies; las especies resaltadas son las empleadas en análisis ecofisiológicos.

Especies	Época Seca			Época Húmeda			Forma de Vida
	V	M	D	V	M	D	
<b>Hyd mul</b>			1,6			3,0	Hierba
Hyp jah				1,6	0,6		Arbusto
<b>Hyp jun</b>	19,4	1,6	0,2	13,2			Arbusto
<b>Hyp lar</b>	0,2	16,8	13,0		15,4	9,2	Arbusto
Hyp set	0,2			2,4			Hierba
Iso kar				0,6			Hidrófito
Lac ful					1,0		Hierba
Lac hir		2,4	6,0	4,6	0,6	3,8	Hierba
Lac mor	3,8	0,6					Hierba
Lac ram				0,4			Hierba
Lac ver			1,6			6,0	Hierba
Lob ten		3,0					Hierba
Luc aff.				0,2			Hierba
Luc rad				1,4			Hierba
Luz rac			0,2				Hierba
Mon pac			3,0				Hierba
Muh lig	47,4	2,4		52,2			Gramínea
Muh vol						1,6	Gramínea
Nas lin		0,2	0,2				Gramínea
<b>Nas mex</b>	1,0			12,6	5,4	1,4	Gramínea
Not mar	1,2						Hierba
Oen cup					0,4	1,2	Hierba
Oen epi			0,4				Hierba
<b>Ori lim</b>	0,4		2,6	0,6	0,6	0,8	Roseta
<b>Ort ere</b>	1,0	17,4	6,2		39,0	4,0	Gramínea
Oxy gla			0,8			3,8	Subfrútice
Pas lin		0,4					Gramínea
Per ell			14,2			16,0	Arbusto
Per pro	0,2		7,0			0,4	Arbusto
<b>Pol ser</b>			20,8			13,6	Árbol
Pot het			0,2				Hierba
Rum ace				0,8	0,8		Hierba
Sen for			0,8		0,6		Hierba
<b>Sis tin</b>	4,2		1,0	15,8	1,2		Hierba
Sis mic					0,4	0,2	Hierba
Sta aff.			1,2				Hierba
Sta ven		0,2		0,4	3,8	0,8	Hierba
Tri ira	1,6			0,4	1,0		Gramínea
<b>Val par</b>			10,6			7,6	Arbusto

tales como *Agrostis scabra* Willd, *Galium hypocarpium* (L.) Endl. ex Griseb, *Lachemilla moritziana* Damm, *Paspalum lineispata* Mez, y otras; y de otras en la

época seca como *Agrostis turrialbe* Mez, *Carex bonplandii* Kunth, *Geranium jahnii* Standl, *Rumex acetosella* L, y otras. También se puede apreciar que la forma de vida predominante es la herbácea (75,8%), seguida de los arbustos (15,4%), rosetas (2,6%) y árboles (1,3%), el cual solo tiene un representante.

**Tabla 7:** Índices de diversidad, especies y forma de vida dominantes, para las dos épocas en las tres unidades geomorfológicas.

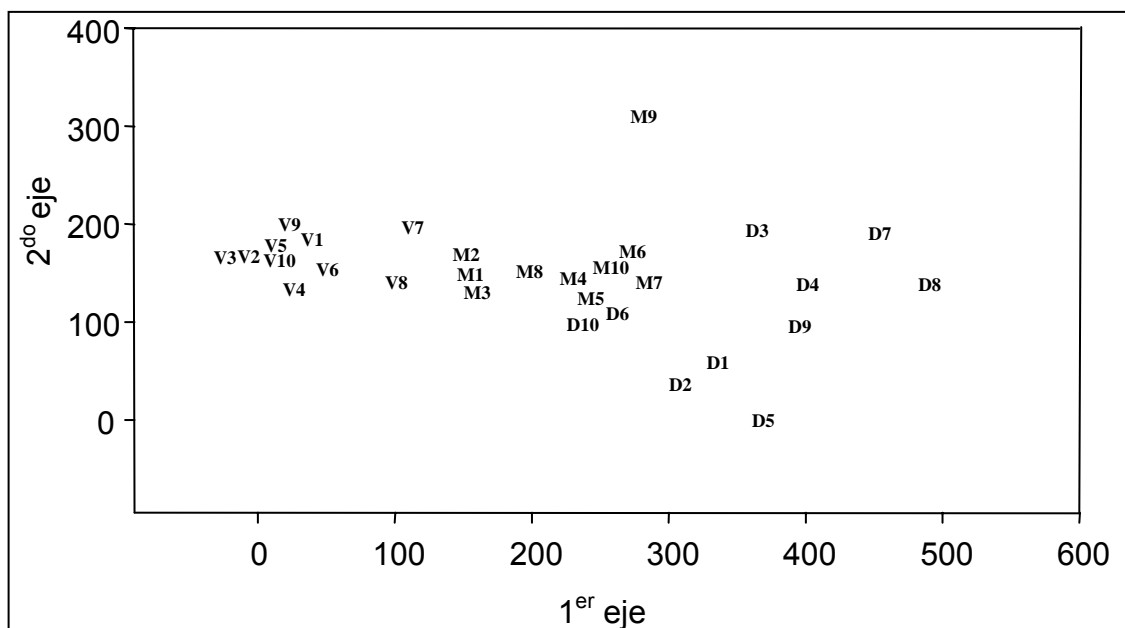
	<b>Unidad Geomorfológica</b>	<b>Simpson (<math>\lambda</math>)</b>	<b>Shanon-Wiener (<math>H'</math>)</b>	<b>1<sup>er</sup> Especie Dominante</b>	<b>2<sup>da</sup> Especie Dominante</b>	<b>Forma de vida dominante</b>
<b>Época Seca</b>	Valle	0,19	0,89	Muh lig	Car ami	Hierbas
	Morrena	0,11	1,07	Car ami	Esp sch	Hierbas
	Derrubio	0,06	1,33	Pol ser	Per ell	Árbol
<b>Época Húmeda</b>	Valle	0,18	0,92	Muh lig	Car ami	Hierbas
	Morrena	0,13	2,15	Ort ere	Esp sch	Hierbas
	Derrubio	0,07	2,54	Per ell	Pol ser	Arbusto

En la tabla 7 se puede observar que el derrubio es la unidad geomorfológica que presenta la mayor diversidad y la menor dominancia seguida por la morrena en las dos épocas, observándose que la diversidad aumenta con el paso de la época seca a la húmeda al igual que en la morrena, el valle presenta la menor diversidad y la mas alta dominancia y sus especies dominantes no varían con el cambio de estación caso contrario con el derrubio y la morrena en la cual la dominancia de sus especies varia con el cambio de estación.



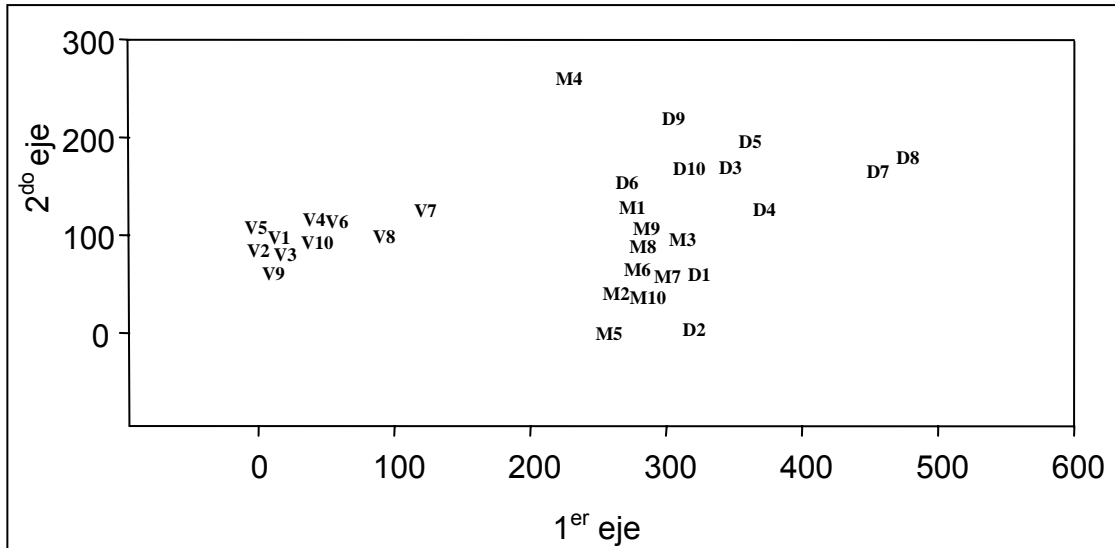
### 3.2.2.- Análisis multivariante de la vegetación

En el Análisis de Correspondencia Linealizado (Figura 7), se muestra el ordenamiento florístico de la vegetación para la época seca, en el cual se observa una clara separación de las parcelas en las tres unidades geomorfológicas, lo que sugiere, que el primer eje del plano de ordenamiento, está relacionado con un gradiente hídrico, ya que a la izquierda se encuentra el valle y a la derecha el derrubio, teniendo entre estas dos a la morrena.



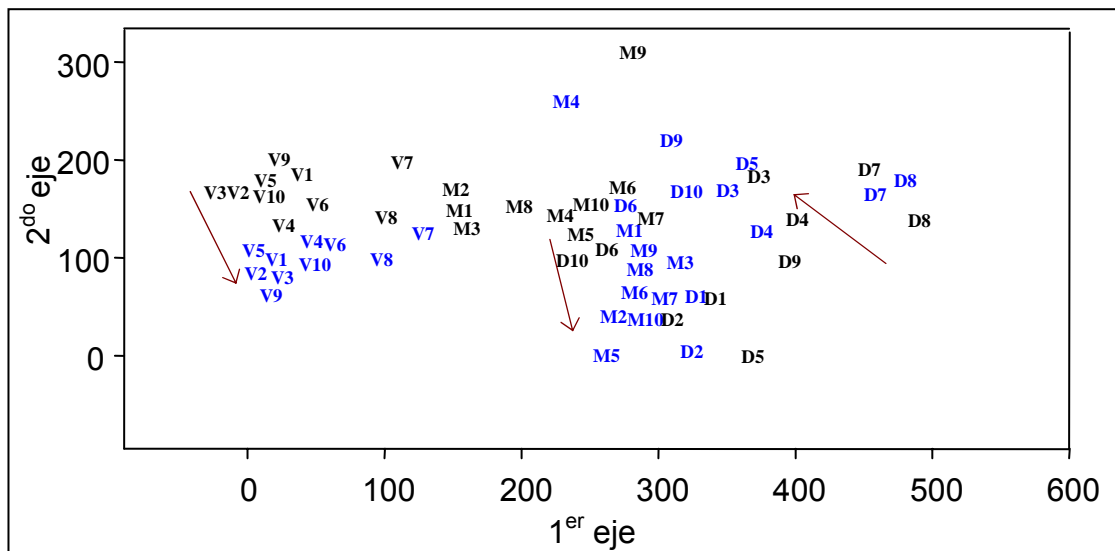
**Figura 7:** Análisis de correspondencia linealizado (ACL o DECORANA), basado en censos de vegetación de la época seca, en las tres unidades geomorfológicas de estudio: Valle (V), Morrena (M) y Derrubio Rocosos (D).

Este resultado está respaldado por los valores obtenidos en la Tabla 2, donde se indica que existen diferencias significativas, entre las tres unidades geomorfológicas en relación a la cantidad de agua en el suelo. En cambio el segundo eje no parece estar relacionado con ninguno de los factores ambientales analizados.



**Figura 8:** ACL de censos de vegetación realizados en la época húmeda en las tres unidades geomorfológicas de estudio Valle (V), Morrena (M) y Derrubio Rocosó (D).

El ACL mostrado en la Figura 8, correspondiente a la época húmeda, muestra que el valle se separa de las otras unidades geomorfológicas de acuerdo al primer eje indicando, al igual que la Figura 5, que este eje corresponde a un gradiente hídrico, esto es corroborado en la Tabla 4, la cual indica que el valle se separa significativamente de la morrena y del derrubio, mientras que éstos no se diferencian entre sí. Para el segundo eje del hipoespacio no se aprecia una relación clara con ninguno de los factores medidos.

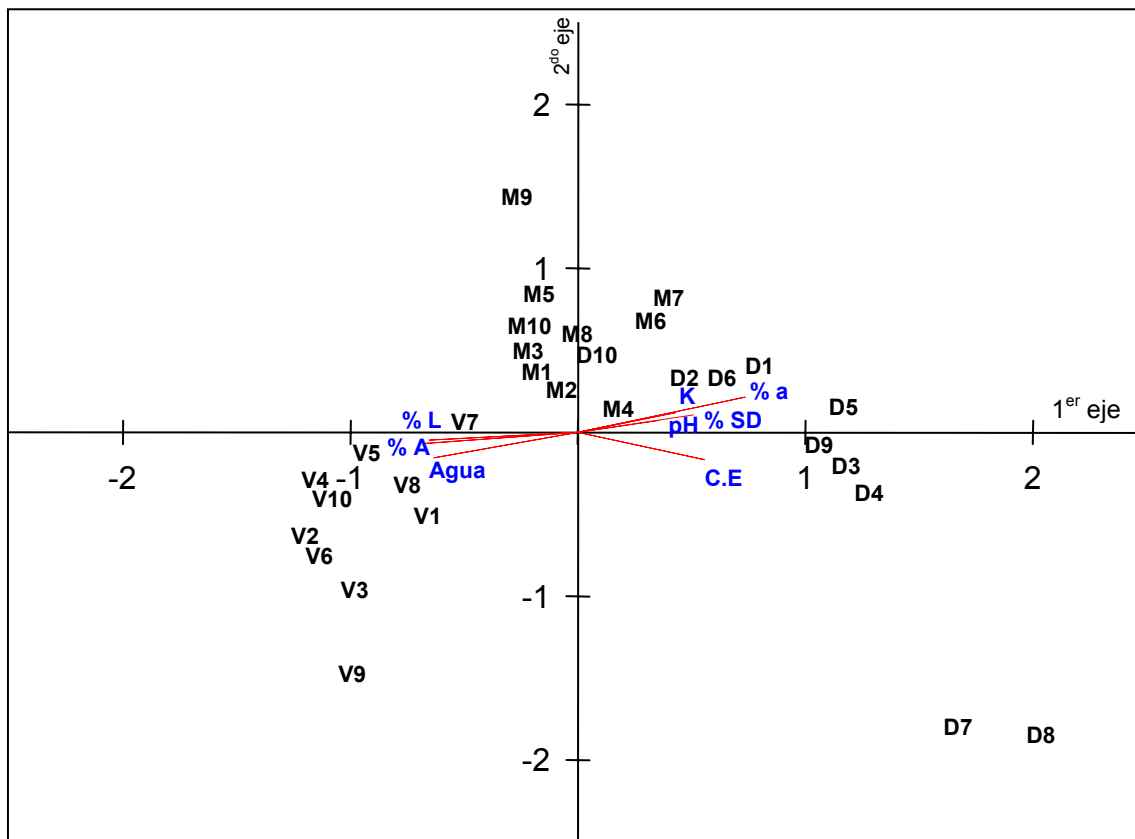


**Figura 9:** ACL basado en censos realizados en ambas épocas (época húmeda en azul y época seca en negro), en las tres unidades geomorfológicas de estudio Valle (V), Morrena (M) y Derrubio Rocosó (D); las flechas indican la tendencia en el desplazamiento de la época seca a la húmeda.

La Figura 9 muestra el ACL uniendo los datos de las dos épocas, en el cual se aprecia el desplazamiento que ocurre con el paso de una época a la otra. Esto indica que existe un cambio en el ordenamiento florístico de la vegetación el cual se evidencia con el desplazamiento de las parcelas. Este desplazamiento ocurre de igual manera en el valle y la morrena. El derrubio presenta un mayor desplazamiento, el cual está indicado con las flechas, las cuales muestran el cambio de la época seca a la húmeda; al igual que en las Figuras 7 y 8, el primer eje del plano del ordenamiento está relacionado con un gradiente hídrico.

Haciendo un estudio más detallado de las especies que se encuentran en las diferentes parcelas, se puede asumir que el segundo eje de los dos ordenamientos, está relacionado con la aparición de especies poco frecuentes, ya que la parcela indicada con el nombre M9, para la época seca, está conformada por *Bromus carinatus* Hook. & Arn y *Equisetum bogotense* Kunth; como también, existen especies que se encuentran en mayor número en los extremos de este eje del ordenamiento, como lo son *Hydrocotyle multifida* A. Rich, *Lachemilla hirta* (L.M. Perry) Rothm., *Lachemilla verticillata* (Fielding & Gardner) Rothm, *Lobelia tenera* Kunth, *Monticalia pachypus* (Greenm.) C. Jeffrey, *Polylepis sericea* Wedd, *Senecio formosus* Kunth y *Valeriana parviflora* Hoeck. Estas tres últimas especies presentan un aumento en su número de individuos a medida que se descende en el segundo eje.

En la época húmeda también se puede observar el mismo efecto, donde la parcela M4 está compuesta por especies que solo se encuentran en ella, como *Bromus carinatus* y *Geranium meridense* Pittier, como también se aprecian especies que se encuentran en mayor número en los extremos de este eje del ordenamiento como lo son: *Acaena cylindrostachya* Ruiz & Pav, *Aciachne acicularis* Laegaard, *Elymus cordilleranus* Davidse & R.W. Pohl, *Hypericum laricifolium* Juss, *Nassella mexicana* (Hitchc.) R.W. Pohl, *Ortachne erectifolia* (Swallen) Clayton, *Polylepis sericea*, *Senecio formosus* y *Valeriana parviflora*, siendo éstas las responsables de la dispersión observada en el segundo eje del ordenamiento.

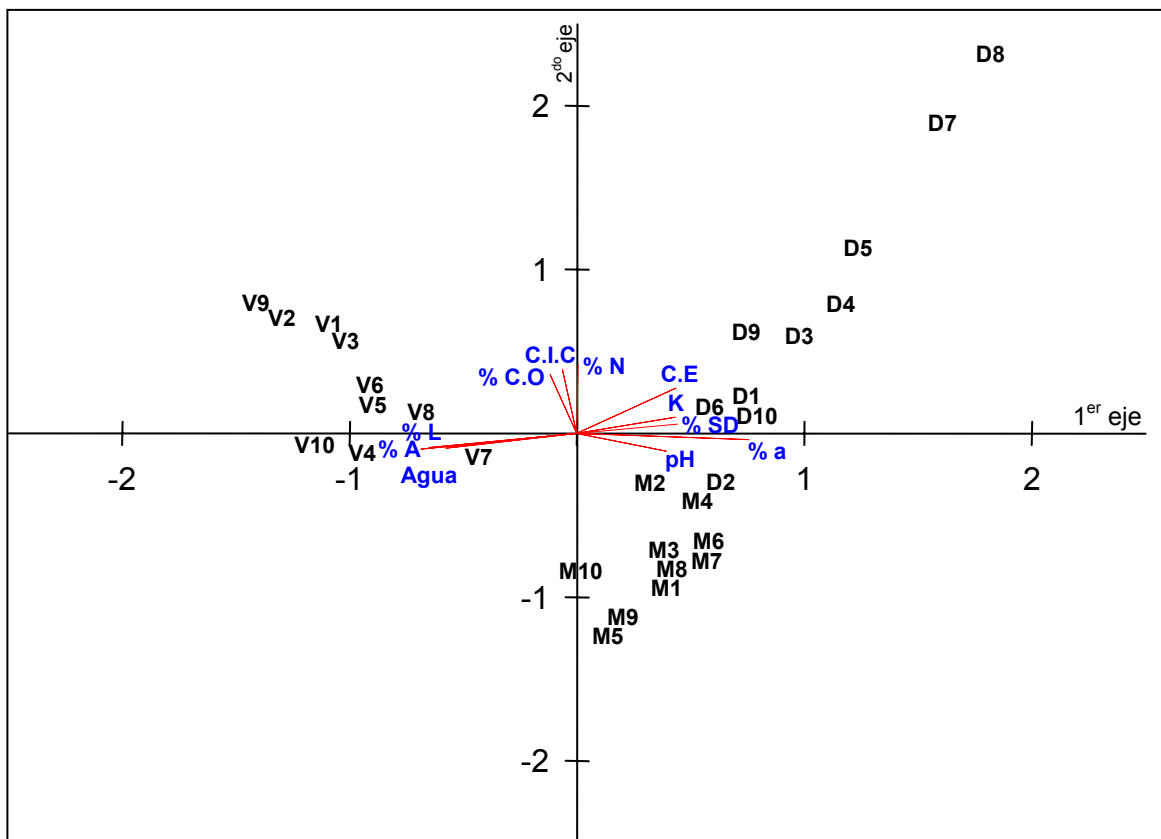


**Figura 10:** Análisis de correspondencias canónicas (ACC), (ejes 1 y 2 con el 28% de la variación del ordenamiento) en la época seca. En éste se muestra la distribución de las tres unidades geomorfológicas, valle (V), morrena (M) y derrubio (D). Factores edáficos que tienen un grado de correlación  $>$  a 0,35 se encuentran resaltados en color azul: porcentaje de limo (%L), porcentaje de arcilla (%A), porcentaje de arena (%a), gramos de agua disponible (Agua), potasio (K), porcentaje de suelo desnudo (%SD), conductividad eléctrica (CE) y el pH (pH).

El análisis canónico de correspondencia (Figura 10) jerarquiza la importancia de las variables ambientales y muestra las correspondencias entre los ejes florístico con los factores ambientales medidos. En esta Figura se observa que existe una separación entre las tres unidades geomorfológicas estudiadas, similar al ACL y las correlaciones indican que hay dos grupos de variables altamente correlacionadas con el primer eje; teniendo como las más importantes el porcentaje de arena y la cantidad de agua disponible. Un grupo de vectores se correlaciona más e incluye los factores relacionados con la disponibilidad de agua, representados por: porcentaje de limos, porcentaje de arcillas y agua disponible. Oponiéndose a los anteriores factores se encuentran los relacionados con la fertilidad del suelo, teniendo entre estos:

conductividad eléctrica, potasio y pH; en este sentido también se disponen otros factores, como lo son: el porcentaje de suelo desnudo y el porcentaje de arena, los cuales se contraponen a los relacionados con la cantidad de agua.

El primer eje se puede identificar como un gradiente relacionado con la disponibilidad de agua, asociado a la fertilidad del mismo; y el segundo eje, puede estar relacionado principalmente a algunos aspectos de la fertilidad, ya que los vectores relacionados con este factor se encontraban correlacionados positivamente con los dos ejes del ordenamiento.



**Figura 11:** ACC (ejes 1 y 2 con el 31% de la variación del ordenamiento) en la época húmeda. Se muestran la distribución de las tres unidades geomorfológicas, valle (V), morrena (M) y derrubio (D) y los factores edáficos que tienen un grado de correlación mayor a 0,35, se encuentran resaltados en color azul: porcentaje de limo (%L), porcentaje de arcilla (%A), porcentaje de arena (%a), gramos de agua disponible (Agua), potasio (K), porcentaje de suelo desnudo (%SD), conductividad eléctrica (CE), el pH (pH), porcentaje de carbono orgánico (%CO), capacidad de intercambio catiónico (CIC) y el porcentaje de nitrógeno (%N).

La Figura 11 muestra el análisis canónico de correspondencia, realizado con los censos de vegetación y los factores edáficos en la época húmeda. En esta Figura se aprecia la distribución de los censos, teniendo como resultado al igual que en la Figura 10, que el valle se dispone a la derecha del ordenamiento, el derrubio a la izquierda y la morrena en el centro, con algunas variaciones. Lo interesante en este ordenamiento es que a diferencia de la Figura anterior, en ésta se pueden observar tres manojos de vectores, uno dispuesto a la derecha del ordenamiento, relacionados con la disponibilidad de agua, entre los que están: porcentaje de limos, porcentaje de arcillas y agua disponible. En oposición a los vectores anteriores, se encuentran: la conductividad eléctrica, potasio y pH; en este sentido también se disponen otros factores como lo son: el porcentaje de suelo desnudo y el porcentaje de arena, los cuales se contraponen a los relacionados con la cantidad de agua.

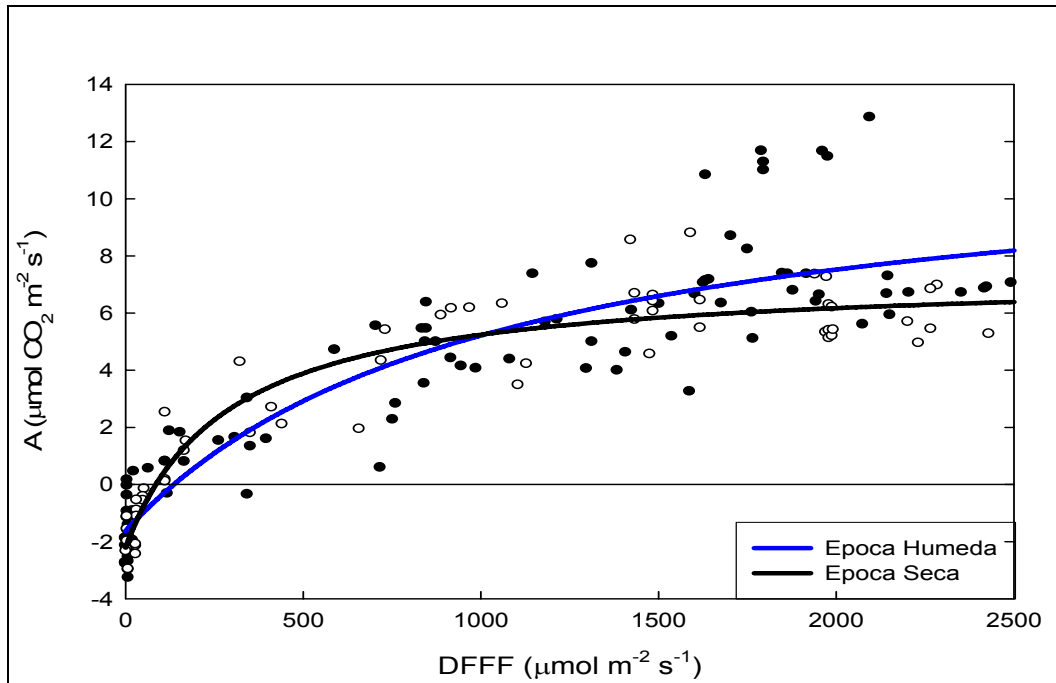
Dispuesto perpendicularmente a los dos grupos de vectores anteriores y correlacionados directamente con el segundo eje del ordenamiento se encuentran un conjunto de vectores, los cuales están relacionados directamente con la fertilidad del suelo. Así tenemos en estos vectores: el porcentaje de carbono orgánico, el porcentaje de nitrógeno y la capacidad de intercambio catiónico.

Esto permite afirmar, que el primer eje del ordenamiento es un gradiente hídrico, en conjunto con un gradiente de nutrientes; y el segundo eje del hipoespacio está relacionado exclusivamente con los nutrientes.

Debido a que los análisis anteriores (Figura 10 y 11) presentaron un efecto de herradura, se realizó un análisis canónico de correspondencia linealizado (ACCL) pero este no dio ningún resultado satisfactorio ya que este eliminaba la correlación existente entre los factores edáficos y los ejes florísticos.

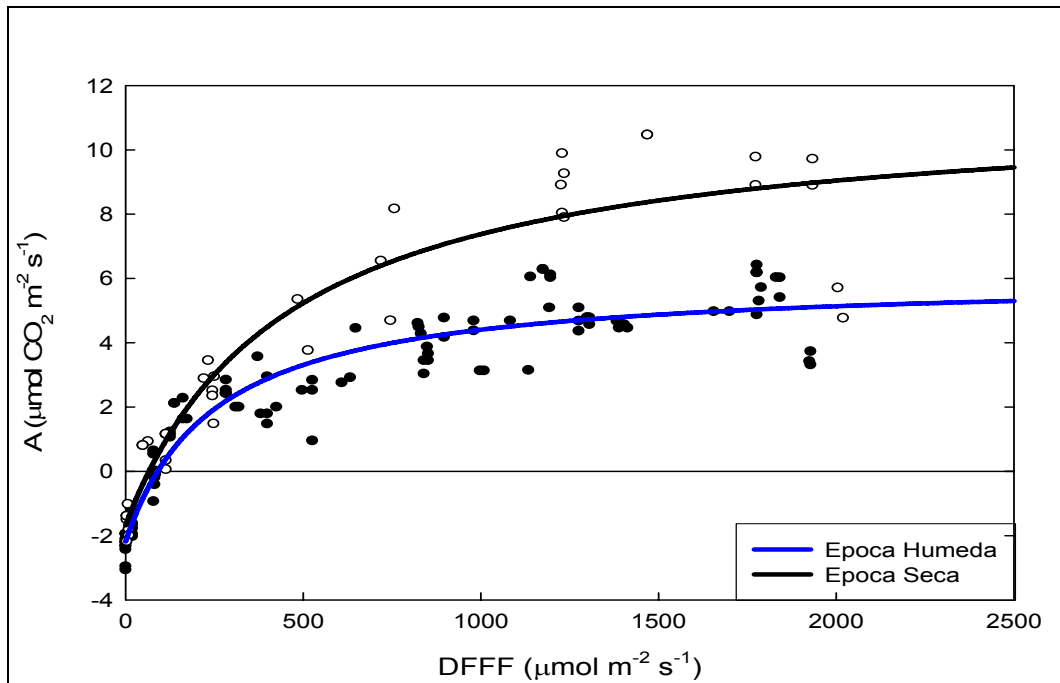
### 3.3.- Variables ecofisiológicas de las plantas.

#### 3.3.1.- Curva de saturación de luz de especies medidas solo en el Valle



**Figura 12:** Curva de saturación de luz, de la especie *Sisyrrinchium tinctorium*, en el fondo de valle, en época seca [ $y = 7,37(-85,37 + x)/(-85,37 + 370,95 + x)$ ;  $r^2=0,95$ ;  $p<0,0001$ ] y en época húmeda [ $y = 12,18 (-135,90 + x)/(-135,90 + 1155,20 + x)$ ;  $r^2=0,91$ ;  $p<0,0001$ ].

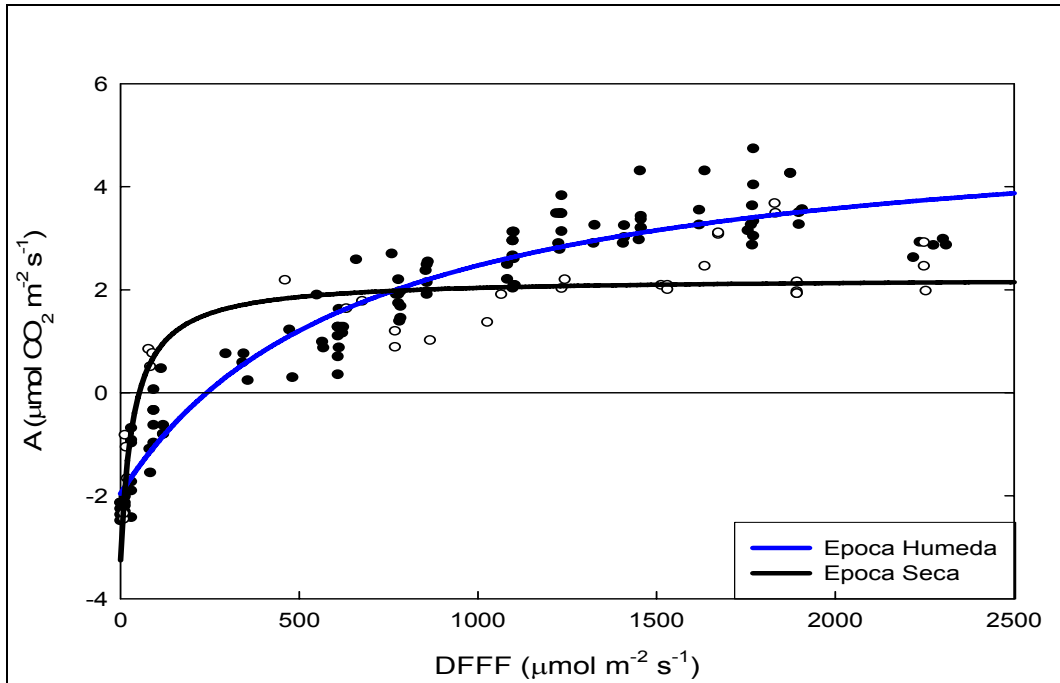
La Figura 12 muestra las curvas de saturación de luz para la especie *Sisyrrinchium tinctorium* Kunth, para la época seca y húmeda lo que indica que esta especie no se vería afectada por el cambio de estación en el fondo de valle, esto puede estar ocasionado por que el valle mantiene agua en el suelo en la época seca.



**Figura 13:** Curva de saturación de luz, de la especie *Oritrophium limnophilum*, en el fondo de valle, en la época seca [ $y = 11,46(-65,83 + x)/(-65,83 + 516,20 + x)$ ;  $r^2=0,95$ ;  $p<0,0001$ ] y en la época húmeda [ $y = 6,05 (-89,82 + x)/(-89,82 + 339,19 + x)$ ;  $r^2=0,96$ ;  $p<0,0001$ ].

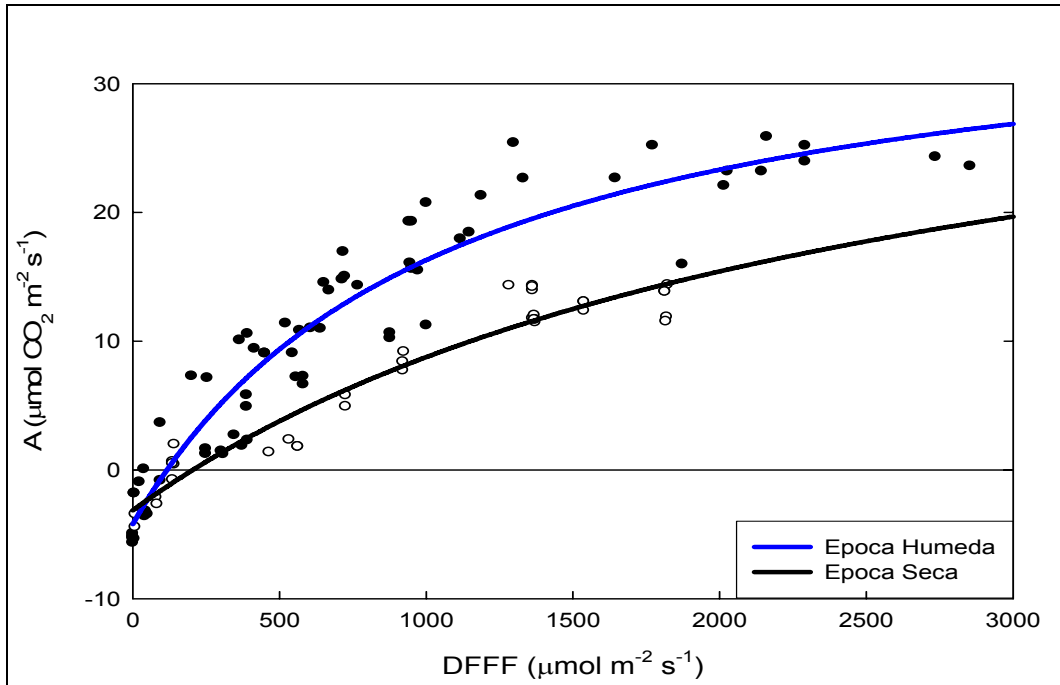
Para *Oritrophium limnophilum* (Sch. Bip.) Cuatrec (Figura 13) se puede ver que las mayores asimilaciones, son obtenidas para la época seca, lo cual implica un comportamiento fuera de lo esperado, ya que para la mayoría de las especies estudiadas la época donde se observan las mayores asimilaciones es la húmeda.





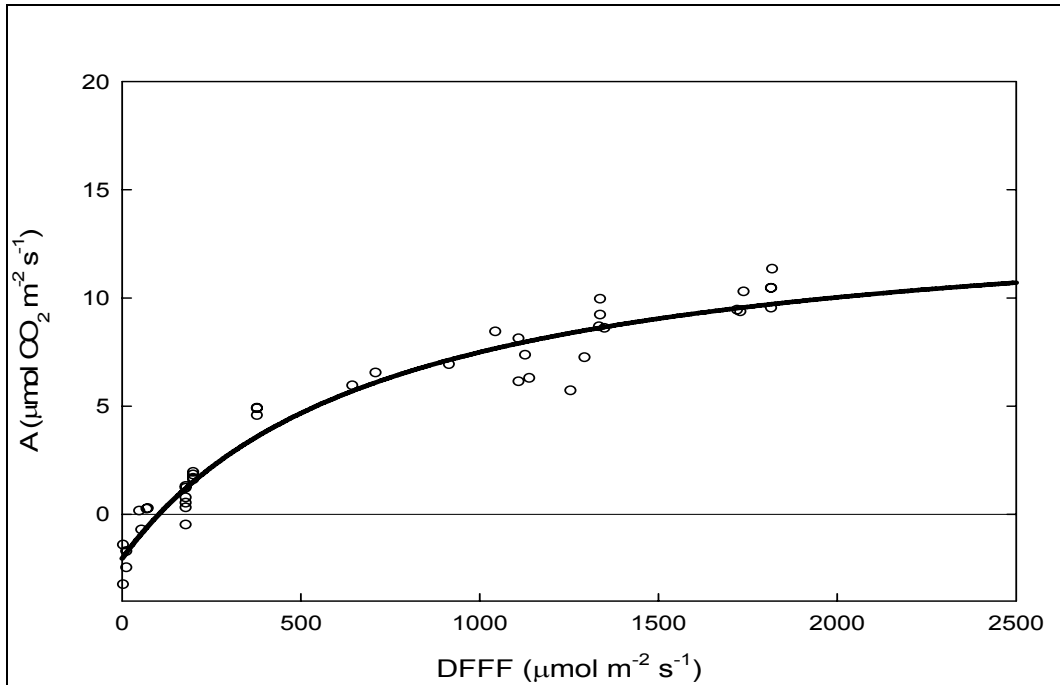
**Figura 14:** Curva de saturación de luz, de la especie *Hypericum juniperinum*, en el fondo de valle, en época seca [ $y = 3,62(-154,80 + x)/(-154,80 + 331,16 + x)$ ;  $r^2=0,87$ ;  $p<0,0001$ ] y en la época húmeda [ $y = 5,43 (-241,11 + x)/(-241,11 + 909,17 + x)$ ;  $r^2=0,96$ ;  $p<0,0001$ ].

La curva correspondiente a *Hypericum juniperinum* Kunth (Figura 14), refleja el comportamiento esperado para la mayoría de las especies, donde la época favorable es la húmeda, en la cual las tasas asimilación son mayores que para la época seca, teniendo como resultado, que esta especie se ve afectada con el paso de una época a otra, alterando sus tasas de asimilación en respuesta a la luz.

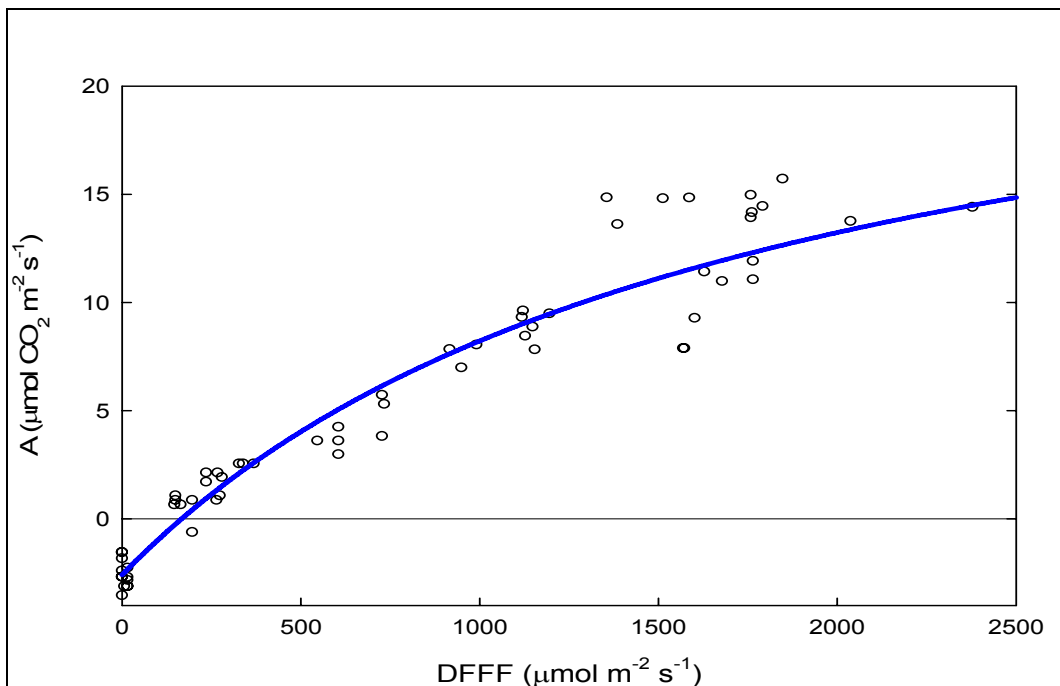


**Figura 15:** Curva de saturación de luz, de especie *Bidens triplinervia*, en el fondo de valle, en la época seca [ $y = 38,99(-203,97 + x)/(-203,97 + 2744,29 + x)$ ;  $r^2=0,97$ ;  $p<0,0001$ ] y en la época húmeda [ $y = 37,68 (-116,27 + x)/(-116,27 + 1159,10 + x)$ ;  $r^2=0,95$ ;  $p<0,0001$ ].

*Bidens triplinervia* Kunth (Figura 15) es la especie que presenta las mayores tasas fotosintéticas y las mayores conductancias estomáticas, pero al igual que la mayoría de las especies, presenta una disminución en su tasa fotosintética en la época seca producto de una disminución en la cantidad de agua en el suelo.



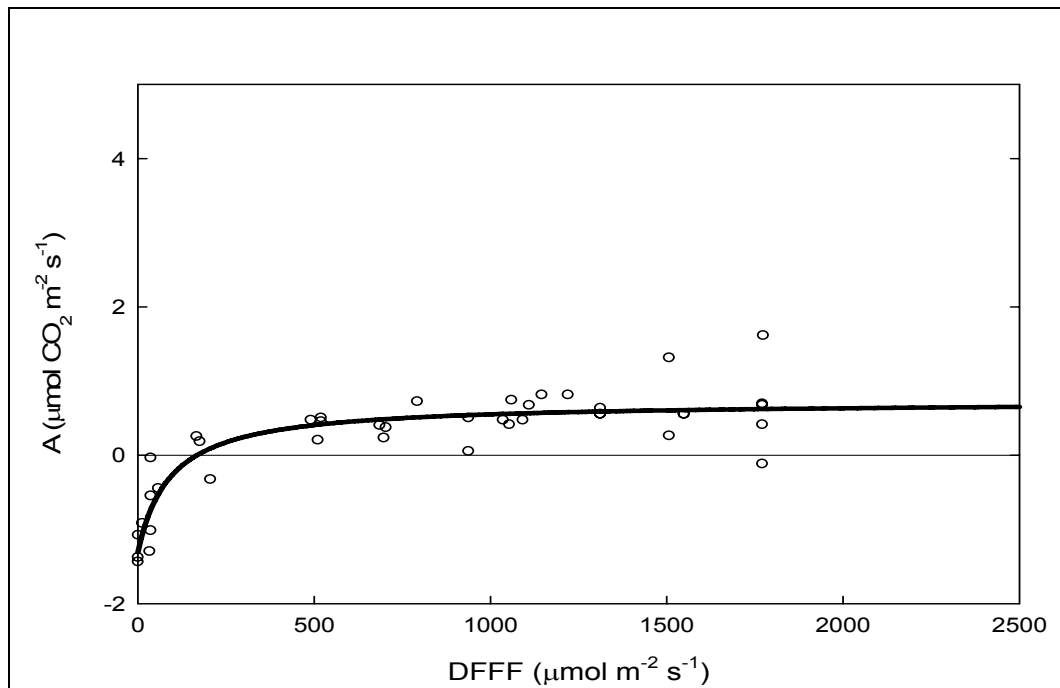
**Figura 16:** Curva de saturación de luz, de especie *Nassella mexicana*, en el fondo de valle, en la época seca [ $y = 14,39(-102,57 + x)/(-102,57 + 826,01 + x)$ ;  $r^2=0,98$ ;  $p<0,0001$ ].



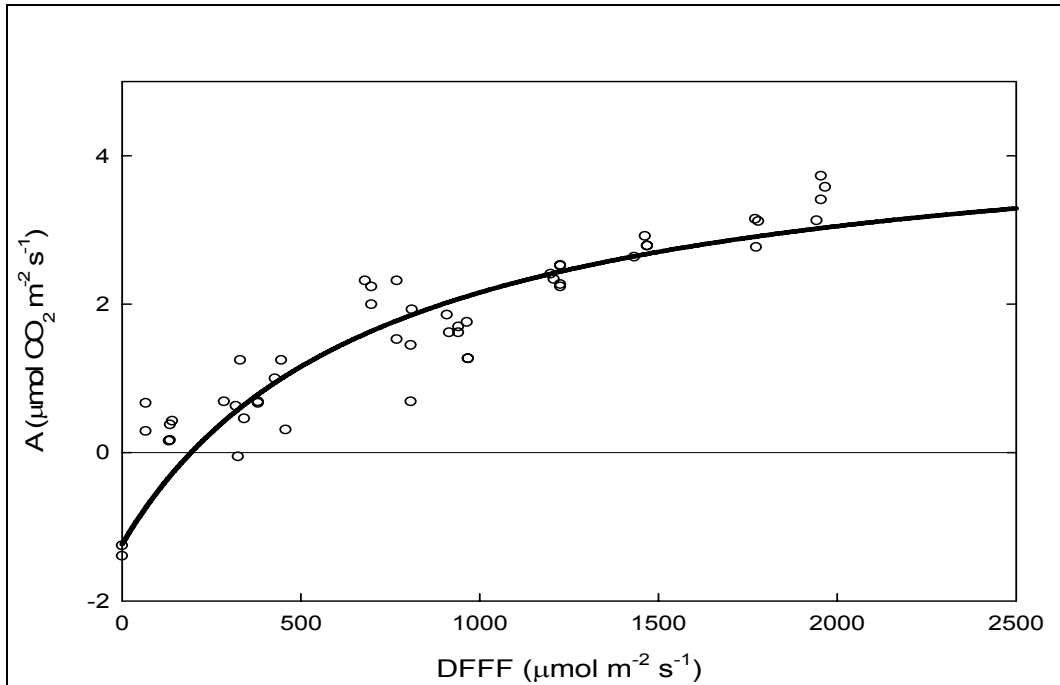
**Figura 17:** Curva de saturación de luz, de la especie *Muhlenbergia ligularis*, en el fondo de valle, en la época húmeda [ $y = 26,89(-166,33 + x)/(-166,33 + 1892,97 + x)$ ;  $r^2=0,97$ ;  $p<0,0001$ ].

Las Figuras 16 y 17, muestran las curvas de saturación de luz para dos especies de gramíneas, tanto para la época seca como para la época húmeda respectivamente, teniendo que para *Nassella mexicana* (Figura 13), las tasas de asimilación máximas son de  $10 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , con un punto de compensación de 102,57; y para la especie *Muhlenbergia ligularis* (Hack.) Hitchc. se tiene que el valor observado de asimilación es de  $15 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y su punto de compensación es de 166,33 viéndose el efecto del cambio de estación.

### 3.3.2.- Curva de saturación de luz de especies medidas en Morrena



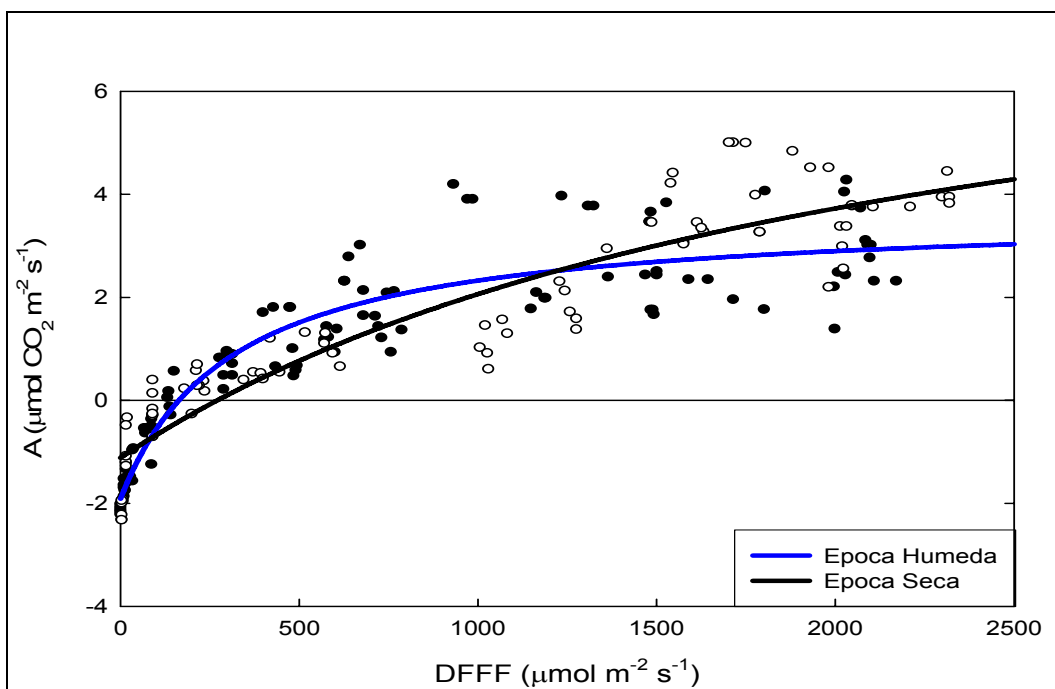
**Figura 18:** Curva de saturación de luz, de la especie *Ortachne erectifolia*, en la morrena, en la época seca [ $y = 0,72 (-167,25 + x)/(-167,25 + 259,79 + x)$ ;  $r^2=0,89$ ;  $p<0,0001$ ].



**Figura 19:** Curva de saturación de luz, de la especie *Geranium chamaense*, en la morrena, en la época seca [ $y = 4,59 (-193,05 + x)/(-193,05 + 909,56 + x)$ ;  $r^2=0,93$ ;  $p<0,0001$ ].

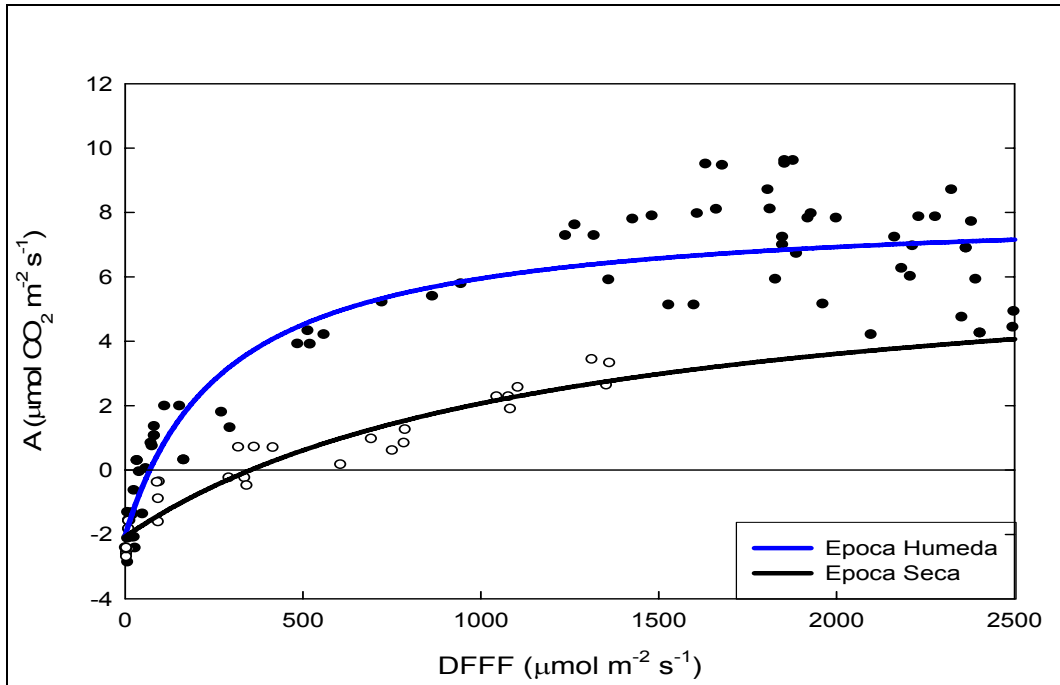
Las Figuras 18 y 19, muestran las curvas de saturación de luz, para las especies *Ortachne erectifolia* y *Geranium chamaense* Pitt respectivamente, en la época seca, donde se aprecia que éstas presentan bajas tasas fotosintéticas, en comparación a las especies medidas en el valle; esto puede estar ocasionado por una disminución en las disponibilidad de agua en la morrena.

### 3.3.3.- Curva de saturación de luz de especies medidas en el Derrubio



**Figura 20:** Curva de saturación de luz, de la especie *Valeriana parviflora*, en el derrubio, en la época seca [ $y = 9,04(-270,64 + x)/(-270,64 + 2467,55 + x)$ ;  $r^2=0,93$ ;  $p<0,0001$ ] y en la época húmeda [ $y = 3,65 (-163,38 + x)/(-163,38 + 475,56 + x)$ ;  $r^2=0,93$ ;  $p<0,0001$ ].

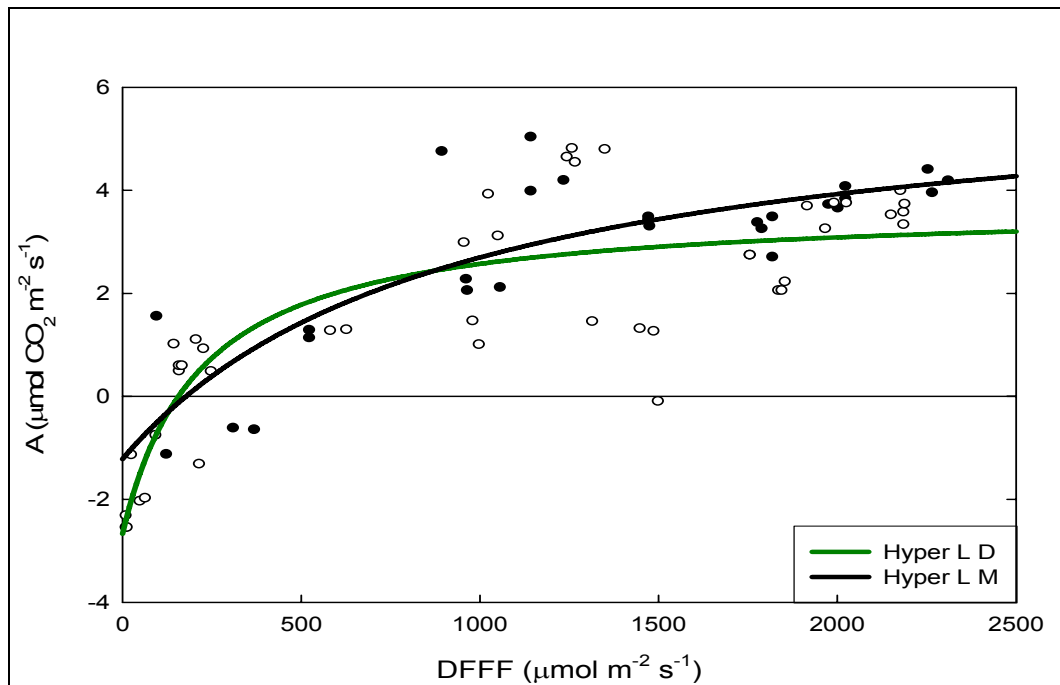
La especie *Valeriana parviflora* (Figura 20), no se ve afectada por el cambio de la época seca a la húmeda, ya que no presenta grandes cambios en su curva de saturación de luz.



**Figura 21:** Curva de saturación de luz, de la especie *Polylepis sericea*, en el derrubio, en la época seca [ $y = 6,98(-270,64 + x)/(-270,64 + 1536,23 + x)$ ;  $r^2=0,93$ ;  $p<0,0001$ ] y en la época húmeda [ $y = 3,65(-352,32 + x)/(-352,32 + 475,56 + x)$ ;  $r^2=0,96$ ;  $p<0,0001$ ].

De acuerdo a la Figura 21, la especie *Polylepis sericea*, se ve claramente afectada con el paso de la época seca a la húmeda, en la cual su asimilación máxima, mostrada en la Figura, pasa de 4 a 6  $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , otro factor que se ve afectado es su punto de compensación, el cual cambia de 352,32 para la época seca a 270,64 para la época húmeda, al igual que altera sus eficiencias cuántica, más no su tasa de respiración.

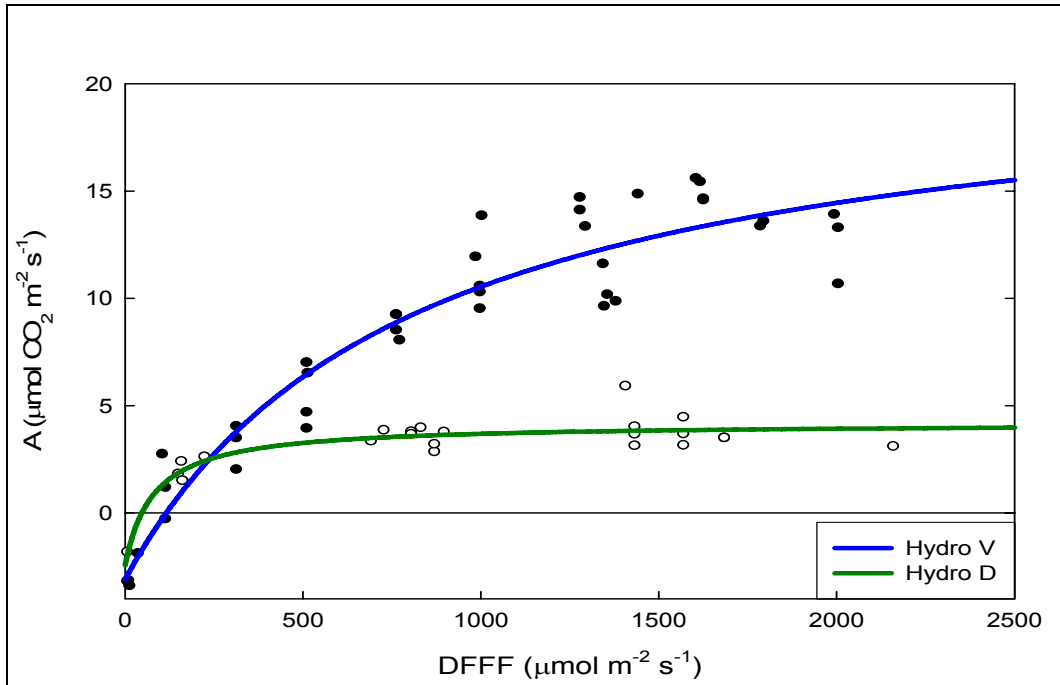
### 3.3.4.- Curva de saturación de luz de especies medidas en dos unidades geomorfológicas



**Figura 22:** Curva de saturación de luz, de la especie *Hypericum laricifolium*, en la época seca, en la morrena [ $y = 5,57(-320,89 + x)/(-320,89 + 692,20 + x)$ ;  $r^2=0,95$ ;  $p<0,0001$ ] y en el derrubio [ $y = 3,62(-154,80 + x)/(-154,80 + 331,16 + x)$ ;  $r^2=0,87$ ;  $p<0,0001$ ].

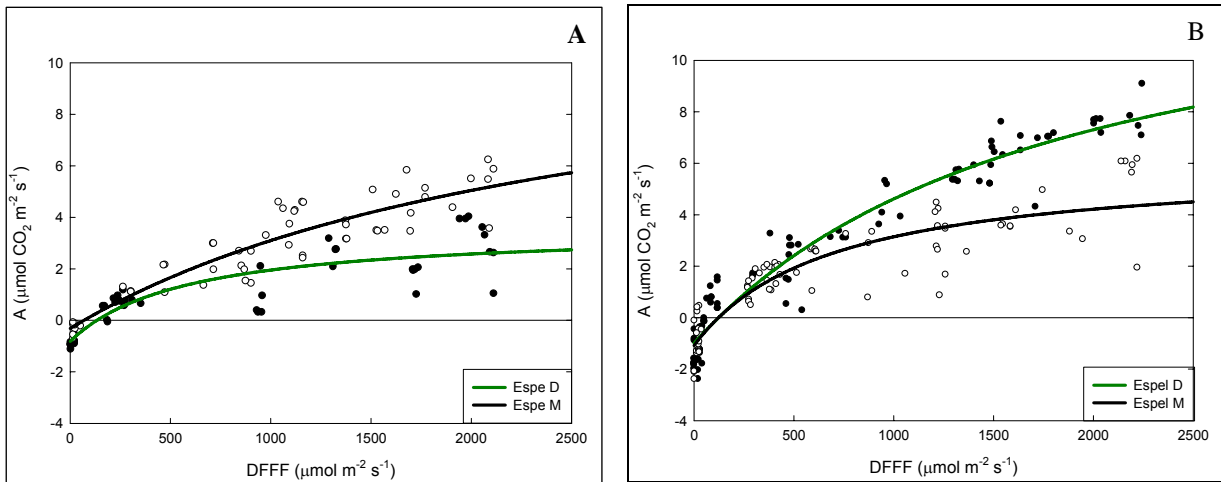
Para la especie *Hypericum laricifolium* (Figura 22), no existen diferencias importantes entre la morrena y el derrubio, a pesar de que en este último, la cantidad de agua disponible es menor que en la morrena, lo que semeja el cambio de la época húmeda a la seca, teniendo asimilaciones máximas entre 3 y 4  $\mu\text{mol}$  de  $\text{CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para las dos unidades geomorfológicas.





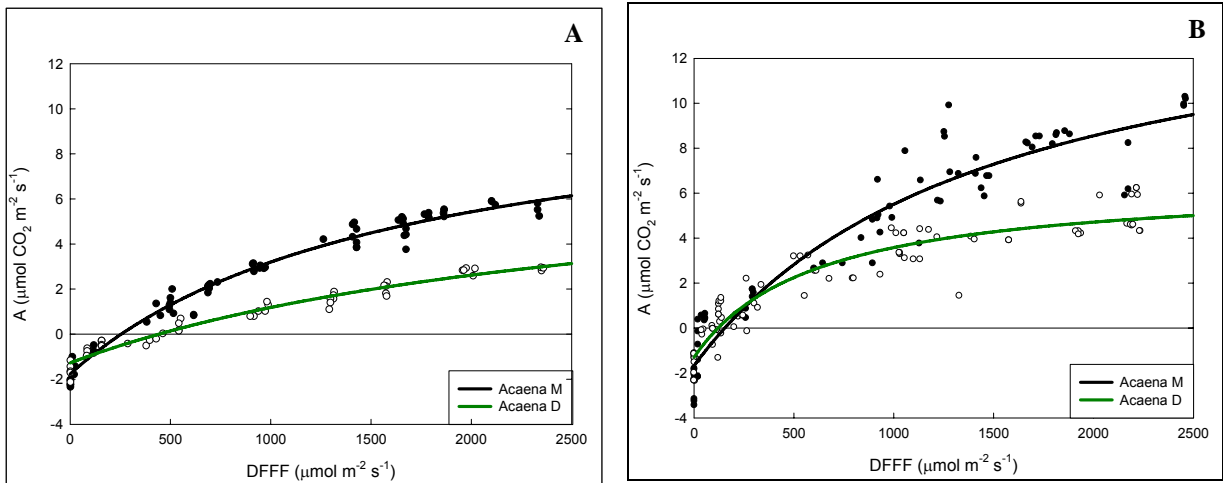
**Figura 23:** Curva de saturación de luz, de la especie *Hydrocotyle multifida*, en la época seca, para el fondo de valle [ $y = 21,49(-115,64 + x)/(-115,64 + 918,19 + x)$ ;  $r^2=0,96$ ;  $p<0,0001$ ] y en el derrubio [ $y = 4,18 (-46,93 + x)/(-46,93 + 127,78 + x)$ ;  $r^2=0,89$ ;  $p<0,0001$ ].

Para *Hydrocotyle multifida* (Figura 23) se muestra que existen grandes diferencias entre las dos unidades geomorfológicas en las cuales fue medida, teniendo como resultado, que en el valle se tiene una mayor asimilación que para el derrubio, lo que indica que esta especie se ve muy afectada por la cantidad de agua disponible en el suelo.



**Figura 24:** Curva de saturación de luz, de la especie *Espeletia schultzei*, en la época seca (A), en la morrena (M) [ $y = 12,16(-68,78 + x)/(-68,78 + 2724,82 + x)$ ;  $r^2=0,92$ ;  $p<0,0001$ ] y para el derrubio (D) [ $y = 3,57(-133,49 + x)/(-133,49 + 715,91 + x)$ ;  $r^2=0,87$ ;  $p<0,0001$ ] Y para la época húmeda (B) se tiene para la morrena [ $y = 6,02(-122,29 + x)/(-122,29 + 801,49 + x)$ ;  $r^2=0,90$ ;  $p<0,0001$ ] y para el derrubio [ $y = 14,94(-122,64 + x)/(-122,64 + 1962,85 + x)$ ;  $r^2=0,97$ ;  $p<0,0001$ ].

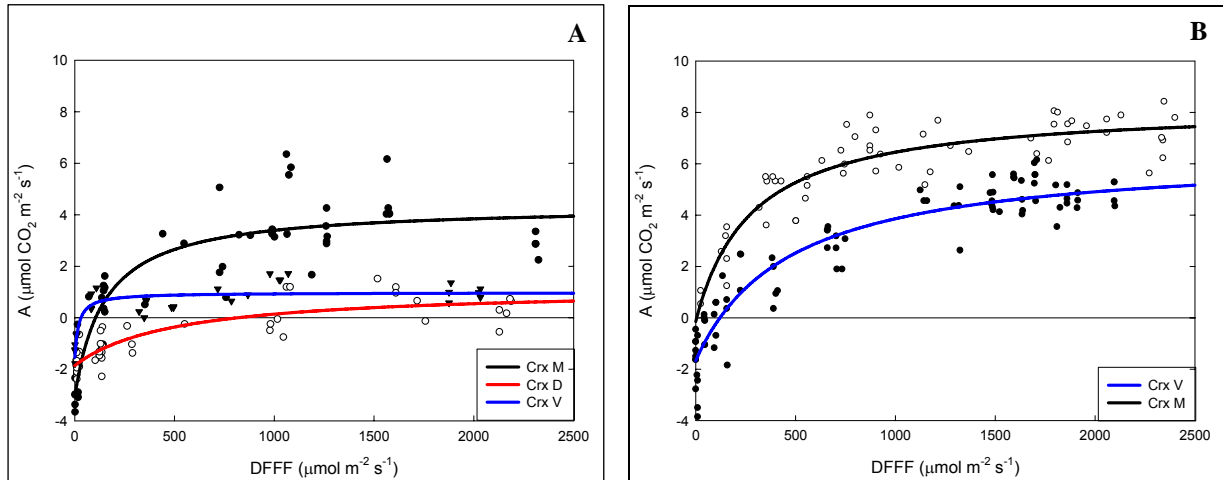
Para *Espeletia schultzei* Wedd (Figura 24) se puede observar que en la época seca las mayores asimilaciones se registran en la morrena, pero este comportamiento cambia con el paso de la estación, ya que para la época húmeda, las mayores asimilaciones se registran en el derrubio; el cambio que más destaca, es la respuesta registrada de la especie en el derrubio, teniendo que para la época húmeda, ocurre un aumento de su asimilación, en relación a la época seca, pero esto mismo no ocurre en la morrena, ya que no se aprecian cambios entre una época y la otra.



**Figura 25:** Curva de saturación de luz, de la especie *Acaena cylindrostachya*, en la época seca (A), en la morrena (M) [ $y = 11,29(-254,93 + x)/(-254,93 + 1884,19 + x)$ ;  $r^2=0,98$ ;  $p<0,0001$ ] y para el derrubio (D) [ $y = 8,04(-442,33 + x)/(-442,33 + 3228,76 + x)$ ;  $r^2=0,98$ ;  $p<0,0001$ ] Y para la época húmeda (B) se tiene para la morrena [ $y = 16,08(-153,36 + x)/(-153,36 + 1623,74 + x)$ ;  $r^2=0,96$ ;  $p<0,0001$ ] y para el derrubio [ $y = 6,53(-119,97 + x)/(-119,97 + 723,73 + x)$ ;  $r^2=0,95$ ;  $p<0,0001$ ].

La Figura 25 muestra a *Acaena cylindrostachya*, en la época seca (A) y en la época húmeda (B), donde se puede apreciar que para ambas épocas, las mayores asimilaciones son registradas en la morrena, y en ambas unidades geomorfológicas, esta especie se ve afectada por el cambio de estación, ya que en la morrena, pasa de 6 a 10  $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , y en el derrubio, de 2 a 4  $\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , lo cual indica que tanto por el cambio de época como por el tipo de unidad geomorfológica, es una especie que se ve afectada por la cantidad de agua disponible en el suelo.

### 3.3.5.- Curva de saturación de luz de especie medida en las tres unidades geomorfológicas



**Figura 26:** Curva de saturación de luz, de la especie *Carex amicta*, en la época seca (A), en el fondo de valle (V) [ $y = 0,98(-31,19 + x)/(-31,19 + 50,95 + x)$ ;  $r^2=0,90$ ;  $p<0,0001$ ], para la morrena (M) [ $y = 4,36(-104,88 + x)/(-104,88 + 254,40 + x)$ ;  $r^2=0,90$ ;  $p<0,0001$ ] y para el derrubio (D) [ $y = 1,16(-814,24 + x)/(-814,24 + 1322,68 + x)$ ;  $r^2=0,86$ ;  $p<0,0001$ ] y para la época húmeda (B) en el fondo de valle [ $y = 6,44(-120,93 + x)/(-120,93 + 588,47 + x)$ ;  $r^2=0,95$ ;  $p<0,0001$ ] y en la morrena [ $y = 8,29(-4,75 + x)/(-4,75 + 284,09 + x)$ ;  $r^2=0,90$ ;  $p<0,0001$ ].

Las curvas de saturación de luz mostradas en la Figura 26, corresponden a la especie *Carex amicta* Boott, las cuales fueron medidas en las tres unidades geomorfológicas para la época seca (A), y para el valle y la morrena en la época húmeda (B), en esta Figura se puede apreciar el efecto que tienen las diferentes unidades geomorfológicas, en la tasa de asimilación de la especie, observando que las mayores asimilaciones se obtienen en la morrena, la cual se ve afectada por el cambio de estación, arrojando valores de asimilación de  $4 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para la época seca y  $8 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en la época húmeda, este efecto también se observa en el valle ya que pasa de  $1$  a  $6 \mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivamente, las menores tasa de asimilación fueron obtenidas en el derrubio para la época seca.

**Tabla 8:** Transpiración máxima ( $E_{max}$ ) y promedio ( $E_{\bar{x}}$ ), conductancias estomáticas máxima ( $G_{s_{max}}$ ) y promedio ( $G_{s_{\bar{x}}}$ ), potenciales hídricos mínimos ( $\Psi_{min}$ ), área foliar específica (AFE), altura promedio de la planta ( $T_{\bar{x}}P$ (cm)) y forma de vida (FV) para la época seca.

	$E_{max}$ (mmol $m^{-2} s^{-1}$ )	$E_{\bar{x}}$ (mmol $m^{-2} s^{-1}$ )	$G_{s_{max}}$ (mmol $m^{-2} s^{-1}$ )	$G_{s_{\bar{x}}}$ (mmol $m^{-2} s^{-1}$ )	$\Psi_{min}$ (MPa)	AFE ( $m^2/g$ )	$T_{\bar{x}}P$ (cm)	FV
Pol ser D	2,960	2,335	102,838	54,485	-1,40	0,629	1500	Árbol
Hyp jun V	3,110	2,371	81,553	38,080	-1,30	0,228	50	Arbusto
Hyp lar D	5,820	4,789	158,178	106,410	-1,12	0,255	80	Arbusto
Hyp lar M	6,090	4,607	182,116	135,713	-1,73	0,355	80	Arbusto
Val par D	1,960	1,358	361,402	128,183	-1,10	0,904	150	Arbusto
Bid tri V	12,100	10,924	327,332	144,639	-1,98	0,585	10	Hierba
Car ami D	4,180	2,648	26,734	16,802	-3,38	0,741	45	Hierba
Car ami M	4,050	3,118	258,799	137,912	-4,00	0,714	45	Hierba
Car ami V	4,570	4,278	68,092	51,737	-2,48	0,719	45	Hierba
Ger cha M	4,410	3,550	97,040	79,860	-1,48	0,760	10	Hierba
Hyd mul D	6,630	3,802	46,933	26,106	-1,03	0,550	15	Hierba
Hyd mul V	13,260	10,588	226,296	131,458	-1,33	0,614	15	Hierba
Nas mex V	14,340	9,576	223,015	165,773	-3,77	0,840	40	Hierba
Ort ere M	3,040	2,684	89,734	62,163	-2,92	0,439	40	Hierba
Sis tin V	1,710	1,482	55,910	29,532	-1,60	0,526	40	Hierba
Aca cyl D	4,390	3,698	31,524	26,127	-1,42	0,630	10	Roseta
Aca cyl M	4,100	2,604	190,331	112,671	-2,13	0,511	10	Roseta
Esp sch D	0,800	0,479	15,086	9,476	-1,40	0,457	150	Roseta
Esp sch M	1,070	0,240	52,070	29,018	-1,10	0,328	150	Roseta
Ori lim V	17,170	15,759	194,704	180,883	-1,88	0,971	10	Roseta

En la Tabla 8 se muestran los resultados calculados para cada una de las especies seleccionadas. Es importante resaltar que las especies medidas en diferentes unidades geomorfológicas, son el mejor ejemplo de como se puede ver afectada la conductancia estomática y por ende la transpiración, al variar los potenciales hídricos de las plantas. A su vez, el potencial hídrico, es un reflejo del agua disponible en el suelo. En esta tabla se pueden apreciar dos comportamientos de las especies: 1) que al disminuir el potencial hídrico, disminuye la conductancia, al presentar un control estomático severo, como ocurre con las especies *Espeletia schultzii* e *Hypericum laricifolium*. 2) a pesar de la disminución del potencial hídrico, la conductancia estomática tiende a aumentar, como ocurre con las especies *Acaena cylindrostachya*, *Carex amicta* e *Hydrocotyle multifida*.

Un efecto similar se observa en la Tabla 9, en la cual se muestran las tasas de asimilación máxima para cada especie, como también sus eficiencias en el uso del agua y sus tasas respiratorias entre otros parámetros.

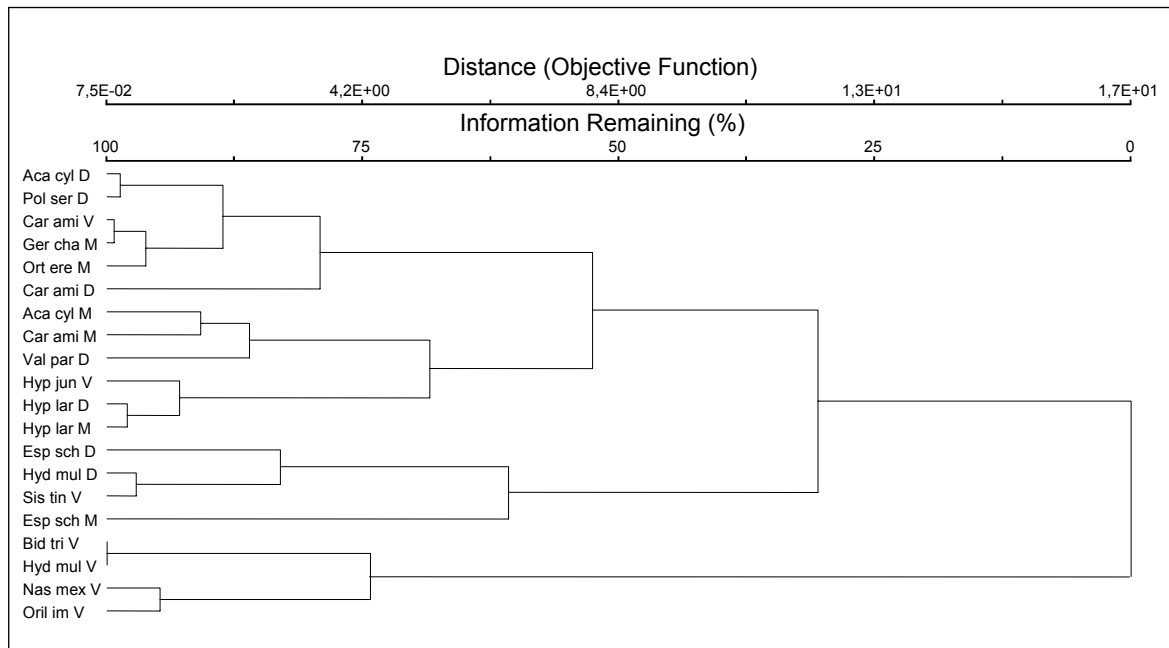
**Tabla 9:** Eficiencia en el uso del agua máxima ( $A/E_{max}$ ) y promedio ( $A/E \bar{x}$ ), eficiencia intrínseca en el uso del agua máxima ( $A/Gs_{max}$ ) y promedio ( $A/Gs \bar{x}$ ), respiración (R) punto de compensación (PC), asimilación máxima de CO<sub>2</sub> con una DFFF de 2000 ( $A_{max}$ ), asimilación por área foliar específica ( $A^*$ ) y eficiencia cuántica (EC) para la época seca.

	$A/E_{max}$	$A/E \bar{x}$	$A/Gs_{max}$	$A/Gs \bar{x}$	R ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	PC ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$A_{max}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$A^*$ ( $\mu\text{mol g}^{-1} \text{s}^{-1}$ )	EC
<b>Aca cyl D</b>	0,716	0,451	0,100	0,064	1,277	442,333	2,6	1,64	0,008
<b>Aca cyl M</b>	19,789	3,098	0,521	0,077	1,767	254,931	5,4	2,76	0,015
<b>Bid tri V</b>	1,429	1,125	0,212	0,118	3,131	203,972	15,4	9,01	0,038
<b>Car ami D</b>	0,000	0,000	0,134	0,025	1,855	814,241	0,5	0,37	0,020
<b>Car ami M</b>	2,281	1,288	0,094	0,038	3,058	104,877	3,8	2,71	0,024
<b>Car ami V</b>	0,547	0,299	0,035	0,024	1,541	31,192	1,0	0,72	0,021
<b>Esp sch D</b>	17,722	5,746	0,919	0,291	0,817	133,487	2,6	1,19	0,008
<b>Esp sch M</b>	74,545	11,023	1,347	0,214	0,315	68,779	5,0	1,64	0,023
<b>Ger cha M</b>	1,404	0,661	0,044	0,029	1,236	193,054	3,1	2,35	0,011
<b>Hyd mul D</b>	3,430	1,307	0,530	0,199	2,427	46,931	3,9	2,15	0,032
<b>Hyd mul V</b>	1,740	1,214	0,164	0,101	3,096	115,635	14,4	8,84	0,043
<b>Hyp jun V</b>	1,468	0,904	0,169	0,066	3,173	154,798	3,1	0,71	0,034
<b>Hyp lar D</b>	1,465	0,610	0,067	0,028	3,173	154,798	3,1	0,79	0,020
<b>Hyp lar M</b>	2,566	0,844	0,106	0,031	4,816	320,894	3,9	1,38	0,022
<b>Nas mex V</b>	1,433	0,989	0,074	0,053	2,041	102,569	10,0	8,40	0,017
<b>Ori lim V</b>	0,653	0,591	0,056	0,051	1,675	65,834	9,0	8,74	0,020
<b>Ort ere M</b>	0,729	0,230	0,095	0,013	0,645	124,916	0,6	0,26	0,008
<b>Pol ser D</b>	7,719	2,278	0,122	0,073	1,943	436,123	6,2	3,90	0,016
<b>Sis tin V</b>	5,867	4,083	0,314	0,217	2,202	85,367	6,2	3,26	0,023
<b>Val par D</b>	5,138	2,225	0,086	0,028	1,114	270,642	3,7	3,35	0,015

Se puede apreciar que la especie que presenta la mayor tasa fotosintética es *Bidens triplinervia*. Otro punto a resaltar es que, a pesar de que las tasas fotosintéticas, eficiencias en el uso del agua, y eficiencias cuánticas varían en las especies que se encuentran en unidades geomorfológicas diferentes, las tasas respiratorias se mantienen sin modificaciones aparentes ya que varían poco.

### 3.4.- Determinación de tipos funcionales.

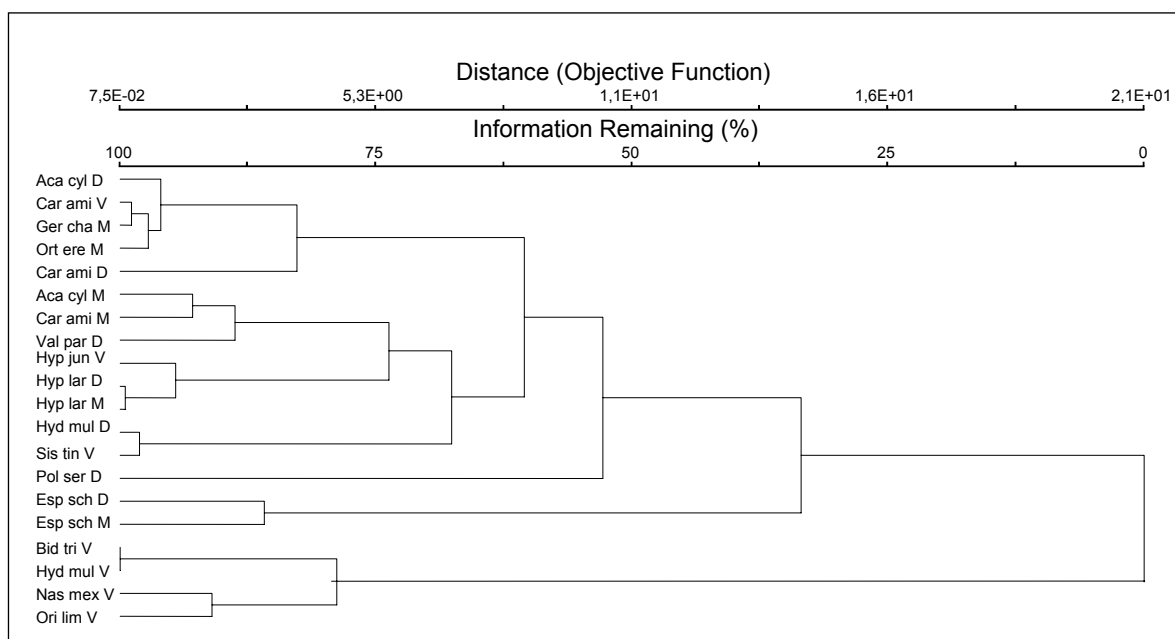
En la Figura 27 se muestra que, de acuerdo a los atributos empleados, es posible reunir a las especies estudiadas en tres grupos, teniendo que el primero de estos pudiera estar conformado por dos subgrupos. Estos grupos presentan un grado de similitud del 50 %, y son el producto de las similitudes que presentan estas especies en relación a su respuesta al medio ambiente.



**Figura 27:** Análisis de Cluster de las especies basados en las variables indicadas en las Tablas 8 y 9: transpiración máxima ( $E_{max}$ ) y promedio ( $E_{\bar{x}}$ ), conductancias estomáticas máxima ( $G_{smax}$ ) y promedio ( $G_{s\bar{x}}$ ), potenciales hídricos mínimos ( $\Psi_{min}$ ), área foliar específica (AFE), eficiencia en el uso del agua máxima ( $A/E_{max}$ ) y promedio ( $A/E_{\bar{x}}$ ), eficiencia intrínseca en el uso del agua máxima ( $A/G_{smax}$ ) y promedio ( $A/G_{s\bar{x}}$ ), respiración (R), punto de compensación (PC), asimilación máxima de CO<sub>2</sub> con una DFFF de 2000 ( $A_{max}$ ), y eficiencia cuántica (EC) para la época, excluyendo los atributos: altura  $\bar{x}$  de la Planta ( $T\bar{x}P$ ), asimilación por área foliar específica ( $A*AFE$ ) y forma de vida (FV). También se indica la unidad geomorfológica de la especie estudiada al final del nombre de la especie: valle (V), morrena (M) y derrubio (D).

De esta manera se tiene que el primer grupo, está conformado por las especies: *Acaena cylindrostachya*, *Polylepis sericea*, *Carex amicta*, *Geranium chamaense*, *Ortachne erectifolia*, *Valeriana parviflora*, *Hypericum juniperinum* e *Hypericum laricifolium*. Las especies que conforman el segundo grupo son: *Espeletia*

*schultzii*, *Hydrocotyle multifida* (perteneciente a la morrena), y *Sisyrinchium tinctorium*. Y las especies que componen el tercer grupo son: *Bidens triplinervia*, *Nassella mexicana*, *Oritrophium limnophilum* y *Hydrocotyle multifida* (perteneciente al valle).



**Figura 28:** Análisis de Cluster de las especies basados en las variables indicadas en las Tablas 8 y 9: transpiración máxima ( $E_{max}$ ) y promedio ( $E_{\bar{x}}$ ), conductancias estomáticas máxima ( $G_{smax}$ ) y promedio ( $G_{s\bar{x}}$ ), potenciales hídricos mínimos ( $\Psi_{min}$ ), área foliar específica (AFE), eficiencia en el uso del agua máxima ( $A/E_{max}$ ) y promedio ( $A/E_{\bar{x}}$ ), eficiencia intrínseca en el uso del agua máxima ( $A/G_{smax}$ ) y promedio ( $A/G_{s\bar{x}}$ ), respiración (R), punto de compensación (PC), asimilación máxima de CO<sub>2</sub> con una DFFF de 2000 ( $A_{max}$ ), eficiencia cuántica (EC), Tamaño  $\bar{x}$  de la Planta ( $T\bar{x}P$ ), asimilación por área foliar específica ( $A*AFE$ ) y forma de vida (FV), en la época seca. También se indica la unidad geomorfológica de la especie estudiada al final del nombre de la especie: valle (V), morrena (M) y derrubio (D).

En la Figura 28 al emplear todos los atributos, se obtiene una nueva clasificación, que al igual que en la Figura 27, los grupos formados no son en su totalidad representados por las mismas formas de vida.

Las especies que conforman el primer grupo son: *Acaena cylindrostachya*, *Polylepis sericea*, *Carex amicta*, *Geranium chamaense*, *Ortachne erectifolia*, *Valeriana parviflora*, *Hypericum juniperinum*, *Hydrocotyle multifida* (perteneciente al derrubio), *Sisyrinchium tinctorium* e *Hypericum laricifolium*. La especie que conforma el segundo grupo es: *Espeletia schultzii* en sus dos unidades geomorfológicas



(morrena y derrubio). Y las especies que componen el tercer grupo son: *Bidens triplinervia*, *Nassella mexicana*, *Oritrophium limnophilum* e *Hydrocotyle multifida* (perteneciente al valle).

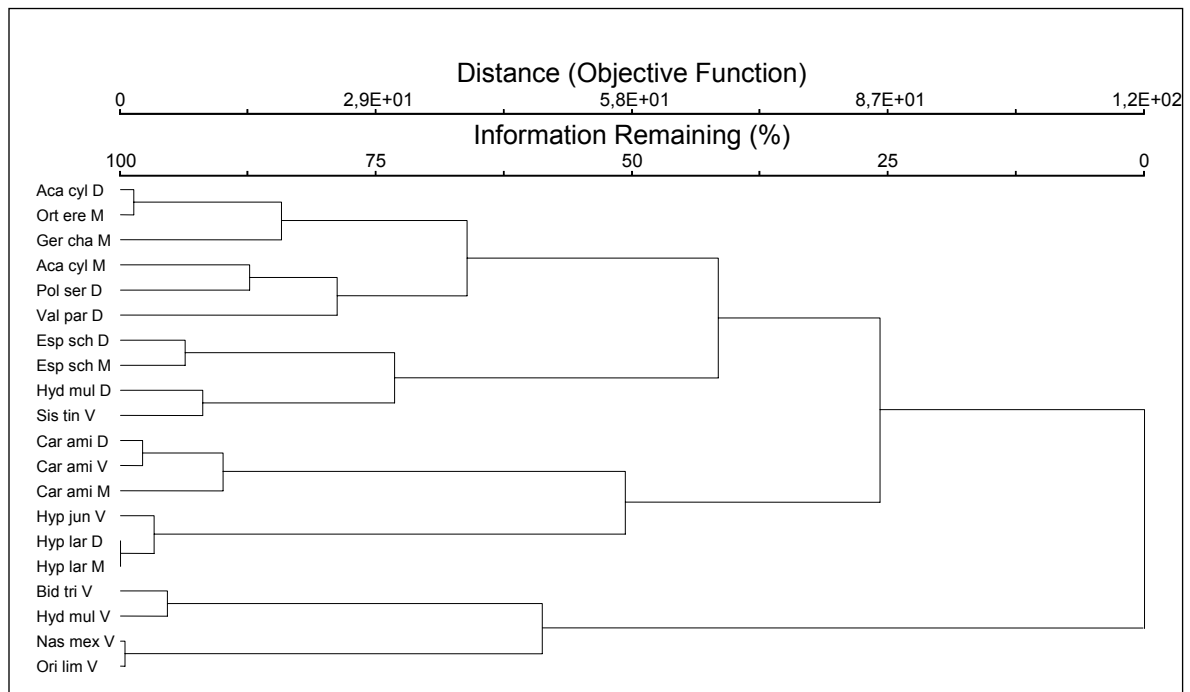
El principal problema con este tipo de clasificación es cuando la misma especie se encuentra en diferentes grupos, debido a esto se realizaron cluster análisis individuales para cada atributo, estos cluster se emplearon para realizar una clasificación cualitativa de las especies separándolas así en tres grupos los cuales presentan un valor de similaridad superior al 75 %.

**Tabla 10:** Clasificación cualitativa obtenida a partir de los cluster análisis individuales, para los atributos: de los valores mostrados en las Tablas 8 y 9: transpiración (E), conductancias estomáticas (Gs), potenciales hídricos mínimos ( $\Psi_{min}$ ), eficiencia en el uso del agua (A/E), eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/Gs), respiración (R), punto de compensación (PC), asimilación máxima de CO<sub>2</sub> con una DFFF de 2000 (A<sub>max</sub>), eficiencia cuántica (EC), área foliar específica (AFE), altura  $\bar{x}$  de la Planta ( $T\bar{x}P$ ), asimilación por área foliar específica (A\*), clasificando a las especies en tres grupos, los cuales tienen un valor de similaridad mayor al 75%.

	E	Gs	A/E	A/Ks	R	PC	A <sub>max</sub>	EC	$\Psi_{min}$ MPa	AFE	$T\bar{x}P$	A*
<b>Aca cyl D</b>	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
<b>Aca cyl M</b>	A	B	B	A	B	A	B	B	B	A	A	B
<b>Ort ere M</b>	A	A	A	A	A	B	A	A	B	A	A	A
<b>Ger cha M</b>	A	A	A	A	A	A	A	A	A	C	A	B
<b>Pol ser D</b>	A	A	B	A	B	A	B	B	A	A	C	B
<b>Val par D</b>	B	C	B	A	A	A	A	B	A	C	B	B
<b>Esp sch D</b>	B	A	B	B	A	B	A	A	A	A	B	A
<b>Esp sch M</b>	B	A	C	B	A	B	B	B	A	B	B	A
<b>Hyd mul D</b>	A	A	A	C	B	B	A	C	A	A	A	B
<b>Sis tin V</b>	B	A	B	C	B	B	B	B	A	A	A	B
<b>Car ami D</b>	A	A	A	A	B	C	A	B	C	C	A	A
<b>Car ami M</b>	A	B	A	A	C	B	A	B	C	C	A	B
<b>Car ami V</b>	A	A	A	A	B	B	A	B	B	C	A	A
<b>Hyp jun V</b>	A	A	A	A	C	A	A	C	A	B	A	A
<b>Hyp lar M</b>	A	B	A	A	C	A	A	B	A	B	A	A
<b>Hyp lar D</b>	A	B	A	A	C	A	A	B	A	B	A	A
<b>Bid tri V</b>	C	C	A	A	C	A	C	C	B	A	A	C
<b>Hyd mul V</b>	C	B	A	A	C	B	C	C	A	A	A	C
<b>Nas mex V</b>	C	B	A	A	B	B	B	B	C	C	A	C
<b>Ori lim V</b>	C	B	A	A	B	B	B	B	B	C	A	C

La Tabla 10 muestra la matriz cualitativa producto de los análisis de cluster realizados para cada atributo por separado. Esta se empleó para realizar el cluster mostrado en la Figura 29. En esta tabla se muestra de forma resumida, como se agrupan las especies de acuerdo a cada atributo por separado, lo que aporta una visión más clara de la respuesta de las especies a los diferentes factores,

permitiendo así eliminar el ruido presente en la data original, el cual limita la calidad del análisis de clasificación.



**Figura 29:** Análisis de Cluster de las especies basado en los siguientes atributos: transpiración (E), conductancias estomáticas (Gs), potenciales hídricos mínimos ( $\Psi_{min}$ ), eficiencia en el uso del agua (A/E), eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/Gs), respiración (R), punto de compensación (PC), asimilación máxima de CO<sub>2</sub> con una DFFF de 2000 (Amax), eficiencia cuántica (EC), área foliar específica (AFE), altura  $\bar{x}$  de la Planta ( $T\bar{x}P$ ), asimilación por área foliar específica (A\*AFE), valores indicados en la Tabla 10. También se indica la unidad geomorfológica de la especie estudiada al final del nombre de la especie: valle (V), morrena (M) y derrubio (D).

El dendrograma mostrado en la Figura 29 presenta menos “encadenamiento” y permite agrupar a las especies en cuatro grupos diferentes, los cuales presentan diferentes grados de respuesta a los atributos medidos. Las especies que se encuentran en la parte superior, son aquellas que tienen los valores más bajos en asimilación de CO<sub>2</sub>, menores tasas de transpiración, menores conductancias y mayores eficiencias en el uso del agua.

Las especies que se encuentran en la parte inferior del dendrograma, son las que se contraponen a las anteriores, teniendo las mayores tasas de asimilación, mayores tasas de transpiración, mayores conductancias estomáticas y por ende, menores eficiencias en el uso del agua; las especies que se encuentran entre estos

dos grupos, tienen un rango de respuesta intermedio. Las especies que conforman el primer grupo son: *Acaena cylindrostachya*, *Ortachne erectifolia*, *Geranium chamaense*, *Polylepis sericea* y *Valeriana parviflora*. El segundo grupo está formado por: *Espeletia schultzii*, *Hydrocotyle multifida* (perteneciente al derrubio) y *Sisyrinchium tinctorium*. Las especies que pertenecen al tercer grupo son: *Carex amicta*, *Hypericum juniperinum* e *Hypericum laricifolium*. Y el cuarto grupo está formado por: *Bidens triplinervia*, *Nassella mexicana*, *Oritrophium limnophilum* e *Hydrocotyle multifida* (perteneciente al valle).

## **4.- Discusión y Conclusiones**

### **4.1.- Análisis comparativo del microclima y el suelo en las tres unidades geomorfológicas**

De acuerdo con lo mostrado en la Figura 4 y 5 y en las Tablas 2 y 4, se puede apreciar que en la época seca existe una mayor oscilación diaria de las temperaturas y la insolación. Estos resultados coinciden con los señalados por Baruch (1984) y Fariñas (1975), quienes manifiestan que el patrón de precipitación es un rasgo muy importante en el clima del área, pues las oscilaciones térmicas, el número de heladas, la evaporación y la insolación, son fuertemente influenciadas por las diferencias en la nubosidad. Como lo indica Azócar y Monasterio (1980b), los factores climáticos más importantes desde un punto de vista ecológico son: el régimen térmico, el régimen hídrico y la heliofania, esta última no se estudia en este trabajo.

En cuanto a las diferencias que existen entre las tres unidades geomorfológicas, se aprecia que para la época seca existen mayores diferencias entre las unidades geomorfológicas que para la época húmeda. Esto es producto de que para la época seca, el rango de variación diaria para la temperatura y la radiación es mayor. Este comportamiento es observado por Azócar y Monasterio (1980b), quienes manifiestan, que los climas locales en cada una de las estaciones analizadas son diferentes y estos están determinados fundamentalmente por la posición topográfica y la exposición.

Un resultado observado en este trabajo, es el fenómeno de la inversión térmica, el cual ha sido descrito por Fariñas y Monasterio (1980), Azócar y Monasterio (1980b) y Fariñas (1975), como un efecto topográfico importante ocasionado, por los movimientos del aire frío hacia el fondo del valle desplazando el aire caliente, originando así, mesoclimas más fríos en las partes mas bajas de esta depresión, flanqueada por las morrenas.

El derrubio rocoso presenta las condiciones menos extremas, ya que el rango de oscilación diaria en ambas épocas, tanto para la temperatura como para la radiación, no es demasiado pronunciado en comparación con las otras unidades

geomorfológicas. Este efecto es descrito por Azócar y Monasterio (1980b) quienes afirman que este ambiente tiene las condiciones más “mésicas”, pero no las más favorables a la fotosíntesis porque las temperaturas diurnas son bajas.

Para las temperaturas, hay que aclarar que éstas fueron medidas a nivel del suelo. Según Azócar y Monasterio (1980b) la temperatura en la superficie del suelo sigue el mismo curso que la temperatura del aire, aunque la mínima es mayor en unas décimas de grados y durante la mayor parte del ciclo diario. Otra característica notable de la temperatura del suelo en las diferentes estaciones, es el calentamiento rápido en las primeras horas de la mañana. En el derrubio las oscilaciones son menores en relación a las demás unidades geomorfológicas y la temperatura no manifiesta cambios importantes entre épocas por lo que el podría funcionar como un refugio térmico. Las temperaturas mínimas registradas en el valle son mayores que la señalada por Rangel (2004).

Así como lo indican Fariñas y Monasterio (1980) y Fariñas (1975); en el valle la mayor cantidad de agua para las dos épocas es producto de la mayor capacidad de retención de agua que tiene ésta unidad geomorfológica, manteniendo reservas de agua para todo el año. La morrena y el derrubio, se diferencian en la época seca en el contenido de agua, pero sus condiciones se igualan en la época húmeda, esto es debido a que en el derrubio, se pierde el agua contenida por presentar una textura mas gruesa en el suelo, confirmando lo indicado por Fariñas (1975), en cuanto al impacto de la variabilidad topográfica y geomorfológica, que favorece la variabilidad de las condiciones hídricas. Como consideración final Azócar y Monasterio (1980b) manifiestan que “todas estas variaciones topoclimáticas, resultan sin lugar a duda, de primordial importancia en la diferenciación de habitats y de nichos ecológicos”, resaltando así la importancia que tiene el estudio de factores climáticos.

Malagón (1982), estudió algunos suelos en el área y algunos sitios del páramo merideño y encontró lo siguiente:

Los suelos en esta región se caracterizan por la manifestación del horizonte A, carencia o formación muy incipiente del horizonte B. Además, texturas arenosas y bajas capacidades de almacenamiento de agua, repercuten negativamente en la aparición de horizontes B evolucionados. Los valores de capacidad de intercambio

catiónico, bases cambiables, pH, carbono orgánico, y ácidos de cambio, se corresponden fundamentalmente con el tipo de material orgánico e inorgánico, presente en la zona de estudio, los cuales son comparables con los resultados obtenidos en este trabajo, pero a diferencia de Malagón (1982) el cual compara diferentes páramos de la región, en este trabajo se puede ver como varían estos factores en las diferentes unidades geomorfológicas. Estas características también son apoyadas por otros autores, los cuales manifiestan que estos suelos, se caracterizan por su bajo nivel evolutivo, Castillo (1965) y Ochoa (1981).

Los análisis de suelo permitieron relacionar las respuestas positivas o negativas de las especies a los factores edáficos. Haciendo un análisis de los resultados obtenidos en este trabajo, se tiene que, en general, el suelo en el valle es relativamente más ácido que el del derrubio, con valores de nitrógeno intermedios. Las cantidades de arcilla disminuyen con la altitud y al contrario de ésta, las arenas aumentan con la altitud. Los valores de conductividad eléctrica y capacidad de intercambio catiónico aumentan con la altitud.

La capacidad de retención de agua disminuye en las diferentes unidades geomorfológicas, resultados semejantes a los obtenidos por Baruch (1984) para diferentes páramos de la región, donde además encontró que las cantidades de arcilla aumenta con la altitud, los suelos tienen un rango moderadamente ácido, y los macro nutrientes son moderadamente bajos con la excepción de los nitratos. Afirma también que la fertilidad de los suelos en los diferentes páramos estudiados decrece con la altitud, pero esto no se observa en Mucubají.

Como se mencionó en los resultados, el valle para ambas épocas presenta mayor cantidad de agua, esto influenciado por el alto contenido de arcillas y limos. Esta unidad geomorfológica de acuerdo a los resultados obtenidos, presenta cantidades menores de arenas y potasio, y es la que presenta los suelos más ácidos y tiene, la menor proporción de suelo desnudo.

Por el contrario el derrubio en ambas épocas, presenta la mayor proporción de suelo desnudo, esto debido a la alta pedregosidad; también es evidente que ésta unidad geomorfológica, presenta la menor cantidad de agua y las mayores cantidades de arenas y potasio, siendo suelos menos ácidos, de acuerdo a los

valores obtenidos para ambas épocas; la morrena presenta unas condiciones intermedias, pero de acuerdo a los resultados obtenidos para la época húmeda, ésta unidad geomorfológica presenta los menores valores de nitrógeno, carbono orgánico y capacidad de intercambio catiónico.

Las diferencias en la cantidad de agua en las tres unidades geomorfológicas, es el resultado de las variaciones en la escurrentía y la infiltración del agua. Otro factor que favorece estos fenómenos es la pendiente, ya que hacia el derrubio esta es mayor y a medida que se descende para el valle disminuye, ocasionando disminución en el drenaje externo. La cantidad de arcilla también afecta la infiltración, ocasionando que en el valle sea menor; estos procesos son la causa de que en el valle la cantidad de agua sea mayor.

Otro factor importante en la formación de los suelos, es la topografía del medio, ya que permite la acumulación de hojarasca y en consecuencia la formación de suelos orgánicos. El relieve variado del modelado glacial, condiciona igualmente la formación de los suelos (Sosa 1999).

Para destacar la importancia de estos análisis Fariñas (1975), indica que la variabilidad del sustrato geológico ligado a la geomorfología, son susceptibles de ser relacionados con las variaciones de la vegetación y por esta razón se considera importante realizar estudios edáficos, para que de este modo, se pueda realizar la correlación de estos con el ordenamiento florístico de la vegetación.

#### **4.2.- La estructura florística en las tres unidades geomorfológicas y su relación con los factores ambientales.**

La Figura 7 muestra para las dos épocas de manera muy clara que, de acuerdo con lo planteado en la hipótesis, el ordenamiento florístico de la vegetación se ve influenciado por el cambio estacional (ya que este cambia de una época a la otra). El cambio de estación también afecta la diversidad en las tres unidades geomorfológicas, observándose un aumento de la diversidad con la llegada de la época húmeda, este efecto no es tan marcado en el valle lo cual puede estar provocado por una mayor capacidad de retención de agua en ésta unidad geomorfología conservando las condiciones óptimas para la sobrevivencia de las

especie en la época seca. Los grupos de censos mostrados, corresponden con las unidades geomorfológicas, ya que cada una de estas, sintetiza una serie de características ambientales propias, resultado que coincide con los obtenidos por Fariñas (1975).

Nuestros resultados muestran claramente la relación del primer eje con la cantidad de agua, ya que las unidades se ordenan de acuerdo con la disponibilidad de agua, mayor en el valle y menor en el derrubio. Como se comentó en los resultados, para la época seca, se separan las tres unidades geomorfológicas en el primer eje; pero para la época húmeda, el derrubio se iguala con la morrena, coincidiendo con los datos de agua en el suelo, ya que para esta época, las condiciones son iguales para las dos unidades geomorfológicas, éstos resultados corresponden con lo señalado por Fariñas (1975), quien encuentra una relación similar.

El segundo eje del ordenamiento es más difícil de definir, según Fariñas (1975) en su trabajo éste segundo eje corresponde a un eje térmico. Solo podemos indicar que de acuerdo a nuestros resultados también puede estar relacionado a un gradiente térmico, ya que existe una aparente relación entre el componente vertical del desplazamiento de las parcelas (figura 9) con el paso de la época seca a la húmeda (indicado por las flechas) y la variación de la temperatura entre las dos épocas, observándose que el valle y la morrena se desplazan hacia abajo en el ordenamiento y que la temperatura promedio disminuye. En el derrubio se aprecia un leve aumento de la temperatura con un desplazamiento hacia arriba en el ordenamiento. Otro factor al cual puede estar relacionado el segundo eje es a la abundancia de las especies poco frecuentes, teniendo como especies poco frecuentes aquellas que solo se encuentran en una sola parcela para una época, como se indica en los resultados.

Al observar como varía la estructura florística y la abundancia relativa de las especies de una época a otra, se puede inferir, que el segundo eje del ordenamiento puede estar asociado a estos factores, ya que el derrubio para la época húmeda aumenta la cobertura relativa en comparación con las demás comunidades, Esto podría explicar en parte, el desplazamiento observado en la época húmeda para éste



eje, como también la distribución de algunas especies en relación a éste eje, las cuales sugieren que existe un factor biótico o abiótico que está correlacionado con su distribución.

Como lo indica Fariñas (1975), existe una marcada variabilidad que exhibe la vegetación en un área relativamente pequeña, y es evidente la existencia de distintos tipos de comunidades que varían desde herbáceas hasta árboles, asociadas a la variabilidad topográfica y geomorfológica que favorece las diferencias de las condiciones hídricas. Esta variabilidad también se manifiesta en los resultados obtenidos (Figuras 10 y 11), tanto para la época seca como para la húmeda, los cuales corresponden a las unidades geomorfológicas valle, morrena y derrubio.

Es evidente que el primer eje de los ordenamientos, es un gradiente hídrico, lo cual coincide con lo encontrado por Fariñas (1975, 1996), Fariñas y Monasterio (1980) y Baruch (1984).

Fariñas (1975) establece que la pendiente es otro factor que se encuentra relacionado con el tipo de unidad geomorfológica, y por ende, presenta gran relación con la distribución florística y los resultados obtenidos en estos ordenamientos, pero este factor, a pesar de ser de gran importancia, no fue tomado en cuenta en este trabajo; aunque al igual que como lo indica Fariñas en su trabajo, la distribución de los censos es continua y corresponde a la secuencia de las unidades geomorfológicas, que se encadenan desde la más baja a la más elevada, de derecha a izquierda, lo que sugiere que este factor está correlacionado indirectamente con el primer eje de los ordenamientos.

Al igual que lo manifestado por Fariñas y Monasterio (1980), la interpretación del segundo eje de los ordenamientos, resulta ser más complicado, pero si se aplica la misma técnica mostrada en este trabajo, podemos ver que el segundo eje, corresponde a un gradiente de nutrientes, (Tabla 5), encontrándose que para las dos épocas, en la morrena se registran los menores valores, seguida por el valle y el derrubio, el cual presenta la mayor fertilidad.

#### 4.3.- Funcionamiento de las especies seleccionadas en las tres unidades geomorfológicas.

En las Tablas 8 y 9 los valores obtenidos de las especies estudiadas en la época seca, muestran que los potenciales hídricos para *Espeletia schultzii* son -1,1 MPa en la morrena, y -1,4 MPa en el derrubio, lo cual tiene relación con la cantidad de agua disponible en estas unidades geomorfológicas, siendo el derrubio, el que presenta menos disponibilidad de agua. Estos valores están en el rango descrito para la época (-0,5 a -1,5 MPa) (Goldstein *et al* 1984, Rada 1993, Rada *et al* 1998, Azócar y Rada 1993 y Llambí *et al* 2003), tanto para la localidad de estudio (Mucubají), como para otras unidades geomorfológicas. Además son mas positivos que el punto de pérdida de turgor (-1,6 MPa), descrito por Goldstein *et al* (1984) indicando que las condiciones mas favorables para la especie se encuentran en la morrena. Los potenciales hídricos obtenidos para *Hypericum laricifolium*, varían de -1,1 MPa para el derrubio a -1,7 MPa en la morrena, valores que se encuentran dentro del rango descrito para la especie por Rada (1993), los cuales son mas negativos que su punto de perdida de turgor descrito por Alvizu (2004) teniendo que las condiciones favorables para la especie se encuentran en el derrubio. Para *Polylepis sericea*, el valor registrado para la época seca es de -1,4 MPa, el cual es muy cercano al valor descrito en trabajos anteriores para la época seca (Rada *et al* 1985, Azócar y Rada 1993, y Rada *et al* 1996). El valor de potencial hídrico promedio para *Acaena cylindrostachya* para la época seca, varia de -1,4 MPa para el derrubio a -2,1 para la morrena, como es de esperar, estos valores son menores que los registrados por Cabrera *et al* (1998), los cuales fueron tomados en la época húmeda y estos varían de -0,5 a -1,1 MPa en un gradiente altitudinal.

Los valores de conductancia estomática registrados para *Espeletia schultzii*, varían entre 9,5 a 52,1 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, lo cual coincide con los resultados descritos para la época seca, tanto para Mucubají, como para otras unidades geomorfológicas, no sobrepasando esta los 70 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Rada *et al* 1998, Rada 1993 y Llambí *et al* 2003). Para *Hypericum laricifolium*, los valores obtenidos varían de 106,4 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> para el derrubio a 135,7 mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> para la morrena, valores que son mayores a los registrados para la época seca por Rada (1993), para esta unidad

geomorfológica, los cuales siempre se encontraban por debajo de  $50 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en esta época; en la época húmeda, los valores descritos por este autor, se encuentran por arriba de  $250 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Para *Polylepis sericea*, el valor registrado es de  $54,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  siendo este muy cercano al valor descrito en trabajos anteriores, para la época seca (Colmenares-Arteaga 2002, Azócar y Rada 1993 y Rada *et al* 1996). Para *Acaena cylindrostachya*, los valores obtenidos varían de  $26,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para el derrubio a  $112,6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para la morrena, siendo estos menores a los registrados por Cabrera *et al* (1998), para la época húmeda de ( $100 - 250 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

En base a los resultados anteriores, y sabiendo que la disponibilidad de agua afecta directamente las características del intercambio de gases y la productividad (Mooney *et al* 1974, Arroyo *et al* 1988, 1993, Osmond *et al* 1990, Chapin 1993, y Squeo *et al* 1994), se tiene que para *Espeletia schultzii*, los valores de asimilación máxima, registrados para la época seca, varían de  $2,6 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para el derrubio a  $5,0 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para la morrena, los valores registrados anteriormente en otros estudios para la especie no sobrepasan los  $2 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para la época seca, y los  $5,5 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para la época húmeda (Rada *et al* 1998 y Rada 1993). Esto indicaría que para esta especie, en la morrena, no es afectada su respuesta, pero existe la posibilidad de que otros factores estén interviniendo, como la temperatura de la hoja (Rada *et al* 1992 y Azócar y Rada 1993). Para *Hypericum laricifolium* los valores obtenidos varían de  $3,1 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en el derrubio a  $3,9 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para la morrena, siendo estos mayores que los descritos para la época húmeda por Rada (1993). Las asimilaciones máximas registradas en esta época, para *Polylepis sericea* es de  $6,2 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , los cuales son similares a los valores promedios reportados por Colmenares-Arteaga (2002) para la época seca y mayores que los indicados por otros autores para la época húmeda ( $4,6 \pm \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) (Rada *et al* 1996). Los valores de asimilación registrados para *Acaena cylindrostachya*, varían entre  $5,4 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para la morrena a  $2,6 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para el derrubio, lo cual se encuentra entre el rango de asimilación señalado por Cabrera *et al* (1998). Este autor también

manifiesta que la asimilación disminuye con la altitud, efecto que también se puede apreciar, ya que en el derrubio la asimilación es menor que en la morrena.

En la mayoría de las especies estudiadas en este trabajo, los valores de potencial hídrico y asimilación máxima, se encuentran dentro del rango descrito para las formas de vida reportadas por Alvizu (2004), pero para *Bidens triplinervia* (hierba), *Hydrocotyle multifida* (hierba), *Nassella mexicana* (hierba) y *Oritrophium limnophilum* (roseta), los valores registrados de asimilación máxima, se encuentran muy por arriba de los valores promedios indicados por Alvizu (2004) para cada forma de vida, teniendo que, para las hierbas, la asimilación varía entre 1 y 4  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en ambas épocas y para las rosetas, es de 4  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en la época seca y los valores obtenidos en este trabajo, para estas especies están entre 9,0 y 15,4  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . En otro trabajo sin publicar se estudia la ecofisiología de algunas hierbas encontrando que para la época húmeda alcanzan valores de asimilación máximos de 12  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (García, Z. comunicación personal), lo cual resalta los altos valores de asimilación obtenidos para la época seca de las especies antes mencionadas.

Este conjunto de valores permite establecer una serie de patrones en el comportamiento de las diferentes especies en las tres unidades geomorfológicas y para el cambio de estación. Es claro que la estación favorable para las especies es la época húmeda, ya que en esta época existe una mayor disponibilidad de agua siendo éste el principal factor limitante para las especies. A pesar que las mayores asimilaciones se registraron en el valle el exceso de agua puede tener un efecto de inhibición sobre las especies, ya que la mayoría de las especies manifestaron mayores tasas de asimilación en la morrena. Si se toman en cuenta todas las especies, se observa que éstas se pueden dividir en tres grupos de acuerdo a sus respuestas fisiológicas, un grupo presentan bajos valores de asimilación y respiración las cuales se encuentran distribuidas mayoritariamente en el derrubio, otro grupo esta constituido por especies que presentan respuestas intermedias en relación de su asimilación y respiración entre otros, las cuales se encuentran distribuidas en las tres unidades geomorfológicas y un tercer grupo localizadas en el valle, que se destacan por sus altas tasas de asimilación y respiración, todas estas

respuestas pueden estar relacionado con la disponibilidad de agua, nutrientes y oxigenación de los suelos en las tres unidades geomorfológicas.

#### **4.4.- Permite la agrupación en tipos funcionales ecofisiológicamente similares ampliar la comprensión del ecosistema?**

En este trabajo, además de proponer un conjunto de especies que responden similarmente a un conjunto de características fisiológicas, se quiere proponer un mecanismo o criterio para poder realizar una clasificación funcional de las especies, basado en un conjunto de atributos “Fuertes” (Walter y Langridge 2002), los cuales estén relacionados directamente con la respuesta de las especies a cambios en el ambiente, ya sean disturbios, disponibilidad de recursos o cambios climáticos (Chapin *et al* 1996, Walter *et al* 1999, Lavorel y Garnier 2001, 2002, y Azocar *et al* 2000), sabiendo que ésta proporcionará una herramienta efectiva para analizar la diversidad de respuestas de los ecosistemas naturales (Chapin 1993, Körner 1993, Larcher 1995, Lambers *et al* 1998).

A pesar de que se requiere una evaluación crítica del significado de cada característica con relevancia ecológica, para la existencia de una planta en un ambiente particular, este trabajo confirma que si es posible agrupar especies funcionalmente diferentes (Körner 1993, Larcher 1995) en estos ecosistemas.

Mediante el empleo de análisis de clasificación (Cluster), el cual según Owen y Gastón (2002), es la mejor herramienta para realizar este tipo de estudio, se obtuvieron cuatro grupos de especies diferenciables en sus respuestas funcionales.

En la bibliografía se puede apreciar, el esfuerzo de muchos autores por tratar de realizar una clasificación funcional, basada en características estructurales, forma de vida, tamaño de la planta y otros (atributos “Suaves” Walter y Langridge 2002; Gerdol 2005), pero al igual que como lo manifiesta Meinzer (2003), existen diferencias entre los grupos funcionales, al igual que dentro de los grupos, lo que impide su utilización en algún tipo de predicción, entre algunos de los trabajos que presentan este tipo de problema se tienen : Reich *et al* (2001) y Lyon y Sagers (2002).

Otro trabajo que emplea características fisiológicas “Fuertes” de las plantas, y lo relaciona con las forma de vida, sin presentar variaciones dentro de los grupos, es el de Azocar *et al* (2000). Esto es producto del empleo de características relacionadas, directamente con las estrategias de las formas de vida, sobre el efecto de las bajas temperaturas y sus relaciones hídricas. Los tipos funcionales ecofisiológicamente diferentes, propuestos en este trabajo, se caracterizan por no pertenecer a una misma forma de vida, teniendo como características distintivas, variaciones en sus eficiencias en el uso del agua, tasas asimilatorias, tasas respiratorias y conductancias estomáticas, haciendo factible su separación de acuerdo a sus niveles de respuesta.

De esta manera podemos decir que el primer grupo, el cual se caracteriza por presentar tasas bajas de asimilación entre otras, se encuentra principalmente en la morrena y el derrubio, siendo correlacionado este grupo con zonas de baja disponibilidad hídrica; el segundo y tercer grupo, los cuales se caracterizan por presentar tasas intermedias, se pueden localizar en las tres unidades geomorfológicas, lo cual implica que estas especies se ven poco afectadas por la disponibilidad hídrica, tendiendo de esta forma, un mayor rango de distribución; y el cuarto grupo, el cual presenta las mayores tasas y las más bajas eficiencias en el uso del agua, se encuentra restringido a el valle, ya que esta zona ofrece una mayor disponibilidad hídrica.

En contraposición a los resultados obtenidos en este trabajo, está el realizado por Foster y Brooks (2005), el cual empleando los mismos atributos utilizados en este trabajo, pero con un número mayor de individuos, encuentra que las especies estudiadas si corresponden con las formas de vida, pero estos resultados, están basados a unas pocas especies, lo cual deja la duda de que si al aumentar el número de especies mantendría el mismo comportamiento.

Unos de los objetivos de este trabajo era analizar la redundancia funcional de las especies más abundantes de la comunidad, teniendo que este parámetro no fue posible medirlo ya que la redundancia implica estudiar un gran número de especies y de esta forma encontrar que especies pudieran sustituir a otras cuando ocurra una perturbación implicando la desaparición de algunas especies. De acuerdo al bajo

número de especies que componen cada tipo funcional propuesto en este trabajo, solo se puede decir que éstas al ser las mas abundantes serian especies claves, debido a que el estudio se le realizó a un conjunto de especies (Walter 1992).

Para poder realizar este análisis, es necesario crear una base de datos que permita recopilar todos los atributos relacionados con los efectos y respuestas de las especies sobre el ecosistema, tomando en cuenta atributos suaves y fuertes para que de este modo, se puedan predecir los efectos de la perdida de especies sobre la estabilidad del ecosistema (Montserrat 1997).

La definición de grupos funcionales, provee una herramienta efectiva para analizar la diversidad de respuestas ecofisiológicas, en los ecosistemas naturales (Chapin 1993, Körner 1993, Larcher 1995, Lambers *et al* 1998); lo cual puede facilitar la predicción de la distribución futura de las especies, así como su efecto sobre el ecosistema y los procesos globales. Es necesario comprender como cambia el patrón de las especies, considerando su abundancia y respuesta a cambios ambientales o regímenes de disturbio, es por ello, que la determinación de tipos funcionales, adquiere mayor utilidad en la medida que los grupos establecidos, reflejan tanto la respuesta a factores ambientales, como el efecto sobre procesos ecosistémicos de las especies que lo conforman (Chapin *et al* 1996).

## 5.- Referencias

- Alvizu, P. 2004. Complejidad y Respuestas Funcionales de la Vegetación de Páramo a lo Largo de Gradientes Altitudinales. Tesis Doctoral Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Arroyo, M. Armesto, J. Squeo, F. & Gutiérrez, J. 1993. Global change: flora and vegetation of Chile. en: *Earth System Responses to Global Change: Contrasts between North and South America*. Mooney, H. Fuentes, E. & Kronberg, B (Eds). Academic Press, New York.
- Arroyo, M. Squeo, F. Armesto, J. & Villagrán, C. 1988. Effects of aridity on plant diversity in the northern Chile Andes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 75: 55-78.
- Ataroff, M. & Sarmiento L. 2003. Diversidad en Los Andes de Venezuela. I. Mapa de unidades ecológicas del estado Mérida. CD-ROM. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Mérida. Venezuela.
- Azócar, A. 1974. Análisis de las Características de Diferentes Hábitats en la Formación de Páramo. Trabajo de ascenso no publicado para optar a la categoría de profesor asistente. Universidad de Los Andes, Mérida. 73pp.
- Azócar, A & Monasterio, M. 1980a. Caracterización ecológica del clima en el páramo de Mucubají. en: Monasterio, M (ed). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela. 207-223.
- Azócar, A & Monasterio, M. 1980b. Estudio de la variabilidad Meso y Micro climática en el páramo de Mucubají. en: Monasterio, M (ed). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela. 225-262.
- Azócar, A. & Rada, F. 1993. Ecofisiología de Plantas de la Alta Montaña Andina. en: Azócar, A (Ed). *Ediciones del CIELAT*. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela. 83-111.
- Azócar, A. Rada, F. & Orozco, A. 1992. Relaciones Hídricas e Intercambio de Gases en dos Especies de Mangle, con Mecanismos Contrastantes de regulación de la salinidad interna. *Ecotrópicos*, 5(2): 11-19.



- Azócar, A., Rada, F. & García-Núñez, C. 2000. Aspectos ecofisiológicos para la conservación de ecosistemas tropicales. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 65: 89-94.
- Baeza, S. Paruelo, J. & Altesor, A. 2006. Caracterización Funcional de la Vegetación del Uruguay Mediante el Uso del de Sensores Remotos. *Interciencia* 31(5): 382-388.
- Barbault, R. Colwell, R. K. Dias, B. Hawksworth, D. L. Huston, M. Laserre, P. Stone, D. & Younes, T. 1991. Conceptual framework and research issues for species diversity at the community level. In O. T. Solbrig (ed). *From Genes to Ecosystems: a Research Agenda for Biodiversity*. Cambridge, Massachusetts: IUBS. 37-71.
- Baruch, Z. 1984. Ordination and classification of vegetation along and altitudinal gradient in the Venezuela páramos. *Vegetatio* 55: 115-126.
- Botkin, D. B. 1975. Functional groups of organisms in model ecosystems. em: Levin, S. A (ed). *Ecosystem Analysis and Prediction*. Philadelphia: Society for Industrial and Applied Mathematics. 98-102.
- Briceño, B. 1987. El Género *Poa* L. en el Páramo de Mucubají, Mérida Venezuela. *Revista de Ecología Latinoamericana*. 1(3 y 4): 36-51.
- Briceño, B. 1992. Intercambio de gases y relaciones hídricas en poblaciones del genero *Lupinus* en un gradiente altitudinal. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes.
- Cabrera, H.M. Rada, F. & Carvieses, L. 1998. Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes. *Oecologia*. 114: 145-152.
- Castillo, J.B. 1965. Estudio de los Suelos en las partes altas de las cuencas de los ríos Chama y Sto. Domingo. Instituto de Geografía y Conservación de los Recursos Naturales. Mérida. Venezuela.
- Chacon-Moreno, E. Naranjo, M. & Acevedo, D. 2003. Direct and Indirect Vegetation-Environment Relationships in the Flooding Savanna of Venezuela. *Ecotropicos*. 17(1): 1-13.

- Chapin, F. 1993. Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. en: Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe. Ehleringer, J. & Field, C (Eds). Academic Press.
- Chapín, F. Bret-Harte, M. Sydonia, S. & Zhong, H. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*. 7(3): 347-358.
- Colmenares-Arteaga, M. 2002. Estudio del crecimiento de *Polylepis sericea* Wedd. en el páramo venezolano. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Fariñas, M. 1975. Análisis de la vegetación de Páramo, Ordenamiento y Correlación con factores Edáficos-Climáticos. Trabajo de Ascenso. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Fariñas M. 1996. Análisis de la Vegetación y de sus Relaciones con el Ambiente Mediante Métodos Multivariantes de Ordenamiento. Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales Y Ecológicas. ULA. Mérida. Venezuela. 183pp.
- Fariñas, M. & Monasterio, M. 1980. La vegetación del páramo de Mucubají, análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. In M. Monasterio (ED.): Estudios Ecológicos en los Páramos andinos (pp. 263-307). Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Fonseca, C. & Ganade, G. 2001. Species functional redundancy, random extinctions and the stability of ecosystems. *Journal of Ecology*. 89: 118-125.
- Foster, T & Brooks, J. 2005. Functional groups based on leaf physiology: are spatially and temporally robust?. *Oecologia*. 144: 337-352.
- Friedel, M. H. Bastin, G. N. & Griffin, G. F. 1988. Range assessment and monitoring of arid lands: the derivation of functional groups to simplify vegetation data. *Journal of Environmental Management*. 27:85-97.
- García-Núñez, C., Rada, F., Boero, C., González, J., Gallardo, M., Azócar, A., Liberman-Cruz, M., Hilal, M., Prado, F. 2004. Leaf gas exchange and water relations in *Polylepis tarapacana* at extreme altitudes in the Bolivian Andes. *Photosynthetica* 42 (1): 133-138.

- Gastón, K.J. 2000. Global patterns of biodiversity. *Nature*. 405: 220-227.
- Gerdol, R. 2005. Growth performance of two deciduous *Vaccinium* species in relation to nutrient status in a subalpine heath. *Flora*. 200: 168-174.
- Gitay, H. & Noble, I.R. 1997. What are functional types and how should we seek them? En *Plant Functional Types. Their relevance to ecosystem properties and global change* (eds. Smith, T.M., Shugart, H.H., y Woodward, F.I.), Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Goldstein, G. Meinzer, F. & Monasterio, M. 1984. The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell and Environment*. 7: 179-186.
- Goldstein, G. Rada, F. & Azócar, A. 1985. Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in Andean giant rosette species. *Oecologia*. 68: 147-152.
- González, R. 1981. *Métodos de Laboratorio para el Análisis de Rutina de Suelo y Algunas Consideraciones Sobre Estos*. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de los Andes.
- Greig-Smith, P. 1964. *Quantitative Plant Ecology* Butterworths. London.
- Hooper, D.U. Solan, M. Symstad, A. Díaz, S. Gessner, M.O. Buchmann, N. Degrange, V. Grime, P. Hulot, F. Mermillod-Blondin, F. Roy, J. Spehn, E. & van Peer, L. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. en: Loereau, M. Naeem, S. & Inchausti, P (eds). *Biodiversity and ecosystem functioning*. Oxford Univ. Press. 195-208.
- Hutchinson, T. Boerner, R. Iverson, L. Sutherland, S. & Sutherland, K. 1999. Landscape patterns of understory composition and richness across a moisture and nitrogen mineralization gradient in Ohio (U.S.A) *Quercus* Forests. *Plant Ecology*. 144: 177-189.
- Körner, CH. 1993. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. en: Schulze, E.D. & Mooney, H.A (eds). *Biodiversity and Ecosystem function*. Springer, Berlin. 117-140.
- Lacroix, G. & Abbadie, L. 1998. Linking biodiversity and ecosystem Function: an introduction. *Acta Oecologica*. 19(3): 189-193.

- Lambers, H. Chapin III, F.S. & Pons, T.L. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Springer. NY.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer. Berlin.
- Lavorel, S. & Garnier, E. 2001. Aardvarck to Zyzyxia-functional groups across kingdoms. *New phytologist*. 149: 360-364.
- Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. 16: 545-556.
- Lyon, J. & Sagers, C. 2002. Correspondence analysis of functional groups in a riparian landscape. *Plant Ecology*. 164: 171-183.
- Llambí, L. Fontaoine, M. Rada, F. Saugier, B. & Sarmiento, L. 2003. Ecophysiology of Dominant Plant Species during Old-Field Succession in a High Tropical Andean Ecosystem. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 35: 447-453.
- Malagón, D. 1982. *Evolución de los Suelos en el Páramo Andino*. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela. CIDIAT. Serie: Suelos y Clima. SC-56.
- Medina, E. 1996. Diversidad Morfológica y Funcional del Grupo de Productores Primarios en Sabana. *Interciencia* 21(4): 193-202.
- Medina, E. & Huber, O. 1992. Biodiversity in savanna ecosystem. en: Solbrig, O. van Emden H. & van Oordt, P. *Biodiversity and Global Change*. IUBS. 8:137-158.
- Meinzer, F. 2003. Functional convergence in plant responses to the environment. *Oecologia*. 134: 1-11.
- Monasterio, M. 1980. El páramo de Mucubají dentro del cuadro general de los páramos venezolanos. In M. Monasterio (ED.): *Estudios Ecológicos en los Páramos andinos* (pp. 201-206). Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Montserrat, V. 1997. Efecto de la diversidad de especies en el funcionamiento de los ecosistemas. *Orsis*. 13: 105-117.
- Mooney, H. Parsons, D. & Kummerow, J. 1974. Plant development in Mediterranean climates. en: *Phenology and Seasonality Modeling*. Lieth, H (ed). Springer-Verlag. 8: 255-267.

- Mora, E. 2000. Algunas Consideraciones Sobre Muestreo. Rev. Geog. Venez. 41(1): 31-46
- Mostacedo, B. & Fredericksen, T. 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. BOLFOR. Santa Cruz, Bolivia
- Noble, I. R. 1989. Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. en: Drake, J. A. Mooney, H. A. di Castri, F. Groves, R. H. Kruger, F. J. Rejmánek, M. & Williamson, M (eds). Biological Invasions: a Global Perspective. Scientific. 301-311.
- Ochoa, G. 1981. Génesis, clasificación, y aptitud para el uso Agrícola en algunos suelos de la formación La Quinta en la Cuenca del Río Torbes (Táchira) y La Trampa (Mérida). Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Osmond, C. Pitelka, L. & Hidy, G. 1990. Plant Biology of the Basin and Range. Springer Verlag. New York.
- Owen, L. y Gastón, K. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecology Letters. 5: 402-411.
- Petchey, O & Gaston, K. 2002. Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecology Letters. 5: 402-411.
- Rada, F. 1993. Respuestas Estomáticas y Asimilatorias de CO<sub>2</sub> en Plantas de Distintas Formas de Vida a lo Largo de un Gradiente Altitudinal en la Alta Montaña Tropical Venezolana. Trabajo para optar al grado de Doctor en Ecología Tropical. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Rada, F. Azócar, A. González, J. & Briceño, B. 1998. Leaf gas exchange in *Espeletia schultzii* Wedd, a giant caulescent rosette species, along an altitudinal gradient in the Venezuela Andes. Acta Oecologia 19(1): 73-79.
- Rada, F. Goldstein, G. Azócar, A. & Meinzer, F. 1985. Daily and Seasonal Osmotic Changes in a Tropical Treeline Species. Journal of Experimental Botany. 36(167): 989-1000.
- Rada, F. Goldstein, G. Azócar, A. & Torres, F. 1987. Supercooling along an Altitudinal Gradient in *Espeletia schultzii*, a Caulescent Giant Rosette Species. Journal of Experimental Botany. 38(188): 491-497.

- Rada, F. Azócar, A. Briceño, B. González, J. & García-Núñez, C. 1996. Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species. *Trees*. 10: 218-222.
- Rada, F. González, J. Azócar, A. Briceño, B. & Jaimez, R. 1992. Net photosynthesis-leaf temperature relations in plant species with different height along an altitudinal gradient. *Acta Oecologica*. 13(5): 535-542.
- Rangel, S. 2004. Ecofisiología de la Regeneración de *Polylepis sericea* WEDD: Tipo de Reproducción y Mecanismos de Resistencia a las Temperaturas Congelantes. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Reich, P. Tilman, D. Craine, J. Ellsworth, D. Tjoelker, M. Knops, J. Wedin, D. Naeem, S. Bahaeddin, D. Goth, J. Bengtson, W. y Lee, T. 2001. Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO<sub>2</sub> and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. *New Phytologist*. 150: 435-448.
- Root, R. B. 1967. The niche exploration pattern of a blue grey gnatcatcher. *Ecological Monographs*. 37: 317-350.
- Sanchez-González, A. & López-Mata, A. 2003. Clasificación y ordenamiento de la vegetación del norte de la Sierra Nevada, a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*. 74(1): 47-71.
- Sarmiento, L. Llambí, L.D. Escalona, A. & Márquez, N. 2003. Vegetación patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the tropical Andes. *Plant Ecology*. 166: 63-74.
- Schubert, C. 1980. Aspectos geológicos de Los Andes venezolanos: historia, breve síntesis. El cuaternario y bibliografía. In M. Monasterio (ED.): *Estudios Ecológicos en los Páramos andinos* (pp. 29-46). Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Shao, G. Shugart, H & Hayden, B. 1996. Functional classifications of coastal barrier island vegetation. *Journal of Vegetation Science*. 7(3): 391-396.

- Skarpe, C. 1996. Plant functional types and climate in a southern African savanna. *Journal of Vegetation Science*. 7(3): 397-404.
- Sosa, J. 1999. Génesis y Distribución de los Suelos en la cuenca alta del Río Santo Domingo. Sector Mucubají. Estado Mérida. Venezuela. Trabajo Especial de Grado Presentado Ante la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de los Andes.
- Squeo, F. Osorio, R. & Arancio, G. 1994. Flora de los Andes de Coquimbo: Cordillera de Doña Ana. Ediciones Universitarias de la Serena. La Serena.
- Squeo, F. Rada, F. Azócar, A. & Goldstein, G. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: Is equally represented in species with different plant height?. *Oecologia*. 86: 378-382.
- Tilman, D. 2001. Functional diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*. 3: 109-120.
- Torres, S. 1993. Métodos de Análisis de Suelos y Plantas Utilizados en el Laboratorio General del Instituto de Edafología. Facultad de Agronomía. Universidad Central de Venezuela.
- Walker, B. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*. 9: 747-752.
- Walter, B. & Langridge, J. 2002. Measuring Functional Diversity in Plant Communities with Mixed Life Forms: A Problem of Hard and Soft Attributes. *Ecosystems*. 5: 529-538.
- Walter, B. Kinzing, A. & Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*. 5: 529-538.
- Woodward, F.I. & Cramer, W. 1996. Plant functional types and climatic changes: Introduction. *Journal of Vegetation Science*. 7(3): 306-308.
- Woodward, F.I. 1987. *Climate and Plant Distribution*. University of Cambridge. New York. USA.

## Anexos

**Anexo 1:** Nombre completo y abreviatura de las especies estudiadas en las tres unidades geomorfológicas.

<b>Nombre Completo</b>	<b>Abreviatura</b>
<i>Acaena cylindrostachya</i> Ruiz & Pav.	Aca cyl
<i>Aciachne acicularis</i> Laegaard	Aci aci
<i>Agrostis aff. subpatens</i> Hitchc.	Agr aff.
<i>Agrostis jahnii</i> Luces	Agr jah
<i>Agrostis scabra</i> Willd.	Agr sca
<i>Agrostis toluensis</i> Kunth	Agr tol
<i>Agrostis trichodes</i> (Kunth) Roem. & Schult.	Agr tri
<i>Agrostis turrialbae</i> Mez	Agr tur
<i>Arcytophyllum nitidum</i> (Kunth) Schltld.	Arc nit
<i>Arenaria jahnii</i> S.F. Blake	Are jah
<i>Azorella julianii</i> Math	Azo jul
<i>Baccharis tricuneata</i> (L. f.) Pers.	Bac tri
<i>Bartsia laniflora</i> Benth.	Bar lan
<i>Belloa longifolia</i> (Cuatrec. & Aristeg.) Sagást. & M.O. Dillon	Bel lon
<i>Bidens triplinervia</i> Kunth	Bid tri
<i>Bromus carinatus</i> Hook. & Arn.	Bro car
<i>Calamagrostis pittieri</i> Hack.	Cal pit
<i>Carex amicta</i> Boott	Car ami
<i>Carex bonplandii</i> Kunth	Car bon
<i>Carex humboldtiana</i> Steud.	Car hum
<i>Carex virescens</i> Muhl. ex Willd.	Car vir
<i>Castilleja fissifolia</i> L. f.	Cas fis
<i>Cortaderia nitida</i> Pilg.	Cor nit
<i>Elymus cordilleranus</i> Davidse & R.W. Pohl	Ely cor
<i>Equisetum bogotense</i> Kunth	Equ bog
<i>Espeletia schultzii</i> Wedd.	Esp sch
<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. ex Griseb.	Gal hyp
<i>Gaultheria aff. buxifolia</i> Willd.	Gau aff.
<i>Geranium aff. lindenianum</i> Turcz.	Ger aff.
<i>Geranium chamaense</i> Pitt.	Ger cha
<i>Geranium jahnii</i> Standl.	Ger jah
<i>Geranium meridense</i> Pittier	Ger mer
<i>Geranium multiceps</i> Turcz.	Ger mul
<i>Gnaphalium meridanum</i> Aristeg.	Gna mer
<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.	Hes obt



**Anexo 1 (Continuación):** Nombre completo y abreviatura de las especies estudiadas en las tres unidades geomorfológicas.

<b>Nombre Completo</b>	<b>Abreviatura</b>
<i>Hydrocotyle multifida</i> A. Rich.	Hyd mul
<i>Hypericum jahnii</i> R. Keller	Hyp jah
<i>Hypericum juniperinum</i> Kunth	Hyp jun
<i>Hypericum laricifolium</i> Juss.	Hyp lar
<i>Hypochoeris setosa</i> (Wedd.) Rusby	Hyp set
<i>Isoetes karstenii</i> A. Braun	Iso kar
<i>Lachemilla fulvescens</i> (L.M. Perry) Rothm.	Lac ful
<i>Lachemilla hirta</i> (L.M. Perry) Rothm.	Lac hir
<i>Lachemilla moritziana</i> Damm.	Lac mor
<i>Lachemilla ramosissima</i> Rothm	Lac ram
<i>Lachemilla verticillata</i> (Fielding & Gardner) Rothm.	Lac ver
<i>Lobelia tenera</i> Kunth	Lob ten
<i>Lucilia aff. radians</i> (Benth.) Cuatrec.	Luc aff.
<i>Lucilia radians</i> (Benth.) Cuatrec.	Luc rad
<i>Luzula racemosa</i> Desv.	Luz rac
<i>Monticalia pachypus</i> (Greenm.) C. Jeffrey	Mon pac
<i>Muhlenbergia ligularis</i> (Hack.) Hitchc.	Muh lig
<i>Muhlenbergia volcanica</i>	Muh vol
<i>Nassella linearifolia</i> (E. Fourn.) R.W. Pohl	Nas lin
<i>Nassella mexicana</i> (Hitchc.) R.W. Pohl	Nas mex
<i>Noticastrum marginatum</i> (Kunth) Cuatrec.	Not mar
<i>Oenothera cuprea</i> Schltldl	Oen cup
<i>Oenothera epilobiifolia</i> Kunth	Oen epi
<i>Oritrophium limnophilum</i> (Sch. Bip.) Cuatrec.	Ori lim
<i>Ortachne erectifolia</i> (Swallen) Clayton	Ort ere
<i>Oxylobus glanduliferus</i> (Sch. Bip. ex Benth. & Hook. f.) A. Gray	Oxy gla
<i>Paspalum lineispatha</i> Mez	Pas lin
<i>Pernettya elliptica</i> DC.	Per ell
<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) Sleumer	Per pro
<i>Polylepis sericea</i> Wedd.	Pol ser
<i>Potentilla heterosepala</i> Fritsch.	Pot het
<i>Rumex acetosella</i> L.	Rum ace
<i>Senecio formosus</i> Kunth	Sen for
<i>Sisyrinchium tinctorium</i> Kunth	Sis tin
<i>Sisyrinchium micranthum</i> Cav.	Sis mic
<i>Stachys aff. venezuelana</i> Briq.	Sta aff.
<i>Stachys venezuelana</i> Briq.	Sta ven
<i>Trisetum irazuense</i> (Kuntze) Hitchc.	Tri ira
<i>Valeriana parviflora</i> Hoeck.	Val par



**Anexo 2:** *Hypericum laricifolium*.



**Anexo 3:** *Hypericum juniperinum*.





**Anexo 4:** *Sisyrrinchium tinctorium*.



**Anexo 5:** *Acaena cylindrostachya*.





**Anexo 6:** *Bidens triplinervia*.



**Anexo 7:** *Oritrophium limnophilum*.





**Anexo 8:** *Espeletia schultzei*.



**Anexo 9:** *Hydrocotyle multifida*.





**Anexo 10:** *Ortachne erectifolia*.



**Anexo 11:** *Geranium chamaense*.



**Anexo 12:** *Carex amicta*.



**Anexo 13:** *Nassella mexicana*.





**Anexo 14:** *Valeriana parviflora*.



**Anexo 15:** *Polylepis sericea*.