



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS
POSTGRADO EN ECOLOGÍA TROPICAL



**HETEROGENEIDAD DE LA VEGETACION EN UN PAISAJE DE ORIGEN
GLACIAL EN EL PÁRAMO DE LAS CRUCES, SIERRA DE LA CULATA,
MÉRIDA, VENEZUELA**

Autor: Andrés Felipe Oyola Vergel

Mérida, 7 de mayo de 2009

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS
POSTGRADO EN ECOLOGÍA TROPICAL**

**HETEROGENEIDAD DE LA VEGETACION EN UN PAISAJE DE ORIGEN
GLACIAL EN EL PÁRAMO DE LAS CRUCES, SIERRA DE LA CULATA,
MÉRIDA, VENEZUELA**

Tesis de Magíster Scientiae en Ecología Tropical

Autor: Andrés Felipe Oyola Vergel

Tutor: Mario Ramón Fariñas

Cotutor: Eulogio Chacón Moreno

Mérida, 7 de mayo de 2009

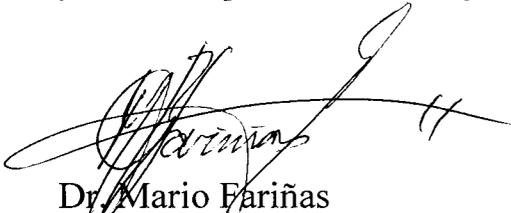
VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **Trabajo de Grado de Maestría** presentado por **Andrés Felipe Oyola Vergel**, realizado bajo la tutoría del Dr. **Mario Fariñas** y la cotutoría del Dr. **Eulogio Chacón**, presentado como requisito para optar al título de **Magíster Scientiae en Ecología Tropical**, que se titula:

“Heterogeneidad de la Vegetación en un Paisaje de Origen Glacial en el Páramo de las Cruces, Sierra de la Culta, Mérida-Venezuela”

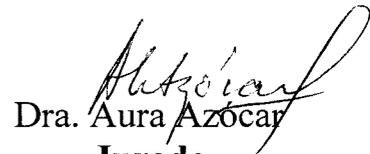
Hacen constar lo siguiente:

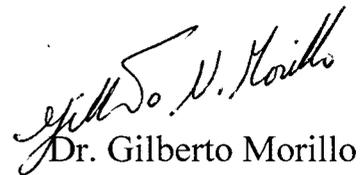
PRIMERO: que hoy 27 de febrero de 2009 a las 9:30 a.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Mario Fariñas. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 10:00 a.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación de la Tesis presentada a requerimiento del jurado en el Salón A-09 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación y discusión, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el Trabajo de Grado de Maestría a nuestra consideración.


Dr. Mario Fariñas
Tutor


Dr. Luis Daniel Llambi
Jurado




Dra. Aura Azócar
Jurado


Dr. Gilberto Morillo
Jurado

Dedicatorias

Este trabajo esta dedicado a cuatro personas
con profundos vínculos personales, familiares y vivénciales:

 Mi madre Aura Leonor Vergel,
 tu gallardía es fuente de aprendizaje y motivación constante,
 mil gracias, tu apoyo incondicional es digno de admirar y de recompensar,

 A doña Ana, mi abuela,
 que siempre esta presente en mi mente, en todos lados, a cualquier hora,
 gracias por tus profundas enseñanzas y charlas amenas,
 soy lo que soy por ti,

 A mis hermanos, Sebas y Ernest,
 La fuente de mi vida, mi motor, mi preocupación, mi alegría, mi resguardo,
 mil gracias por tolerar y sobre todo por escuchar mi constante discurso,
 lo hago por ustedes y para ustedes

y por último, al sistema ecológico más agreste de los andes venezolanos,

 EL PARAMO ALTIANDINO,
 tu compleja belleza y dinámica complicaron mi vida,
 pero la enlazaron para siempre

Agradecimientos

En primera instancia al personal humano que permitió
que esta investigación se llevara a cabo:

Al COMANDANTE FARIÑAS, infinitos son los días de trabajo constante, de regaños justificables, de alegrías encontradas, de experiencias nuevas, de análisis profundos, de discusiones placenteras y emocionantes; mil gracias por los obsequios académicos y personales, y sobre todo, por ser la chispa que impulso mí despedida de la Fitosociología, para luego involucrarme en el fascinante mundo de los análisis numéricos.

Al Alex Nieto y Maribel Colmenares, toda la paciencia y apoyo a lo largo de este proceso, personas como ustedes se quieren y aprecian, gracias viejo Alex por las constantes discusiones en campo y por lo momentos extra académicos compartidos,

A, Anairamiz y su Hermana reina, sin las dos no hubiese sido posible la realización del proyecto, gracias por el apoyo prestado, la compañía, la confianza y ante todo por hacerme sentir como en casa, en hora buena, esto también es para ustedes,

Al Eulogio y Dimas, por el apoyo brindado en la investigación, sus asesorías paisajísticas y geomorfológicas se convirtieron en elementos trascendentales en el desarrollo de la investigación,

Al trío mágico, jejejeje, Patricia, Nancy y Darcy, con personas como ustedes, la vida tiene sentido, mil gracias por las charlas agradables, chistosas, productivas y por lo buenos "TINTOS" y cig..... compartidos en el chuchero,

A Idalba, por la paciencia y colaboración prestada desde el inicio del postgrado, mil gracias por el apoyo y por las sonrisas constantes,

Al viejo Jhonny, todos los agradecimientos por el extenuante y riguroso trabajo de campo, personas como vos, se llevan presentes,

A Rafael, un nuevo pana, tus asesorías, discusiones, criticas y comentarios fueron particularmente especiales e importantes en esta recta final, un abrazo, y si, ya entregue el documento final, jejejejeje

A Tereza, por la amistad, aprecio y confianza depositada, mil gracias por facilitarnos parte de la Posada "Santa Bárbara", sin esas comodidades, el confort no hubiese sido lo mismo,

A Benito Briceño, por la identificación del material vegetal, y por las intensas charlas políticas que te trasladan a través de la historia, gracias profesor, tu apoyo y palabras de aliento fueron importantes en esta recta final,

A Julia, por las asesorías paisajísticas en los momentos más indicados y precisos,

A Nataly, por el profundo apoyo, tolerancia, entrega, admiración y ganas de que las cosas se hagan bien, mil gracias SHIHIRA, y esto también es para ti,

A Leo Negro, por las asesorías técnicas, el apoyo, confianza y amistad ofrecida desde el inicio,

A los jurados, Prof. Aura Azocar, Prof. Luís Daniel Llambi y Prof. Gilberto Murillo, por la paciencia prestada, por sus claras y concretas sugerencias, con su valioso aporte el trabajo quedo mucho mejor, y a todos aquellos profesores que me invitaron a una salida de campo, Fariñas, Rafael, Eulogio, Dimas, Teresa, Fermín, Anairamiz, con este tipo de actividades, la formación no hubiese sido integra,

Ah.....quiero finalizar con la excelente moraleja del relato pedagógico del conejo y el zorro, muy bien relatado por Fariñas en las sabanas del estado Guárico, "No importa si el tema escogido no es novedoso, si el titulo de la tesis no es el indicado, si la metodología no es las más acertada, lo mas importante es el TUTOR.

En segunda instancia a la Instituciones
que apoyaron la investigación:

A PROVITA, que a través de las beca N°_2007_04 del programa de Iniciativa de Especies Amenazadas (IEA), me permitió realizar mi trabajo de campo con total calma.

A Biodiversity Conservation Organization (IDEA WILD) que a través del soporte N°_19_2007, colaboro con la donación de materiales técnicos y logísticos relacionados con la tesis.

Al CDCHT (Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico) por su apoyo financiero a través del proyecto C-1429-06-01.

A la División de Postgrados de la Facultad de Ciencias, por la ayuda económica otorgada desde el 01/01/05 hasta el 15/12/05.

A la Universidad de los Andes, y especialmente a la Facultad de Ciencias, que se convirtió en mi segundo hogar.

Al ICAE (Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas) y al PET (Postgrado en Ecología Tropical), por su dinámica particular, por las facilidades prestadas, por la rigurosidad académica, y por el personal humano que lo integra.

Al LABORATORIO de Suelos de la Escuela de Geografía de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de los Andes,

Dedicatorias.....	i
Agradecimientos.....	ii
INDICE GENERAL.....	v
Índice de Figuras.....	viii
Índice de Tablas.....	xi
Índice de Fotografías.....	xiii
Anexos.....	xiv
Resumen.....	xvii
Capitulo 1: INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 HIPÓTESIS.....	15
1.2 OBJETIVOS.....	15
1.2.1 General.	15
1.2.2 Específicos.....	15
Capitulo 2: AREA DE ESTUDIO.....	16
2.1 ASPECTOS GEOGRÁFICOS.....	17
2.2 CONDICIONES CLIMÁTICAS Y MICROCLIMÁTICAS.....	18
2.3 GEOLOGÍA.....	19
2.4 GEOMORFOLOGÍA.....	19
2.5 SUELOS.....	20
2.6 VEGETACIÓN.....	21
Capitulo 3: MATERIALES Y METODOS.....	24
3.1 TOMA DE DATOS.....	25
3.2 CARACTERIZACIÓN DEL PAISAJE.....	25
3.2.1 Fase Inicial.....	25
3.2.2 Fase de Campo.....	30
3.2.3 Fase Final.....	31

3.3 CARACTERIZACIÓN DE LA VEGETACIÓN.....	36
3.3.1 Registro de Atributos y Selección de Censos.....	36
3.3.2 Lista y Colecta de las Especies.....	36
3.4 CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL.....	37
3.4.1 Factores Microclimáticos.....	37
3.4.2 Factores Físicos y/o Topográficos.....	37
3.4.3 Factores Edáficos.....	38
3.5 ANÁLISIS DE LOS DATOS.....	38
3.5.1 Clasificación.....	40
3.5.2 Diversidad.....	40
3.5.3 Ordenamiento.....	42
3.5.4 Respuestas de las Especies a Factores Ambientales.....	43
Capítulo 4: RESULTADOS Y DISCUSIONES.....	49
4.1 ANÁLISIS DEL PAISAJE.....	50
4.2 ANÁLISIS MICROCLIMÁTICO.....	58
4.3 ANÁLISIS DE FACTORES AMBIENTALES.....	62
4.3.1 Aspectos Generales.....	62
4.3.2 Ordenamiento de los Factores.....	65
4.4 ANÁLISIS DE VEGETACIÓN.....	72
4.4.1 Caracterización Fisonómico – Florística.....	72
4.4.2 Clasificación.....	75
4.4.3 Diversidad.....	80
4.4.4 Ordenamiento.....	85
4.4.5 Respuesta de las Especies a Factores Ambientales.....	94
Capítulo 5: DISCUSIÓN.....	102
5.1 PAISAJE.....	103
5.2 MICROCLIMA.....	105
5.3 FACTORES AMBIENTALES.....	107
5.4 COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y FISONOMÍA.....	109

5.5 CLASIFICACIÓN Y DIVERSIDAD.....	111
5.6 ORDENAMIENTO.....	113
5.7 RESPUESTA DE LAS ESPECIES A FACTORES AMBIENTALES.....	115
CONCLUSIONES.....	119
BIBLIOGRAFÍA.....	121
ANEXOS.....	128

Índice de Figuras

Figura 1. Localización del Área de Estudio en el contexto Nacional, Regional y Local.....	17
Figura 2. Mapa preliminar de unidades geomorfológicas presentes en el circo glacial en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata.....	27
Figura 3. Mapa preliminar de unidades fisonómicas presentes en el circo glacial en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata.....	28
Figura 4. Mapa preliminar de unidades de paisaje (Estratos de Muestreo) en el circo glacial en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata.....	29
Figura 5. Mapa de unidades geomorfológicas presentes en el circo glacial en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata.....	32
Figura 6. Mapa de unidades fisonómicas presentes en el circo glacial en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata.....	33
Figura 7. Mapa de unidades de paisaje (Estratos de Muestreo) en el circo glacial en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata.....	34
Figura 8. Distribución de las unidades del paisaje en relación al área. En el eje X se muestra los nombres abreviados de los códigos de las unidades de paisaje.....	53
Figura 9. Temperaturas registradas a nivel de suelo entre diciembre de 2006 y marzo de 2007 en dos sensores ubicadas en diferente exposición en el circo glacial: 1) sensor S en talud de gelifracción y 2) sensor WNW en talud de gelifracción.....	59
Figura 10. Temperaturas registradas a nivel de suelo entre diciembre de 2006 y marzo de 2007 en una microestación ubicada en el fondo de un valle fluvio-glacial en el circo glacial.....	60
Figura 11. Ordenamiento de las 73 muestras de suelo en los dos primeros ejes mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP). La nube de puntos se encuentra disgregada en el plano, pero su mayor concentración se localiza en la parte central y parte derecha del plano de ordenamiento. A la izquierda del plano la dispersión de los censos es mayor.....	65
Figura 12. Distribución de las unidades geomorfológicas sobre el plano de ordenamiento generado en el Análisis de Componentes Principales (ACP). Las abreviaturas representan: C: cubeta, M: morrena, AR: arista, DL: derrubios de ladera, LS: laderas de solifluxión, TG: talud de gelifracción, V: valle o fondo de valle y ML: microescalones de ladera.....	66

- Figura 13. Correlación de los factores edáficos con los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (ACP). Las abreviaturas representan: ALT: Altitud, PEN: % Pendiente, ARC: % Arcilla, Are: % Arena, LIM: % Limo, GRA: Grava Superficial (gr), CC: Capacidad de Campo (1/3 atm), PMP: Punto de Marchites Permanente (15 atm), pH: pH en Agua, CO: % Carbono Orgánico, MO: % Materia Orgánica, N: Nitrógeno meq/100gr, CIC: Capacidad de Intercambio Catiónico (meq/100 gr), Ca: Calcio meq/100 gr, Mg: Magnesio meq/100 gr, y Na: Sodio meq/100 gr.....**68**
- Figura 14. Frecuencias de las 9 formas de vida observadas en el circo glacial siguiendo la clasificación de Vareschi (1970). La leyenda representa: Ar: Arbustos, Are: Arbustos enanos, C: Caulirrosulas, PM: Plantas en Macolla, H: Hierbas, S: Sufrúctices, G: Geófitas, PA: Plantas Arrosetadas y PC: Plantas en Cojín. La importancia numérica de las 7 formas de vida principales en el área de estudio es H, PM, PA, Are, PC, C, S, Ar y G.....**73**
- Figura 15. Dendrograma resultado del análisis de agrupamiento de los censos. Las divisiones marcadas indican los niveles en donde se producen los grupos florísticos.....**76**
- Figura 16. Distribución del número de especies (No) por comunidad vegetal para el circo glacial del páramo de Las Cruces. Las abreviaturas representan: HR: Herbazal Rosetal, R: Rosetal, RH: Rosetal Herbazal, C: Cojines, DP: Desierto Periglacial, PH: Pastizal Herbazal, AHh: Arbustal Herbazal húmedo, AHs: Arbustal Herbazal seco, ARa: Arbustal Rosetal alto y ARb: Arbustal Rosetal bajo.....**83**
- Figura 17. Ordenamiento de los 73 censos en los dos primeros ejes mediante el Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL). La nube de puntos se encuentra acumulada en el primer cuadrante del plano, se observa la mayor concentración de censos en la parte izquierda del cuadrante donde es mayor su dispersión; caso contrario de los censos de la parte derecha donde es menor su concentración y su dispersión.....**86**
- Figura 18. Ordenamiento de las especies correspondientes a los censos de la figura anterior mediante el ACL. Se señalan algunas especies en el plano de ordenamiento: con coordenadas negativas sobre el primer eje: ARCNIT: *Arcytophilum nitidum*; sobre el segundo eje: ESPSCH: *Espeletia schultzii*, OXYGLA: *Oxylobus glanduliferus*, VALPAR: *Valeriana parviflora* y ESPBAT: *Espeletia batata*. Especies con coordenadas positivas en el centro del plano: HYPLAR: *Hypericum laricifolium*, ACIACI: *Achiachne acicularis*, AGRBRE: *Agrostis breviculmis* AREMUS: *Arenaria muscifomes* y LACMOR: *Lachemilla moritziana*. Especies con coordenadas positivas en los extremos de los ejes: CARAMI: *Carex amicta*, HYPJUN: *Hypericum juniperinum*, POTHET: *Potentilla heterosepala*, LAEMIM: *Laennesia mima* PENIMB: *Pentacalia imbricatifolia*, DRACHI: *Draba chionophilla*, CASFIS: *Castilleja fissifolia*, COETIM: *Coespeletia timotensis*, y SENFOR: *Senecio formosus*.....**87**

Figura 19. Representación cualitativa de la fisonomía de la vegetación sobre el plano de ordenamiento con el Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL). Obsérvese la segregación espacial de cada unidad fisonómica en el plano cualitativo.....**89**

Figura 20. Correlación de los factores edáficos con los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL). Las abreviaturas representan: ALT: altitud, PEN: % Pendiente, ARC: % Arcilla, Are: % arena, LIM: % Limo, GRA: Grava Superficial (gr), CC: Capacidad de Campo (1/3 atm), PMP: Punto de Marchites Permanente (15 atm), pH: pH en Agua, CO: % Carbono Orgánico, MO: % Materia Orgánica, N: Nitrógeno meq/100gr, C/N: Relación Carbono/Nitrógeno, CIC: Capacidad Intercambio Catiónico (meq/100 gr), Ca: Calcio meq/100 gr, Mg: Magnesio meq/100 gr y Na: Sodio meq/100 gr. El primer eje se asocia con un gradiente de drenaje interno y externo conjuntamente con un gradiente de acumulación de materiales minerales y el segundo eje se asocia con un gradiente altitudinal y de fertilidad expresado en la acumulación de materiales orgánicos.....**91**

Índice de Tablas

Tabla 1. Ejemplo de perfil ecológico de <i>Valeriana parviflora</i> con respecto a la Altitud. La especie es más frecuente de lo esperado en sitios con altitudes entre 3.901 – 4.100 msnm, es indiferente en sitios con altitudes entre 4.105 – 4.250; y es menos frecuente de lo esperado en sitios con altitudes entre 4.252 – 4.400 msnm.....	47
Tabla 2. Ejemplo de perfil ecológico de <i>Valeriana parviflora</i> con respecto al porcentaje de Pendiente. La especie es menos frecuente de lo esperado en sitios con pendientes entre 1% y 20% como fondos de valle, microescalones de ladera y cubetas de sobreexcavamiento. Es indiferente a sitios con pendientes entre 21% y 40%, y es más frecuente de lo esperado en sitios con pendientes superiores a 40% como laderas de soliflucción.....	48
Tabla 3. Características Generales del mapa de unidades de paisaje presentes en el circo glacial.....	51
Tabla 4. Valores promedio de las medias, mínimas, máximas y oscilaciones de las tres exposiciones, entre diciembre de 2006 y marzo de 2007 en el circo glacial.....	61
Tabla 5. Valores promedios, desviaciones estándar (DE), mínimas y máximas de las variables ambientales medidas en las 73 muestras superficiales de suelo.....	52
Tabla 6. Proporción de las clases textuales en los suelos del área de estudio, es de notar el evidente predominio de suelos Franco arenosos y la ausencia de suelos arcillosos.....	63
Tabla 7. Coeficientes de correlación de Pearson ($P<0,05$) de los factores ambientales para los ejes 1 y 2 generados por el Análisis de Componentes Principales (ACP). El asterisco (*) señala las variables significativas con el eje 1 y el trébol (♣) las variables significativas con el eje 2.....	69
Tabla 8. Relaciones de los grupos y subgrupos de censos con las variables físicas del ambiente. En abreviatura la variable de pendiente (P) y exposición al sol (EXP).....	78
Tabla 9. Diversidad Gama de la vegetación presente en el circo glacial mediante los Números de Hill.....	80
Tabla 10. Resumen de los Números de Hill para las 11 comunidades vegetales presentes en el circo glacial del Páramo de Las Cruces.....	82
Tabla 11. Valores promedios, medianas, desviaciones estándar (DE), mínimas y máximas de la riqueza de especies (No) en cada tipo de comunidad vegetal presente en el circo glacial del Páramo de Las Cruces.....	84

- Tabla 12. Coeficientes de correlación de Pearson ($P_{0,20} < 0,05$) de los factores ambientales para los ejes 1 y 2 generados por el ACL. El asterisco (*) señala las variables significativas con el eje 1 y el trébol (♣) las variables significativas con el eje 2.....**92**
- Tabla 13. Resumen del catálogo de respuesta de 79 especies al componente topográfico y físico del suelo. Las abreviaturas representan PEN: % Pendiente, ALT: Altitud, A: % Arcilla, L: % Limo, GRA: Grava Superficie (gr), PMP: Pun. Marc. Permanente (meq/100gr), CC: Cap. de Campo (meq/100gr). La S: representa que la especie está asociada significativamente con el factor, y el NS: que no está asociada con el factor.....**96**
- Tabla 14. Resumen de la respuesta de 79 especies al componente químico del suelo. Las abreviaturas constituyen: MO: % Materia Orgánica; N: Nitrógeno (meq/100gr); C/N: Relación C/N; CIC: Capacidad de Intercambio Catiónico (meq/100gr); pH: pH; Mg: Magnesio (meq/100gr); Ca: Calcio (meq/100gr) y Na: Sodio. La S: representa que la especie está asociada significativamente con el factor, y el NS: que no está asociada con el factor.....**98**

Índice de Fotografías

Fotografía 1. Suelos rizados por hielo acicular, efecto directo de los ciclos diarios de congelamiento y descongelamiento.....	1
Fotografía 2. Circo Glacial en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata. Mérida.....	16
Fotografía 3. Formaciones Vegetales Típicas del Circo Glacial.....	24
Fotografía 4. Ubicación de un Censo Florístico (UM) en una comunidad de Arbustal Herbazal húmedo en un Fondo de Valle.....	49
Fotografía 5. Comunidad Típica de un Herbazal Rosetal de <i>Castilleja</i> , <i>Rumex</i> , <i>Senecio</i> y <i>Coespeletia</i> en una Ladera de Soliflucción.....	103

Anexos

Anexo 1. Lista de Plantas Colectadas e Identificadas en el Páramo de Las Cruces.....	128
Anexo 2. Lista de Plantas Colectadas en los 5 Humedales presentes en el Circo Glacial (3900 – 4400 msnm).....	131
Anexo 3. Lista Final de Especies utilizadas para el Análisis de Vegetación.....	132
Anexo 4. Comunidad de Arbustal Rosetal bajo de <i>Hypericum laricifolium</i> y <i>Espeletia schultzei</i> en una ladera de solifluxión.....	134
Anexo 5. Comunidad de Arbustal de <i>Hypericum laricifolium</i> , <i>Valeriana parviflora</i> y <i>Oxylobus glanduliferus</i> en una ladera de solifluxión.....	134
Anexo 6. Comunidad de Arbustal Rosetal de altura de <i>Coespeletia timotensis</i> e <i>Hypericum laricifolium</i> en una ladera de solifluxión.....	135
Anexo 7. Comunidad de Arbustal Herbazal seco de <i>Hypericum laricifolium</i> y <i>Rumex acetosella</i> en una morrena.....	135
Anexo 8. Comunidad de Rosetal propiamente dicho de <i>Coespeletia timotensis</i> en una ladera de solifluxión y en un talud de gelifracción.....	136
Anexo 9. Comunidad de Rosetal Herbazal de <i>Coespeletia timotensis</i> , <i>Rumex acetosella</i> y <i>Castilleja fissifolia</i> en la cima de una morrena.....	136
Anexo 10. Comunidad vegetal de Desierto Periglacial de <i>Rumex acetosella</i> , <i>Coespeletia timotensis</i> , <i>Pentacalia imbricatifolia</i> , <i>Draba chionophila</i> , <i>Mona meridensis</i> , <i>Agrostis breviculmis</i> y <i>Aciachne acicularis</i> en una ladera de solifluxión.....	137
Anexo 11. Comunidad vegetal de Cojines de <i>Aciachne acicularis</i> en el fondo de un valle.....	137
Anexo 12. Comunidad de Pastizal Herbazal de <i>Agrostis breviculmis</i> , <i>Potentilla heterosepala</i> y <i>Carex amicta</i> en microescalones de ladera.....	138
Anexo 13. Comunidad de Arbustal Herbazal húmedo de <i>Hypericum juniperinum</i> , <i>Carex amicta</i> y <i>Rhizocephalum candollei</i> en microescalones de ladera.....	138
Anexo 14. Perfiles de respuesta ecológica de 28 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto a la Altitud, dividida en tres estados: 1) 3.906 - 4.100msnm, 2) 4.105 - 4.250 msnm, y 3) 4.252 - 4.400 msnm.....	140

- Anexo 15. Perfiles de respuesta ecológica de 25 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto al porcentaje de Pendiente, dividida en tres estados: (1) 1% - 20% (2) 21% - 40% y (3) 41% - 81%.....**142**
- Anexo 16. Perfiles de respuesta ecológica de 21 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto al Punto de Marchitez Permanente (15 atm), dividido en tres estados: (1) 8.9 – 22.5 (2) 23.2 – 30.1 y (3) 30.2 – 86.5.....**144**
- Anexo 17. Perfiles de respuesta ecológica de 20 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto al contenido de Magnesio (meq/100g), dividido en tres estados: (1) 0.01 – 0.06 (2) 0.07 – 0.71 y (3) 0.72 – 44.4.....**146**
- Anexo 18. Perfiles de respuesta ecológica de 20 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto al contenido de Calcio (meq/100g), dividido en tres estados: (1) 0.0 – 0.09 (2) 0.1 – 0.52 y (3) 0.69 – 20.7.....**148**
- Anexo 19. Perfiles de respuesta ecológica de 19 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto al porcentaje de Materia Orgánica, dividida en tres estados: (1) 0.52% - 5.86% (2) 5.87% - 9.93% y (3) 10% - 35.8%.....**150**
- Anexo 20. Perfiles de respuesta ecológica de 19 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto al contenido de Nitrógeno (meq/100g), dividido en tres estados: (1) 0.01 - 0.03 (2) 0.20 - 0.30 y (3) 0.31 - 1.84.....**152**
- Anexo 21. Perfiles de respuesta ecológica de 17 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto al porcentaje de Limo, dividido en tres estados: (1) 12% - 24% (2) 25% - 30% y (3) 31% - 40%.....**154**
- Anexo 22. Perfiles de respuesta ecológica de 15 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto a la Capacidad de Intercambio Catiónico (meq/100g), dividida en tres estados: (1) 3 – 8.6 (2) 8.7 – 12.6 y (3) 12.7 – 56.9.....**156**
- Anexo 23. Perfiles de respuesta ecológica de 14 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto al porcentaje de Arcilla, dividida en tres estados: (1) 2% - 4% (2) 5% - 8% y (3) 9% - 16%.....**158**
- Anexo 24. Perfiles de respuesta ecológica de 12 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto al contenido de Sodio (meq/100g), dividido en tres estados: (1) 0.01 – 0.03 (2) 0.04 – 0.29 y (3) 0.30 – 4.7.....**160**
- Anexo 25. Perfiles de respuesta ecológica de 10 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto a la Capacidad de Campo (1/3 atm), dividido en tres estados: (1) 8.9 – 22.5 (2) 23.2 – 30.1 y (3) 30.2 – 86.5.....**162**
- Anexo 26. Perfiles de respuesta ecológica de 8 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto a la Relación Carbono/Nitrógeno (meq/100g), dividida en tres estados: (1) 3.4 - 15.7 (2) 16.1 - 18.9 y (3) 19 - 26.6.....**164**

Anexo 27. Perfiles de respuesta ecológica de 9 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto al pH, dividido en tres estados: 1) 3.7 - 4.4 (2) 4.5 - 4.6 y (3) 4.7 - 5.5.....	166
Anexo 28. Perfiles de respuesta ecológica de 5 especies de páramo, en 75 censos florísticos con respecto a la Grava en Superficie, dividida en tres estados: (1) 0.15g – 280g (2) 281g – 490g y (3) 491g – 1480g.....	168

Resumen

En el presente trabajo se analizó la vegetación de un paisaje de origen glacial en el páramo de las Cruces, una localidad de la Sierra de la Culata, mediante un estudio a gran escala de la variación local de las comunidades vegetales y sus especies, en relación a los factores ambientales más importantes, especialmente a nivel edáfico, que están ligados a su vez a la geomorfología. En el área estudiada del páramo de Las Cruces, se encuentra un Circo Glacial de 351 ha, entre 3.900 y 4.400 m de altitud, que cuenta con información cartográfica y geológica. Por la heterogeneidad espacial del circo glacial se elaboraron tres mapas basados en la geomorfología, la vegetación, y el de unidades de paisaje, que sirvieran para la definición de Unidades de Paisaje. Se realizó un análisis indirecto de gradiente, al disponer 75 unidades muestrales, UM, de 100 m², ubicadas al azar en 22 unidades de paisaje, de 25 totales, usando coordenadas cartesianas y orientadas en dirección perpendicular a la pendiente mayor. En cada UM se realizó un censo florístico, registrando la composición florística y el porcentaje de cobertura mediante el método del cuadrado puntual de Levin y Madden (Greig-Smith, 1983). Simultáneamente en cada UM se registraron factores del medio físico como la altitud, pendiente y exposición, y se realizó un muestreo de suelo, de manera rutinaria, para su posterior análisis físico-químico. Para caracterizar las condiciones climáticas se instalaron tres sensores HOBO ubicados tratando de cubrir la mayor variabilidad posible. La matriz de datos florísticos y la matriz de datos ambientales fue analizada mediante métodos de clasificación multivariantes y de ordenamiento, con el propósito encontrar patrones y tendencias que nos permitieran hipotetizar acerca de la existencia de gradientes ambientales subyacentes; para luego, estudiar el comportamiento ecológico de las especies mediante el análisis estadístico de su relación con los factores ambientales determinantes. A partir de los resultados del paisaje se identificaron, delimitaron y mapearon 25 Unidades de Paisaje básicamente en función de la fisonomía y la geomorfología. Así mismo, las variaciones térmicas se asocian a esta heterogeneidad del paisaje, y se ve reflejado por la alternancia térmica contrastante y los periodos nocturnos prolongados bajo 0 °C. Los resultados edáficos obtenidos por el Análisis de Componentes Principales indicó que la Materia Orgánica, la Capacidad de Intercambio Catiónico, el Nitrógeno, la Capacidad de Campo, la Grava en Superficie, la Altitud, la Clase Textural, el Magnesio y el sodio son las variables edáficas más importantes en la separación de los sitios en los dos ejes de ordenamiento. En el circo glacial, se encontraron 107 especies de plantas vasculares, que pertenecen a 65 géneros y 28 Familias de la subdivisión Magnoliophytima. En el análisis de vegetación se definieron 6 formaciones generales: Desierto Periglacial, Herbazal, Rosetal, Arbustal, Pastizal y Cojines. En la clasificación se identificaron 11 comunidades vegetales, y en el ordenamiento, se propone la existencia de dos gradientes ambientales subyacentes, uno en función de un gradiente compuesto de drenaje externo (Pendiente) e interno (arena %) acompañado de acumulación de materiales minerales (Ca, Mg, Na) por lavado para el primer eje, y de un gradiente compuesto tanto altitudinal como de fertilidad (CIC, N, CO, MO) y de disponibilidad de agua (PMP y CC) para el segundo eje. En base a la clasificación y al ordenamiento se sugiere la existencia de 11 tipos de vegetación a saber: Arbustal Rosetal bajo de *H. laricifolium*, *E. schultzei*, *A. nitidum*; Arbustal Rosetal alto de *H. laricifolium* y *C. timotensis*; Arbustal de *H. laricifolium* y *V. parviflora*; Arbustal Herbazal Seco *H. laricifolium* y *R. acetosella*; Arbustal Herbazal húmedo de *H. juniperinum*, *C. amicta* y *R. candollei*; Pastizal Herbazal de *A. breviculmis*, *P.*

heterosephala y *C. amicta*; Cojines de *Aciachne acicularis*; Rosetal Herbazal de *C. timotensis*, *C. fissifolia* y *R. acetosella*; Rosetal de *Coespeletia timotensis*; Herbazal Rosetal de *R. acetosella*, *C. fissifolia* y *C. timotensis*; y Desierto Periglacial de *D. chionophila*, *P. imbricatifolia* y *L. mima*. El análisis de diversidad usando los números de Hill (N_{-oo} , N_0 , N_1 , N_2 y N_{+oo}) indica que las comunidades más diversas son el Arbustal, el Arbustal Herbazal seco y el Arbustal Rosetal bajo, y la menos diversa el Desierto Periglacial. En cuanto a la respuesta ecológica, los perfiles de las 16 variables analizadas, indican que la Altitud, Pendiente, Punto de Marchitez Permanente, Magnesio, Calcio, Materia Orgánica y Nitrógeno, originaron respuestas significativas en un número considerable de especies que permitieron definir grupos ecológicos. Se concluye que en el circo glacial, la Altitud, la Pendiente, el Punto de Marchitez Permanente, el Magnesio, el Calcio, la Materia Orgánica y el Nitrógeno son los factores más importantes en la separación de las formaciones y las comunidades vegetales, de tal manera las comunidades se distribuyen formando un continuo que esta en función de las características ambientales de cada sitio. Finalmente, las especies que integran lo grupos ecológicos, presentan su óptimo en diferentes sitios del espacio ecológico, respondiendo a pocos factores individuales y más bien lo hacen a conjuntos de factores formando grupos.

CAPITULO 1



Fotografía 1. Suelos rizados por hielo acicular, efecto directo de los ciclos diarios de congelamiento y descongelamiento

1. INTRODUCCION

En los altos andes venezolanos, la región de páramo presenta dos pisos altitudinales con características propias y diferenciales, el Andino conocido como el límite inferior entre 2.800 y 4.000 msnm, y el Altiandino conocido como el límite superior entre 4.000 y 4.800 msnm (Monasterio 1980a, Ataroff y Sarmiento 2003, Azócar y Fariñas 2003).

Entre las características que los identifican y donde los autores coinciden se encuentran: el porcentaje de suelo desnudo, la fisonomía, la composición florística, la cobertura de sus especies y rasgos de climas glaciares pasados del cuaternario, y periglaciales actuales (Fotografía 1) (Monasterio 1979 y 1980a, Ricardi et al. 1997, Ataroff y Sarmiento, 2003).

Sarmiento (1986) menciona que en el piso andino y altiandino, los factores ambientales más importantes que influyen en la variabilidad climática y de la vegetación, son la localización geográfica, la circulación de las masas de aire, la gran variabilidad térmica de los ciclos diarios comparados con los estacionales y los regímenes pluviométricos. Igualmente, Monasterio (1980b) resalta como factores ambientales determinantes en el páramo a la exposición, la pendiente, la insolación, la disponibilidad hídrica y la variabilidad ambiental a nivel del clima regional, así como de meso y microclimas. Fariñas (1996) y Sarmiento (1986) señalan que la distribución de las especies en alta montaña tropical esta fuertemente influenciada por la altitud, ya que a medida que avanzamos en el gradiente altitudinal hacia pisos superiores, comienza a disminuir la temperatura y la presión atmosférica, lo cual aumenta la humedad relativa del aire y disminuye la presión parcial de oxígeno, del mismo modo que se presentan cambios en la nubosidad y la radiación.

Monasterio (1979 y 1980b) diferencia cinco tipos de vegetación para el páramo andino: Pajonal Paramero, Páramo Andino, Pastizal Paramero, Bosque Paramero y Bosque de *Polylepis*. Y para el altiandino tres formaciones vegetales: Páramo Desértico, Desierto Periglacial y Bosque Altiandino. Sin embargo, Ricardi et al., (1997), basándose en criterios florísticos y fisonómicos planteados por Luteyn (1999), destacan tres subpisos: el subpáramo, el páramo propiamente dicho y el superpáramo. Los autores, sostienen que las diferencias del superpáramo o páramo altiandino con el páramo propiamente dicho (Colombia) o páramo andino (Venezuela) son de tipo altitudinal, florístico y fisonómico,

pero aclaran que es difícil establecer una frontera nítida entre ambas formaciones debido al alto grado de introgresión de la vegetación.

Igualmente, Berg y Suchi (2001) mencionan que están de acuerdo con la clasificación a pesar de las diferencias entre los páramos colombianos y venezolanos, y concluyen que el superpáramo y el altiandino son equivalentes. En contraste Monasterio (1980b) señala el límite altitudinal entre los dos pisos a 4.000 m y sostiene que el superpáramo y el altiandino no son equivalentes, y que tal zonificación altitudinal es dependiente de las características topográficas del ambiente como exposición, pendiente, geomorfología y patrones pluviométricos, por tanto el límite puede ascender o descender en dirección vertical.

Rangel (2000) define el subpiso periglacial o superpáramo colombiano como la franja situada por encima de los 4.100 m de altitud, que llega hasta el límite inferior de las nieves perpetuas (4.700 a 4.800). Se caracteriza por las fuertes variaciones térmicas diurnas-nocturnas con oscilaciones que pueden alcanzar los 25° C y con temperaturas mínimas del orden de -2° C a -6° C. Allí, la gelifracción o ruptura de las rocas, el escurrimiento de los casquetes glaciares y las nevadas son tres procesos dominantes, al igual que el congelamiento del agua en las madrugadas y su fusión el mismo día o al día siguiente. La formación de agujas (pipkrakes) levanta partículas del suelo algunos milímetros, que al fundirse le dan al suelo formas rizadas o suelos estriados (Flórez, 2002).

El superpáramo se caracteriza por la discontinuidad de la vegetación y por la apreciable superficie de suelo desnudo, por lo cual los procesos de escurrimiento superficial del agua y la acción del viento funcionan libremente (Rangel, 2000). La cobertura y la diversidad vegetal disminuyen sensiblemente, hasta llegar a un crecimiento de pocas plantas aisladas que crecen en suelos pobres, sobre sustratos rocosos como gleras, gravas, arenales y cuya vegetación posee numerosos endemismos locales, debido a la naturaleza insular de esta franja (Ricardi et al., 1997).

En el páramo colombiano Rangel (2000) ha documentado la presencia de 327 tipos de vegetación, siendo la franja del páramo propiamente dicho la de mayor diversidad con 156, mientras la franja del superpáramo es la de menor diversidad con 69. En términos generales los tipos fisonómicos de la vegetación del superpáramo están representados por el Matorral típico, el Matorral Rosetófilo, Frailejonaes, Frailejonaes Pajonaes, Pajonaes,

Pajonales Arbustales, Pajonales Rosetales, Rosetales, Prados, vegetación de Turbera, vegetación en Cojines y vegetación de Pantano.

El grupo fisonómico más común es la vegetación de tipo prado de *Draba litamo* en la Sierra Nevada del Cocuy (Cordillera Oriental); de *Draba pennell-hazenii* en la Cordillera Central; de *Draba sanctamarthae* en la Sierra Nevada de Santa Marta; los Prados con *Senecio canescens* y *Senecio isabelis* en el Parque Nacional Natural los Nevados; los Pajonales de *Agrostis*, *Calamagrostis* y *Festuca*; y los Matorrales con especies de *Monticalia*, *Achyrocline*, *Baccharis*, *Diplostephium*, *Loricaria*, *Gynoxis*, *Hypericum*, *Lachemilla* y *Pernettya* en la Cordillera Central, Cordillera Oriental y en la Sierra Nevada de Santa Marta (Rangel, 2000).

Independientemente se considere en Venezuela el superpáramo y/o el altiandino similares o disimilares, se le conoce como la última franja de vegetación abierta en los andes venezolanos por encima de los 4.000 msnm, donde existe por lo regular fenómenos periglaciales asociados. Al respecto, Schubert (1979) define el término periglacial como los procesos y rasgos no glaciales, terrestres y debidos a un clima frío, sin tomar en cuenta el tiempo y la proximidad de glaciares. El autor concluye que la zona periglacial de los Andes venezolanos se encuentra entre 3.600 y 4.700 m de altitud, y su límite inferior se ubica aproximadamente a 3.600 metros, donde inicia la formación de hielo acicular.

El piso altiandino está restringido al núcleo central de páramos de la Sierra Nevada de Mérida, Sierra de Santo Domingo, Sierra de La Culata y Sierra de Trujillo. Monasterio y Reyes (1980) proponen que el altiandino en Venezuela presenta un amplio rango hídrico, que va desde los 700 mm en Pico del Águila (4.118 msnm) y 1.553 mm en Loma Redonda (4.045 msnm), lo que supone una amplitud de variación de 698 mm.

Los ambientes periglaciales del altiandino presentan dos características importantes: 1) es considerada la franja del páramo con mayor frecuencia y ocurrencia de heladas nocturnas, y 2) heladas que generan cambios en aguas superficiales y subsuperficiales del suelo, muy dependientes de los ciclos de congelamiento y descongelamiento por efecto de la humedad y de oscilaciones térmicas (Tricart 1970, Schubert 1979, Schubert 1980, Schubert y Vivas 1993, y Flórez 2002).

Monasterio (1979) señala que son claves las implicaciones que genera el impacto de los procesos periglaciales a la ecología del altiandino y especialmente a la vegetación,

como isotermas anuales, con ciclos climáticos notablemente diurnos y repetitivos a través del tiempo. Así mismo, la morfogénesis provocadas por los ciclos repetitivos y diarios de congelamiento y descongelamiento, que condicionan la movilidad de las partículas del suelo en las primeras horas del descongelamiento, lo que incide en el establecimiento de semillas y plántulas al ser barridas y más aún en lugares localmente menos favorables como sedimentos finos y fragmentos rocosos con altas pendientes (Monasterio, 1980b).

Para Monasterio (1980b), los fenómenos periglaciales intensos del altiandino constituyen un filtro en la colonización por parte de la flora y son un freno para la estructuración de la vegetación. La existencia de periodos libres de heladas en ambientes periglaciales serian equivalentes a las estaciones de crecimiento de las zonas templadas (Monasterio y Reyes, 1980). El establecimiento vegetal en condiciones tan hostiles es una fase de vital importancia, que está limitada por los ciclos polianuales de heladas típicas del ambiente periglaciario, con ritmos diurnos y no estacionales gran parte del año (Azócar y Monasterio, 1980b). En tales condiciones las especies han desarrollado una serie de rasgos característicos a nivel morfológico que pueden estar correlacionadas anatómica o fisiológicamente, dichos rasgos pueden ser tomados como adaptaciones de la especie a su hábitat.

Entre las diferentes bioformas del páramo destacan las rosetas caulescentes, que pueden ser consideradas como la forma de vida más exitosa en los páramos, ya que poseen una amplia distribución altitudinal, y han desarrollado adaptaciones morfológicas y fisiológicas que la hacen especialmente adecuadas al ambiente extremo de alta montaña tropical (Fariñas, 1998). Todas las rosetas caulescentes pertenecen al modelo arquitectónico de Corner, definido por Halle et al., (1978) y Cuatrecasas (1986) como árboles monoaxiales con crecimiento indefinido e inflorescencias laterales. El modelo consiste en una estructura monocaule construida por un único meristema aéreo apical el cual es responsable del crecimiento de toda la biomasa vegetativa aérea, donde existen tres tipos principales de actividad meristemática; 1) crecimiento en longitud, 2) producción de primordios foliares y 3) producción de yemas florales (Monasterio, 1979). Tal modelo permite en el momento de la reproducción la aparición de un número grande de ejes aéreos, que origina cambios en aspecto, biomasa y cobertura por el desarrollo de numerosas inflorescencias en el meristema apical (Monasterio 1979, Monasterio y Sarmiento 1991).

Así mismo, presentan una capa de hojas marscecentes que recubren su medula (Monasterio 1980b, Goldstein y Meinzer 1983) y lo aíslan de las bajas temperaturas del “invierno” cotidiano (Fariñas, 1998). Las rosetas tienen una forma parabólica que le permite captar una cantidad mayor de energía y mejorar su tasa fotosintética y balance térmico (Goldstein et al., 1983). La distribución de las hojas en la roseta protege la yema apical y las hojas más jóvenes de las bajas temperatura (Rada et al., 1985), protección que aumenta con los movimientos nictinásticos (Smith, 1974). Las hojas son densamente pubescentes (Baruch, 1979), que junto a la forma parabólica contribuye a formar una capa limitante permanente que disminuye la transpiración y la transmisión de CO₂ (Meinzer y Goldstein, 1985). Su tallo posee una medula parenquimática que actúa como reservorio de agua en las primeras horas de la mañana (Goldstein et al., 1984 y 1985), y la pubescencia de las hojas aumenta con la altitud (Baruch, 1979) al igual que el volumen de medula (Rada et al., 1987). Las rosetas caulescentes son evasoras a las temperaturas congelantes, pues almacenan en sus tanques meristemáticos agua que no llega a congelarse en la época más desfavorable (Rada et al., 1987). En la parte reproductiva, el follaje de la roseta siempre está presente y forma un continuo que va desde los primordios foliares, hasta la descomposición de la hojarasca en pie en la base del tronco. A medida que la biomasa de un individuo maduro ocupa mayor espacio en la parte aérea, aumenta su peso proporcionando mayor establecimiento a la roseta (Monasterio 1979, Monasterio y Sarmiento 1991).

Vareschi (1970) resalta que una de las adaptaciones más importantes que permiten moderar el efecto periglaciario es ocupar un espacio horizontal con ayuda del crecimiento, ramificación, extensión aérea y sobre todo subterránea de las raíces creando su propio microhábitat, de tal manera se protegen los brotes de la brisa y la desecación al aumentar su biomasa subterránea. Según (Hofstede, 2003) este tipo de ambientes las plantas poseen una gran capacidad para fijarse y fijar el sustrato moderando la morfogénesis glacial, como es el caso de plantas vasculares en cojín que se localizan en sedimentos finos y fragmentos rocosos representadas por el género *Aciachne*, *Azorella*, *Arenaria*, *Mona* que crecen agrupadas al colonizar un área puntual para expandirse a ras del suelo en la misma área (Monasterio, 1979).

Las plantas ceñidas a ras de suelo, como plantas en cojín y rosetas acaules experimentan mayores variaciones sinérgicas de la temperatura sobre todo en época seca, donde la alta carga energética, por un lado, incrementa las temperaturas del suelo en el día y por otro, disminuyen durante la noche por pérdida de calor del suelo (Squeo et al., 1991). Este proceso está fuertemente influenciado por la conducción, lo que corrobora que en estación seca la variación térmica es mayor a nivel del suelo-aire en contra posición de la estación húmeda donde se da lo inverso (Rada y Azócar, 2004). Las plantas en cojín y las rosetas acaules presentan mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes, ejemplo de ello es *Arenaria jahnii*, *Azorella julianii* y *Draba chionophila*, plantas que experimentan una sequía por congelación y posee una deshidratación controlada para sobrevivir, que junto a cambios a nivel bioquímico traen una aclimatación al frío. La temperatura de congelamiento en las hojas de estas especies es de -3.2°C , -3.7°C y -5.0°C , y la temperatura de daño -18.8°C , -10.6°C y -14.8°C , respectivamente, y su principal respuesta fisiológica es alta capacitancia y cierre estomático a potenciales hídricos bajos (Squeo et al., 1991 y Azócar et al., 2000).

Las gramíneas perennes en macolla son una de las formas de vida con amplio rango de distribución ecológica en los páramos, existen pequeñas gramíneas que crecen asociadas a fisuras de rocas, ocupando estratos herbáceos, muy erectas y que constituyen grupos o parches sobre suelos estables y suelos móviles (Monasterio, 1979). Márquez et al., (2004) destaca que todas las gramíneas en macolla son tolerantes al congelamiento extracelular.

Otra de las formas de vida no menos importante son los arbustos esclerófilos, de amplia distribución en los páramos de Venezuela, Colombia y Ecuador (Luteyn, 1999), generalmente, es el arbusto que integra el rosetal arbustal y el arbustal rosetal, que son las formaciones vegetales más extendidas en el páramo andino y altiandino (Fariñas 1975, Fariñas y Monasterio 1980, Monasterio 1980a, Monasterio y Molinillo 2003). Squeo et al., (1991) señalan que *Hypericum laricifolium* y *Hinterhubera lanuginosa* presentan similares temperaturas de daño por congelamiento en hojas (-10°C y -13°C , respectivamente) y de tallos (-11.2°C y -13.8°C , respectivamente), lo que sugiere que los dos arbustos son evasores a las temperaturas de congelamiento en hojas y tallos. Así mismo, Pirela (2006) menciona que *Hypericum laricifolium* presenta un control estomático severo, que disminuye tanto su conductancia estomática como su transpiración, a causa de una

disminución de su potencial hídrico. Pirela (2006), señala que en la época húmeda *Hypericum juniperinum* presenta mayores tasas de asimilación que para la época seca, de tal manera la especie se ve afectada con el paso de una época a otra, alterando sus tasas de asimilación en respuesta a la luz.

Con base en las anteriores consideraciones teóricas, las diferentes investigaciones en análisis de vegetación en condiciones tan hostiles como las periglaciales, se han orientado al conocimiento de diversas temáticas de la ecología de comunidades, de poblaciones y ecofisiología, pero todas con el propósito de explicar patrones, respuestas y adaptaciones de las comunidades, poblaciones y especies en relación a factores ambientales relevantes de la alta montaña tropical.

Fariñas y Monasterio (1980) realizaron un análisis a gran escala de la vegetación del páramo de Mucubají y sus relaciones con diferentes factores del sustrato mediante el uso de métodos de ordenamiento. Los autores describen seis tipos fisonómicos de vegetación y concluyen en el ordenamiento cualitativo que la vegetación varía de acuerdo a la posición topográfica y la unidad geomorfológica al seguir un gradiente hídrico. Posteriormente, Baruch (1984) analizó mediante técnicas de ordenamiento las relaciones entre el clima, el suelo, actividad humana y la vegetación a lo largo de un gradiente altitudinal en los andes venezolanos. El autor encuentra que la disyunción del gradiente ocurre a 3.500 m de altitud y concluye que a medida que se asciende en el gradiente decrece la temperatura, la precipitación, la fertilidad del suelo, la capacidad de campo y la cobertura de las plantas.

Santana (1995) estudió la vegetación de un sector del páramo de la Culata a escala local y su relación con las variables ambientales más importantes, mediante técnicas multivariantes y univariantes. El autor señala que la pendiente, materia orgánica, magnesio, potasio y la temperatura, son las variables más relevantes en la separación de 9 comunidades distribuidas en 3 formaciones vegetales que se interdigitan y configuran un continuo. El autor concluye que las especies presentan su óptimo en diversos espacios ecológicos y responden no a uno sino a varios factores lo cual permite formar grupos transicionales. Del mismo modo, Yáñez (1997) analizó el cambio estructural de la vegetación a lo largo de un gradiente páramo-selva nublada en el páramo de la Aguada, con la intención de estudiar si la vegetación seguía la hipótesis del “continuo” o de la comunidad como “superorganismo” con métodos de ordenamiento, promedios ponderados

y estadística no paramétrica. El autor señala un cambio suave y gradual de ambiente, en el cual las especies se ajustan a las dos hipótesis, pero aclara que la versatilidad del sistema y sus formas de expresión, no permiten ceñirse estrictamente a una u otra tendencia para explicar lo que ocurre en un ambiente natural. En 1998, Fariñas y Monasterio estudian las relaciones ambientales y sociológicas de *Espeletia schultzii* Wedd con respecto a las variables edáficas más importantes en el páramo de Mucubají, mediante perfiles ecológicos. Los resultados indican que la especie es más frecuente de lo esperado en las partes altas de las morrenas y es indiferente a características topográficas y físicas del suelo. Los autores concluyen que *Espeletia schultzii* Wedd se distribuye de acuerdo a condiciones hídricas y puede utilizarse como indicadora de la presencia de varias especies.

Márquez et al., (2004) estudiaron la distribución de gramíneas en un gradiente altitudinal, entre los 2.400 y 4.200 msnm en el páramo del Pico del Gavilán con el método de los promedios ponderados, además de la relación de los mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes, la distribución de rutas metabólicas y eficiencia en el uso de agua. Los autores señalan que las categorías taxonómicas presentan sustitución a lo largo del gradiente y sus intervalos están restringidos a los límites del gradiente, siendo estos mayores en la parte intermedia del gradiente. Por último, resaltan que todas las especies de gramíneas son tolerantes al congelamiento extracelular. Igualmente, Alvizu (2004) analizó en el páramo de Piedras Blancas la relación entre el funcionamiento y la diversidad del sistema páramo a distintos niveles y escalas de detalle en dos gradientes altitudinales. El estudio apoya la hipótesis de la baja estabilidad funcional del páramo si se analiza a nivel de especies, pero a nivel de comunidades, se encuentra que la importancia de las distintas formas de vida cambia a lo largo del gradiente altitudinal. Resalta entre sus resultados el microclima como una de las características ambientales que definen la respuesta funcional de los grupos establecidos; de igual manera señala que la riqueza, composición y complejidad están controladas por una estructura numérica. Lázaro (2005) analizó, en el valle fluvioglacial del páramo de Mucubají, el comportamiento de 42 especies frente a 21 factores ambientales de tipo edáficos y físicos con el método de perfiles ecológicos. Sus resultados señalan que el gradiente geomorfológico e hídrico son los principales causantes de la distribución y heterogeneidad de la vegetación.

Hernández (2006) estimó y modeló espacialmente la importancia numérica y la distribución de cinco especies vegetales (*Espeletia schultzei*, *Coespeletia timotensis*, *Hypericum laricifolium*, *Acaena cylindristachya* y *Calandrinia acaulis*) en respuesta a la pendiente y altitud, en un gradiente altitudinal en el páramo de Turmero. Además simuló las posibles modificaciones de dicha distribución en escenarios de cambio climático. El autor señala que existen diferencias en el óptimo altitudinal en los estadios reproductivos de las rosetas caulescentes. Los resultados del estudio de los posibles cambios en escenarios de cambio climático muestran diferencias en la intensidad de la respuesta entre las especies y destaca que cuatro de ellas (*E. schultzei*, *C. timotensis*, *H. laricifolium* y *C. acaulis*) presentan desplazamiento hacia pisos altitudinales superiores. El autor concluye que cambios a lo largo del gradiente altotérmico y en el tipo de pendiente modifican la distribución espacial de la especies en la cuenca del río Turmero.

Pirela (2006) realizó una clasificación funcional de la vegetación del páramo de Mucubají, basada en atributos ecofisiológicos de seis especies. Sus resultados indican la existencia de cuatro grupos ecológicos, el primero se caracteriza por bajas tasas de asimilación y por distribuirse en morrenas y derrubios; el segundo y tercer grupo se caracterizan por tasas intermedias de asimilación, y se distribuyen en morrenas, fondo de valle y derrubios, y el cuarto grupo, con las mayores tasas de asimilación, restringido al fondo del valle. Las especies siguen el gradiente hídrico previamente identificado por Fariñas y Monasterio (1980).

Por último, Arzac (2008) evaluó el efecto que ejercen factores ambientales como la altitud, pendiente y exposición, sobre la distribución de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico comprendido entre los 3.300 m y 3.550 m de altitud, en la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo andino, al sur de la estación La Aguada del Sistema Teleférico de Mérida. El autor señala un cambio gradual en el óptimo de distribución altitudinal de las diferentes formas de vida seleccionadas, ubicándose en distintas posiciones en relación al límite superior del bosque paramero. Los resultados muestran una restricción hacia las zonas más altas del gradiente de las rosetas caulescentes pubescentes, arbustos leptófilos y rosetas acaules; mientras los árboles, helechos y afines mesófilos, y gramíneas arbustivas se encuentran asociadas a las zonas bajas. La forma de vida de las gramíneas en macolla es la que presentó la más amplia distribución en el área de

estudio. El autor concluye que hay un desplazamiento de las formas de vida hacia niveles altitudinales superiores, lo que traería como consecuencia variaciones en el hábitat y modificaciones altitudinales en la ubicación del ecotono bosque paramero-páramo andino.

El problema central del presente estudio radica que en la actualidad no se ha desarrollado un estudio detallado en análisis de vegetación a escala local en el piso altiandino venezolano, que permita tanto explicar el efecto de los factores ambientales sobre la heterogeneidad de la vegetación, como revelar la variabilidad ambiental a partir de dicho análisis, empleando métodos y/o técnicas numéricas de clasificación, ordenamiento y respuestas a factores ambientales. El acercamiento del problema inició al integrar la teoría de análisis de gradiente (Austín 1985 y 1987, Austín y Smith 1989), con las relaciones de las especies con el ambiente (Fariñas, 1996), para tratar de detectar y descubrir teóricamente los factores ambientales de mayor variación que estarían condicionando la estructura de los datos.

El problema se abordó mediante la realización de un análisis exploratorio a escala local, de la heterogeneidad de la vegetación en un paisaje de origen glacial (Fotografía 2), en el Páramo de Las Cruces, entre 3.900 m y 4.500 m de altitud (piso altiandino), cuenca alta del río Turmero, con el propósito de realizar un análisis indirecto de gradiente en busca de correlaciones significativas que nos permitieran hipotetizar sobre la existencia de gradientes ambientales subyacentes, de tal manera, de conocer con mayor precisión numérica los patrones de distribución de la vegetación y sus especies en condiciones tan contrastantes y hostiles.

Para ello, se analizó el circo glacial de acuerdo a tres escalas: 1) paisaje, a partir de su estructura horizontal, 2) vegetación, mediante métodos de clasificación, multivariados y de ordenamiento, y 3) especies, al caracterizar su comportamiento ecológico mediante el análisis estadístico de su relación con los factores ambientales. Lo anterior con miras a analizar la variabilidad del sustrato, la vegetación, su diversidad y sus relaciones con el hábitat, para encontrar patrones y tendencias que permitan generar hipótesis acerca la vegetación del altiandino. Esto representaría una aproximación a la autoecología y al ecotópo de las especies (Whittaker, Levin y Root, 1973).

El desarrollo de la investigación parte de la ecología del paisaje, escuela reciente del pensamiento ecológico que reconoce la necesidad de llegar a una visión integral de los

ecosistemas, con el objeto de realizar estudios oportunos y entender mejor el funcionamiento del paisaje (Etter, 1991). Para ello cuenta con una herramienta de trabajo, los Sistemas de Información Geográfica (SIG) que permiten manejar una serie de datos espaciales (información geográfica) y realizan análisis complejos con éstos siguiendo los criterios impuestos por el equipo científico (Etter, 1991 y Forman, 1995). Para el presente trabajo, se tomó como criterio la estructura horizontal del paisaje, definida por Zonneveld (1989 y 1995) como un área de terreno heterogénea, compuesta por un grupo de ecosistemas que interactúan y que se repiten de forma similar a través del mismo. Así mismo, la estructura es una medida del grado de segregación del paisaje en parches o mosaicos de los diferentes elementos formadores y transformadores del paisaje, tales como: vegetación, ríos, carreteras, cultivos, formas del relieve, etc (Forman y Godron, 1986), y es una herramienta para la toma de decisiones metodológicas en inventarios ecológicos.

En cuanto al estudio de la vegetación, se basa en aspectos conceptuales y metodológicos originados en la teoría de análisis de gradientes (Austin 1985 y 1987, Austin y Smith 1989), la cual, busca establecer la disposición y respuesta de las especies en una escala multivariada de gradientes directos o indirectos, conocidos como ejes de hábitat y también considerados como ejes de nicho. A su vez, las múltiples respuestas de una o varias especies generan ejes donde se pueden estudiar conjuntamente el nicho y el hábitat en la vegetación (Fariñas, 1996). El mismo autor, considera que la ocurrencia de una o más especies en un lugar determinado se debe a que ocupan similares hábitats y eventualmente a que sus nichos se traslapen, más no significa que ocupen nichos ecológicos iguales y lo que se observa al realizar un censo florístico son conjuntos de plantas que coinciden en un lugar determinado. Para Austin (1985) los gradientes son dimensiones abstractas de un espacio ecológico, con variación continua y gradual, de uno o más factores ambientales simultáneamente, donde la posición de un sitio va a estar determinado por su composición florística. Austin y Smith (1989) clasifican en tres grupos a los gradientes ambientales: los directos, de recurso e indirectos. Cabe resaltar a Baruch (1984) y Sarmiento (1986) al referirse a las ventajas que poseen los estudios en gradientes de montaña, por observar grandes variaciones ambientales en pequeñas distancias físicas.

A nivel de especies, se busca caracterizar la respuesta ecológica, mediante el análisis estadístico de su relación con los factores ambientales más determinantes; tal

propuesta metodológica se ajusta y complementa la propuesta dada por Fariñas (1996) para ordenar e interpretar los resultados en base a grupos ecológicos, porque enriquece los datos de grupos de especies que responden a variaciones en el hábitat y en el nicho. Alvizu (2004) señala que al construir grupos se debe tomar en cuenta una combinación de tres aspectos; 1) efectos de las especies sobre el ambiente y función de dichas especies; 2) respuesta individual y de las poblaciones a limitantes ambientales, y 3) respuesta al cambio ambiental; para explicar la ocurrencia, tasas y cambios de los procesos ecológicos.

Los grupos ecológicos representan un buen análisis en este tipo de estudios por las inferencias acerca de las condiciones ambientales de otros lugares donde la misma especie este presente (Whittaker et al., 1973), su carácter es complementario, sus técnicas son altamente recomendables y de inmediata aplicación (Fariñas 1996). El mismo autor compara los métodos de comportamiento con los métodos de ordenamiento y destaca que aunque son menos espectaculares pueden ser aplicados con mayor facilidad, de modo que si lo que interesa es el comportamiento de una o pocas especies se pueden analizar su comportamiento sin realizar antes los análisis de ordenamiento, pero si el interés es realizar una interpretación de un ordenamiento es propicio estudiar el comportamiento de las especies para conocer las condiciones ambientales bajo las cuales prospera una especie.

Como todo estudio científico genera un aporte para la ciencia, el realizado por nosotros en el piso altiandino, encierra una serie de aportes fundamentales para el conocimiento de la vegetación en los andes venezolanos. Destacan los siguientes:

1) Dado que en la actualidad tan solo Berg y Suchi (2001) han elaborado un mapa de vegetación para el piso altiandino, los dos mapas elaborados por nosotros representan una nueva contribución de las características fisonómicas y geomorfológicas de un paisaje típico de origen glacial en el páramo de Las Cruces (Fotografía 2).

2) Es de resaltar lo novedoso de la integración de la ecología de paisaje y la ecología de comunidades vegetales en el páramo altiandino, como una estrategia para la toma de decisiones metodológicas y para el conocimiento a diferentes escalas de la dinámica de la vegetación.

3) El desarrollo a escala local (1:10.000) de un estudio de vegetación y sus relaciones con factores ambientales utilizando diferentes técnicas de análisis, es de interés general para los ecólogos vegetales por que permite descubrir e interpretar a que factores

ambientales responde una especie o conjunto de especies, lo cual facilita la comprensión de las variaciones de la vegetación (Fariñas, 1996) en un ambiente sometido a un constante intemperismo físico.

4) Debido a las características particulares del páramo altiandino o superpáramo, tanto por su origen como por los fenómenos bióticos y abióticos que en él concurren, resultó de gran interés la elaboración de un catálogo de especies indicadoras a factores ambientales, como una propuesta que busca ordenar e interpretar grupos de especies, que por su respuesta (número) precisan de esa catalogación para facilitar su localización frente a factores ambientales, principalmente a nivel topográfico y edáfico. Dentro de las aplicaciones del catálogo se cuenta con la posibilidad de utilizarlo para estudiar patrones de respuesta de las especies de páramo a factores ambientales en el contexto del cambio climático global, lo cual resulta particularmente importante en el páramo donde el porcentaje de especies endémicas es alto (Hofstede, 2003); y como una herramienta estratégica para la toma de decisiones conservacionistas para especies en alguna categoría de amenaza, al elaborar planes de recuperación y manejo, tomando como referencia su respuesta ecológica frente a factores ambientales.

1.1 HIPÓTESIS

La vegetación y las especies que la conforman poseen un comportamiento ecológico que responde a las condiciones abióticas del medio físico donde se desarrollan, especialmente a nivel edáfico, tal comportamiento esta caracterizado por un optimo y una amplitud ecológica que está determinada por las características morfológicas, anatómicas y fisiológicas de cada especie, por lo tanto, se espera que tanto cambios en las unidades geomorfológicas como en los procesos físicos de alteración sobre los de naturaleza química del suelo, estén modificando la composición de las comunidades vegetales identificadas en el circo glacial del Páramo de Las Cruces.

1.2 OBJETIVOS

1.2.1 General

- ✓ Analizar la vegetación, su diversidad y sus relaciones con el hábitat con el propósito de encontrar patrones y tendencias que permitan generar hipótesis interpretativas de la distribución de la vegetación en el circo glacial del Páramo de Las Cruces.

1.2.2 Específicos

- ✓ Realizar un análisis de la estructura horizontal del paisaje en función de las unidades geomorfológicas y las unidades de vegetación.
- ✓ Caracterizar florísticamente las comunidades vegetales.
- ✓ Determinar el o los factores ambientales que condicionarían la distribución de las comunidades y de las especies.
- ✓ Analizar el comportamiento ecológico de las especies a partir del estudio de sus relaciones con los factores ambientales mediante perfiles ecológicos.

CAPITULO 2



Fotografía 2. Circo Glacial en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata. Mérida.

2. AREA DE ESTUDIO

2.1 ASPECTOS GEOGRAFICOS

El área de estudio se localiza en la porción nororiental de la Sierra de la Culata, en las cabeceras del río Turmero, específicamente en el páramo “Las Cruces”, entre 3.750 m y 4.500 m de altitud, a 8° 53' de latitud Norte y 78° 51' de longitud Oeste, estado Mérida, principalmente en el piso definido por Monasterio (1980b) como Altiandino (fig. 1). Está comprendida en un circo glacial de 351 ha, donde coexisten modelados de tipo glacial, periglacial y fluvio-glacial. Se escogió el área de estudio por que representa un paisaje típico del piso altiandino, de fácil acceso, que reúne los escenarios precisos para este tipo de análisis de vegetación, y en el se han venido realizando investigaciones desde hace más de 20 años.

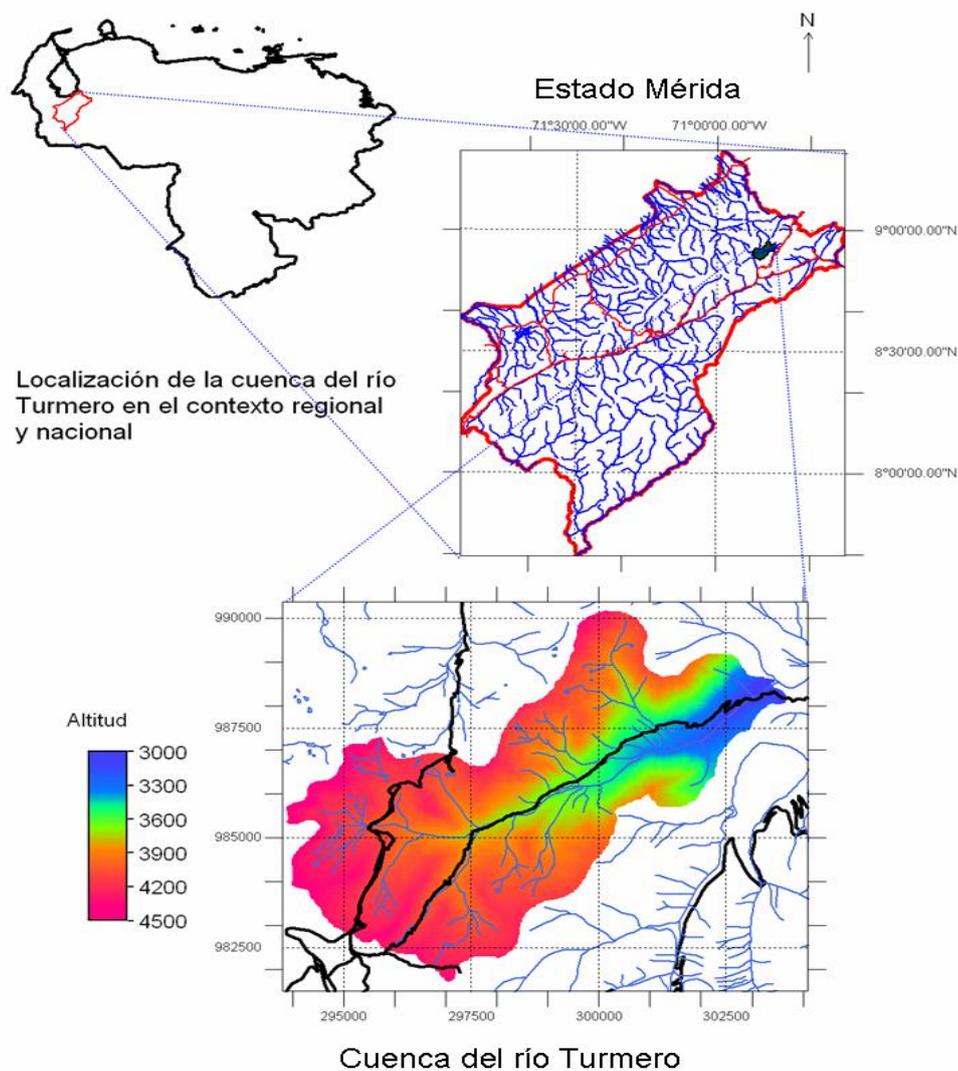


Figura 1. Área de Estudio (Tomado de Hernández, 2005)

2.2 CONDICIONES CLIMÁTICAS Y MICROCLIMÁTICAS

El páramo Las Cruces presenta una precipitación media anual de 897 mm, en su mayor parte entre marzo y diciembre, con un patrón de tipo bimodal y una gran variabilidad interanual, cuyos máximos ocurren en los meses de abril y octubre (Monasterio, 1983; Estrada, Goldstein y Monasterio, 1991; Estrada, 1983; García y Rada, 2003; Alvizu, 2004; Hernández, 2005). La temperatura media anual es de 2.8° C a 4.200 msnm (García y Rada, 2003; Alvizu, 2004 y Hernández, 2005).

Estrada (1983) y Alvizu (2004) señalan que la humedad relativa en época húmeda, en el páramo de Piedras Blancas, presenta pocas variaciones durante el día con valores de 80% a 100%, contrariamente en época seca, donde se presentan mayores oscilaciones diarias con valores de 40% a 50% durante la madrugada y primera horas de la mañana.

Los fenómenos periglaciales actuales presentan las siguientes características (Shubert, 1979 y 1980, Malagón 1982, Schubert y Vivas, 1993):

Las oscilaciones diurnas hielo-deshielo cambian la morfología de la zona y la estructura de los suelos, afecta la meteorización de rocas, rompen agregados y flujos del suelo, lo cual origina procesos de geliflujión, reptación y deslizamientos. La geliturbación producida por el desplazamiento del suelo por el hielo-deshielo, presenta una variación en pendientes mayores conocida como soliflujión, definida como “el movimiento en masa del material dendrítico correspondiente al regolito y/o el suelo, sobre un estrato estacional helado llamado molisol (Vivas 1992).

Dichos fenómenos periglaciales son favorecidos por la textura y la porosidad del suelo, puesto que la fracción limosa migra con más facilidad en presencia de agua, pero un aumento en porosidad, disminuye el movimiento por efecto de la pendiente. En materiales porosos se forman conglomerados de hielo, en arcillas y limos, se forman cristales pequeños que desarrollan bandas de milímetros de espesor (Vivas 1992).

Walter y Medina (1969) destacan que en regimenes climáticos de oscilaciones diarias, las variaciones térmicas del aire son notables en el suelo solo hasta 30 cm de profundidad, en donde la temperatura del suelo permanece constante durante todo el año y es igual a la temperatura del aire. Este hecho, posteriormente comprobado en el páramo de Mucubají por Azócar y Monasterio (1980a), corrobora que después de 50 cm de profundidad la temperatura del suelo permanece constante e igual a la temperatura media del aire.

2.3 GEOLOGÍA

Kovisars (1972) define tres secuencias de rocas, 1) Formación Sierra Nevada, 2) Formación El Águila y 3) Formaciones sedimentarias del Cretáceo. Tanto en Sierra Nevada como en El Águila afloran rocas metapelíticas. La formación El Águila de interés para el presente estudio, se ubica por encima de las rocas metamórficas de la Sierra Nevada y está integrada de tres subunidades que corresponde a Cuarcitas del Gavilán, el Balcón y la caliza de Cebolleta.

El espesor aproximado de la unidad de Cuarcitas de Gavilán es de 300 a 550 metros. Es una arenisca de grano muy fino, finamente laminada y con estratos delgados (8-19 cm de espesor). Está integrada de mica en forma de diminutas escamas, con capas de cuarcita de color predominantemente blanco a amarillo pálido, intercalada de láminas delgadas de grises. El tamaño promedio del grano de cuarzo oscila en 0,1 mm, es amorfo, policristalino y expuesto a la corrosión (Kovisars, 1972).

2.4 GEOMORFOLOGIA

Por encima de los 3.400 y 3.700 m de altitud, según Schubert y Vivas (1993) la morfología está dominada por rasgos clásicos de las zonas de alta montaña afectados por glaciación y fenómenos periglaciales en los que se incluyen rasgos erosionales y sedimentarios. Entre los erosionales destacan aristas, picachos, circos, valles glaciales, escalones rocosos, canales de drenaje, rocas aborregadas en forma de ballena, estrías y surcos; en cuanto a los sedimentarios destacan turberas y rellenos aluviales, morrenas laterales y terminales de till, proveniente de derrubios glaciales.

El área de estudio presenta en su configuración geomorfológica varios aspectos glaciales y periglaciales, destacan en el interior del circo, aristas, laderas de soliflucción, taludes de gelifración, microescalones de ladera, derrubios de ladera, rocas aborregadas, afloramientos rocosos, cubeta de sobreexcavamiento glacial, morrenas y valle fluvio-glacial.

Con respecto a las unidades geomorfológicas, Schubert y Vivas (1993), definen los circos glaciales como estructuras de forma semicircular cóncava, con una amplio basín sobreexcavado, con paredes muy empinadas y ubicados en todos los valles fluvio-glaciales por encima de 4.000 m de altitud. Su salida generalmente es un escalón rocoso, que con frecuencia están cerrados por pequeñas morrenas recesionales o neoglaciales. Las aristas son angostas, abruptas, dentadas o aserradas y muy

accidentadas, y representan las crestas de los circos glaciales que separan las cabeceras de los valles divergentes (Villota, 1991).

Los microescalones de ladera son el resultado de la solifluxión por efecto del hielo acicular en laderas onduladas de los valles, los cuales están frecuentemente cubiertas por derrubios finos y turba (Schubert, 1979 y 1980). Villota (1991) define a los conos de derrubios como una forma de acumulación gravitacional al pie de los valles, circos y afloramientos rocosos, producidos por la meteorización mecánica (gelifracción) de las rocas y por efecto físico de las altas pendientes ($> 30^\circ$). La granulometría fragmental de los conos y las fuertes pendientes se convierten en factores que le comunican gran inestabilidad a sus laderas. El mismo autor, señala como rasgo morfológico típico del piso periglacial y de algunas paredes de artesas recientes y antiguas a las rocas aborregadas, y las define como afloramientos rocosos que han sido fracturados, estriados, acanalados y redondeados por el hielo.

Schubert (1980) y Villota (1991) definen las morrenas como paisajes de carácter deposicional que hacen parte de los valles glaciáricos y que son el producto del acarreo y depositación de sedimentos y material de suelo preglacial, de material de abrasión del lecho y de derrubios de gelifracción de las paredes, por parte de los glaciares, cuya viscosidad muy alta determina que el till tenga una distribución local.

2.5 SUELOS

Los suelos del páramo andino y altiandino se desarrollan sobre sedimentos de origen glacial y fluvio-glacial. En general, son jóvenes, de baja estabilidad y con alta frecuencia de paleosuelos. Altitudinalmente hay una marcada diferencia morfobioclimática en subregiones a saber: periglacial, páramo propiamente dicho y páramo bajo (Malagón, 1982 y 2002). El mismo autor sostiene entre las características más resaltantes que determinan la baja estabilidad de los suelos en su estructura, la acción del hielo acicular, los afloramientos rocosos, crioclastismo, alineamiento y selección de gravas y cascajos, gelifluxión, altas pendientes y desestabilización de vertientes.

El predominio de las transformaciones minerales por efecto físico más que por reacciones químicas de alteración y el limitado crecimiento vegetal generan en conjunto Entisoles (cryorthents), Inceptisoles (dystrocryepts) y en menor grado Histosoles (Malagón, 2002).

Las características geoquímicas de los suelos periglaciales con precipitaciones anuales entre 665 y 950 mm, son clasificadas por Malagón (2002) de régimen ústico, donde la adición de materiales orgánicos no es tan marcada, por la escasa configuración de horizontes negros y profundos, a diferencia del tipo de humus predominante en el horizonte A, ácidos fúlvicos en Venezuela y húmicos en Colombia.

Desde un punto de vista pedológico, Malagón (1982) estudia un perfil de suelo en el área de Pico del Águila, vía la antena de Transmisión, a 4.200 m de altitud y encuentra que el régimen de humedad del suelo es ústico en transición a údico, el régimen de temperatura de tipo Isofrígido (crítico), el drenaje externo rápido-muy rápido, el interno lento-medio y el epipedón de tipo ocríco. Taxonómicamente lo clasifica como Criochrept dístrico, esquelético franco, mezclado isofrígido. A su vez establece un rango de pH de 4,2 hasta 5,9. El autor señala en sus observaciones que este suelo presenta lenta evolución bajo condiciones periglaciales asociadas a fluctuaciones diarias de congelamiento y descongelamiento en los primeros centímetros, lo cual condiciona, debido a la pendiente geliflujión notoria.

2.6 VEGETACION

El área de estudio se extiende sobre el piso andino y altiandino, y en ella coexisten las formaciones Páramo Desértico (rosetales, herbazales) Desierto Periglacial, Arbustales, Pastizales y combinaciones de estas (Fotografía 3).

El páramo desértico es una formación vegetal descrita por Monasterio (1979 y 1980b) como una franja altitudinal entre 3.900 y 4.600 m, alcanza su máxima distribución y diversificación en el altiandino más seco (porción nororiental de la Sierra de la Culata) donde la formación se fragmenta en mayor número de asociaciones y ocupa un rango más amplio de hábitats (Monasterio, 1979).

El páramo desértico representa la formación vegetal más emblemática del piso altiandino, interdigitada con el desierto periglacial, forma una discontinua cobertura en la cual prevalecen áreas con suelos desnudos (50% y 90%) que varían dependiendo del sitio, la cobertura vegetal, características topográficas, geomorfológicas y edáficas (Monasterio, 1979 y 1980b).

El páramo desértico fisonómicamente es un rosetal alto y abierto que consta, por lo general de dos estratos, el primero entre 1 y 3 m de altura, su cobertura del orden de 5% a 30%, representado por rosetas arborescentes espaciadas entre si. El segundo estrato está adherido al suelo, es discontinuo y su cobertura oscila entre 2% y 40%, los

dos estratos presentan una distancia vertical relativamente amplia (Monasterio, 1979 y 1980b).

Monasterio y Molinillo (2003) señalan que a pesar del clima periglacial intenso del altiandino, el ritmo de crecimiento y producción del rosetal alto y abierto, es continuo y el follaje perenne, algo inusual para los desiertos fríos extratropicales.

El primer estrato está formado exclusivamente por especies del género *Coespeletia* y *Espeletia*, que ocupan un amplio rango altitudinal en la formación, en la heterogeneidad fisiográfica y en el tipo de substrato en el que se encuentra. Monasterio (1979 y 1980b) menciona que el estrato presenta mayores porcentajes de cobertura en terrenos planos, fondos de valle y cubetas, mientras que en terrenos abruptos, con altas pendientes y con predominio de suelos desnudos el porcentaje de cobertura es menor.

El segundo estrato contrasta por la discontinuidad vertical. Las formas de vida más importantes son plantas en cojines, arbustos, gramíneas y rosetas acaules de pequeño porte, todas de carácter siempreverde y perennes a lo largo del año (Monasterio, 1979 y 1980b).

El Desierto Periglacial es una formación descrita por Monasterio (1980c), como una franja que ocupa desde los 4.000 a 4.800 msnm, coincidiendo su límite inferior con el Páramo Desértico, pero superándolo en su límite superior. La vegetación es rala, discontinua, distribuida sobre una matriz de suelos desnudos, de manera individual o formando parches de plantas.

Monasterio (1980c) en el piso altiandino identificó dos tipos de Desierto Periglacial, el nivel inferior en contacto con el Páramo Desértico, que se localiza sobre sedimentos finos y fragmentos rocosos de mediano tamaño, en ambientes con pendientes abruptas, en substratos inestables y muy móviles por efecto de los ciclos diarios de congelamiento y descongelamiento, que modelan diferentes rasgos periglaciales, tales como: suelos estriados, polígonos, círculos escogidos y bandas no escogidas. El nivel superior en contacto con las lenguas glaciares, se encuentra sobre sedimentos rocosos de mayor tamaño, en la transición entre el Desierto Periglacial y el Desierto Nival.

Para Monasterio (1980c) en el Desierto Periglacial la estructura horizontal es más importante que la estructura vertical, dado que ciertas formas de vida se agrupan en colonias, formando pequeños parches de cojines, de arbustos enanos y de hierbas arrosetadas, que ocupan el espacio físico a partir de un área puntual, dejando áreas de suelos desnudo. Sin embargo, existen individuos aislados, en forma de rosetas

caulescentes gigantes, hierbas y arbustos enanos, que se localizan principalmente en áreas con alto porcentaje de suelo desnudo.

Entre los cojines densos destacan los géneros *Arenaria*, *Aciachne*, *Azorella* y *Mona*, para las herbáceas predominan *Senecio* y *Castilleja*, y en los arbustos enanos sobresalen *Pentacalia* e *Hintherubera*. Otra forma de crecimiento importante en la formación son las rosetas caulescentes de *Coespeletia* y rosetas acaules de *Draba*, *Belloa* e *Hypochoeris*. En las herbáceas en macolla destacan géneros que pertenecen al grupo de las gramíneas, tales como *Poa*, *Agrostis* y *Calamagrostis*.

Monasterio (1980c) señala que pesar de las condiciones climáticas del piso altiandino, la vegetación del Desierto Periglacial presentan una apariencia constante, especies siempre verdes, con floraciones escalonadas a lo largo del año, y ramificaciones y producciones de follaje continuo. Así mismo, los cambios en cobertura de las especies no son de tipo fenológico, sino por procesos asociados al intemperismo físico.

Los Arbustales, Herbazales y Pastizales, no menos significativos que las formaciones vegetales anteriores, son componentes fundamentales en el nivel inferior del piso altiandino, se presentan de forma monoespecífica constituyendo arbustales y/o pastizales; o por el contrario en tipos mixtos de fisonomía más heterogénea, tales como arbustales herbazales secos y húmedos, y pastizales herbazales.

Los arbustales y los arbustales herbazales secos se encuentran en diferentes unidades geomorfológicas como laderas de soliflucción, taludes de gelifracción y morrenas; sin embargo los arbustales herbazales húmedos y los pastizales herbazales se localizan en microescalones de ladera, fondos de valle y cubetas de sobreexcavamiento glacial. Entre los arbustos densos destacan los géneros *Hypericum*, *Valeriana*, *Oxylobus* y *Arcytophillum*, para las herbáceas predominan *Rumex*, *Potentilla*, *Carex* y *Noticastrum*, y en las gramíneas destaca el genero *Agrostis*.

En el área de estudio, el efecto del disturbio por pastoreo de ganado vacuno en la vegetación podría considerarse bajo, ya que se presenta una ganadería de tipo extensiva y de altura, con baja densidad de animales, que eventualmente se observa en las partas bajas del circo glacial, específicamente a 4.000 msnm en el limite del piso andino y el piso altiandino.

CAPITULO 3



Fotografía 3. Formaciones Vegetales Típicas del Circo Glacial

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 TOMA DE DATOS

Se seleccionó un diseño de muestreo al azar estratificado tomando como criterio la fisonomía y la geomorfología. Así mismo, se escogió este tipo de muestreo por la heterogeneidad del paisaje y para detectar variaciones espaciales de la vegetación. Los estratos se analizaron y definieron mediante un análisis de interpretación de la fotografía N° 1159 a una escala 1:27.519 de 1977. Posteriormente se utilizó el Sistema de Información Geográfica (SIG) ILWIS 3.2 Academic, para la elaboración del mapa final de unidades de paisaje que representa el mapa de estratos de muestreo, tomando como criterio la fisonomía y la geomorfología. Así mismo, se verificaron in-situ en la fase de campo de manera organizada y sistémica las unidades de paisaje, con el objeto de evitar distorsión en la toma de datos.

3.2 CARACTERIZACION DEL PAISAJE

La heterogeneidad del paisaje se estudió a través de su estructura horizontal. El análisis se basó en la clasificación de las unidades de paisaje (estratos) en los mapas digitales, elaborados a partir de la identificación de las unidades fisonómicas y unidades geomorfológicas. Una vez identificadas, se digitalizaron las áreas (polígonos) en el ILWIS (SIG) y se asignó una categoría a las unidades. Para todos los polígonos digitalizados se registraron su área, perímetro, número de polígono, número de censos florísticos y número de muestras de suelo. Se definieron tres fases para el desarrollo de la caracterización del paisaje: a) Inicial, b) Campo y c) Final.

3.2.1 Fase Inicial

El criterio metodológico para elaborar los mapas preliminares (figuras 2, 3 y 4) comprende especialmente patrones de modelado glacial y fisonomía de la vegetación presente en el circo glacial. Se delimitaron las unidades de paisaje siguiendo una clasificación supervisada y ordenada, en donde se asignaron categorías a la fotografía de acuerdo a su tonalidad, textura y color (fotoelementos). La leyenda y sus respectivos códigos han sido señalados con los nombres abreviados de la fisonomía dominante y la unidad geomorfológica. Se utilizaron datos espaciales y topográficos como fuentes

principales para elaborar el mapa preliminar y final de unidades de paisaje. Destaca la fotografía aérea N° 1159 a escala 1:27.519 del foto índice de la Cuenca del río Motatán, misión 010323 de 1977, la cual fue procesada y extendida empleando el software ILWIS 3.2 Academic (Integrad Lan and Water Information System). Este sistema según la ITC (1997) permite procesar y analizar los datos espaciales en formato raster y vectorial (ITC, 1997). Los criterios seleccionados para la clasificación en la fotografía aérea, además de la textura, el color y las tonalidades, se ajustan a los planteamientos teórico-prácticos de Zonnevel (1989), Etter (1991) y Villota (1997) que consisten principalmente en analizar el paisaje desde un punto de vista aplicado, el cual comprende el estudio, descripción y clasificación de las formas del terreno, considerando criterios morfométricos como la posición dentro del paisaje (cima, ladera, repie, basín, aristas), calificada con uno o más atributos, de una u otra forma relacionados con los procesos morfogenéticos.

El proceso se inició al crear un nuevo submapa de segmentos, cortando la fotografía original (mapa raster) en los límites correspondientes de estudio. Al raster nuevo se le asignó el sistema de coordenadas de proyección UTM y un sistema de coordenadas estándar para los andes venezolanos. Simultáneamente se realizó la georeferenciación de la imagen digital para ajustar las características geométricas de la imagen de acuerdo a la proyección cartográfica estándar Proyección Mercator Transversal (UTM). La georeferenciación se operó mediante la translación de x, y, que corrigió la fotografía digital con un error cuadrático fijado por el usuario. En nuestro caso usamos el mapa de geomorfología glacial de Piedras Blancas de Schubert (1980) a escala 1:25.000 y el modelo digital de elevación (MDE) de la Cuenca alta del río Turmero, como puntos de referencia. Luego, se digitalizó sobre el mapa de segmentos georeferenciado, al escalar entre 1:2.000 y 1:10.000 para delimitar con mayor precisión las unidades. En los segmentos se crearon mapas de puntos bajo el dominio tipo clase con su respectiva leyenda de fisonomía, geomorfología y unidades de paisaje, y por último se procedió a digitalizar los polígonos.

Figura 2. Mapa preliminar de unidades geomorfológicas presentes en el circo glacial en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata.

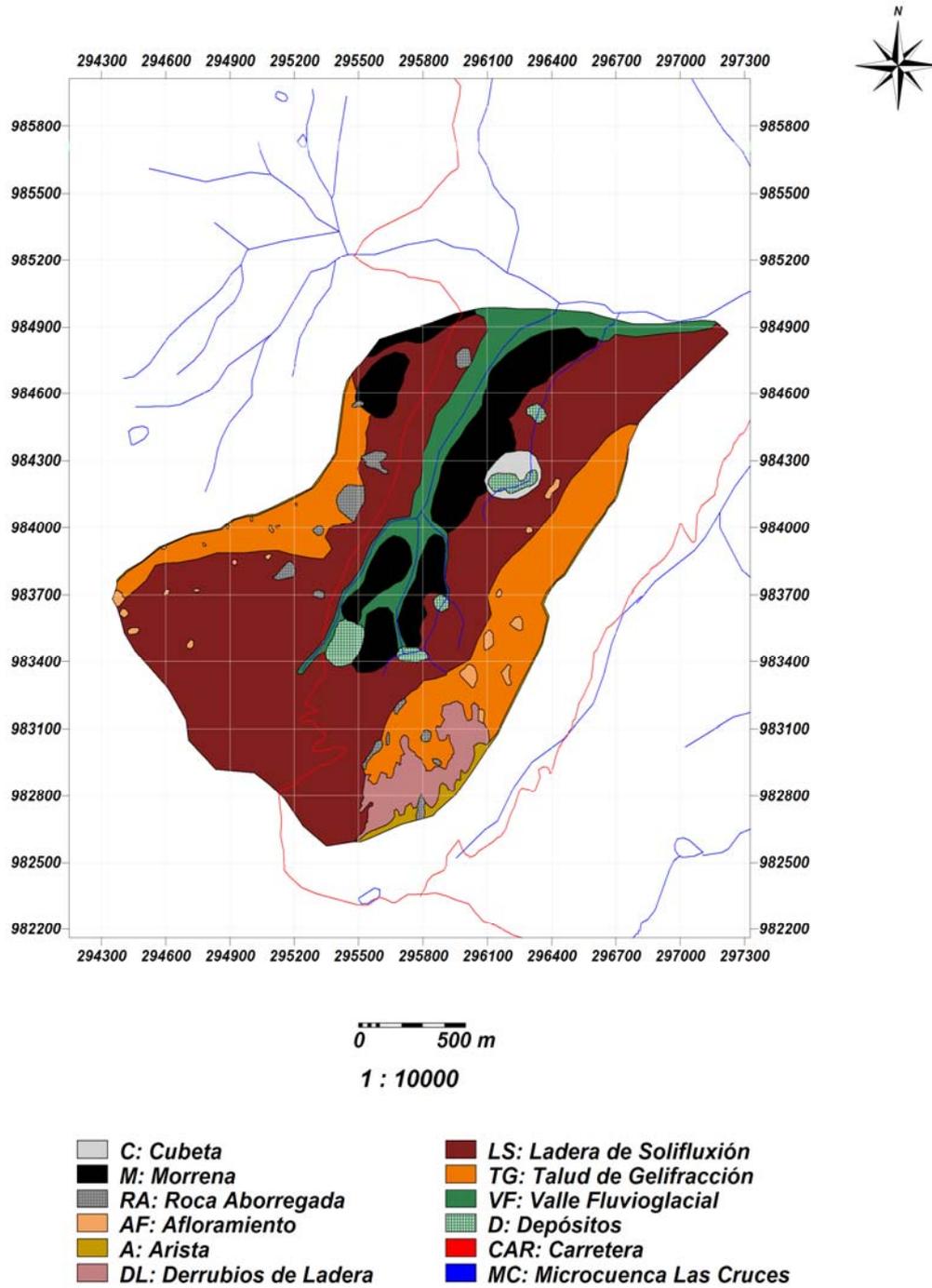


Figura 3. Mapa preliminar de unidades fisonómicas presentes en el circo glacial en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata.

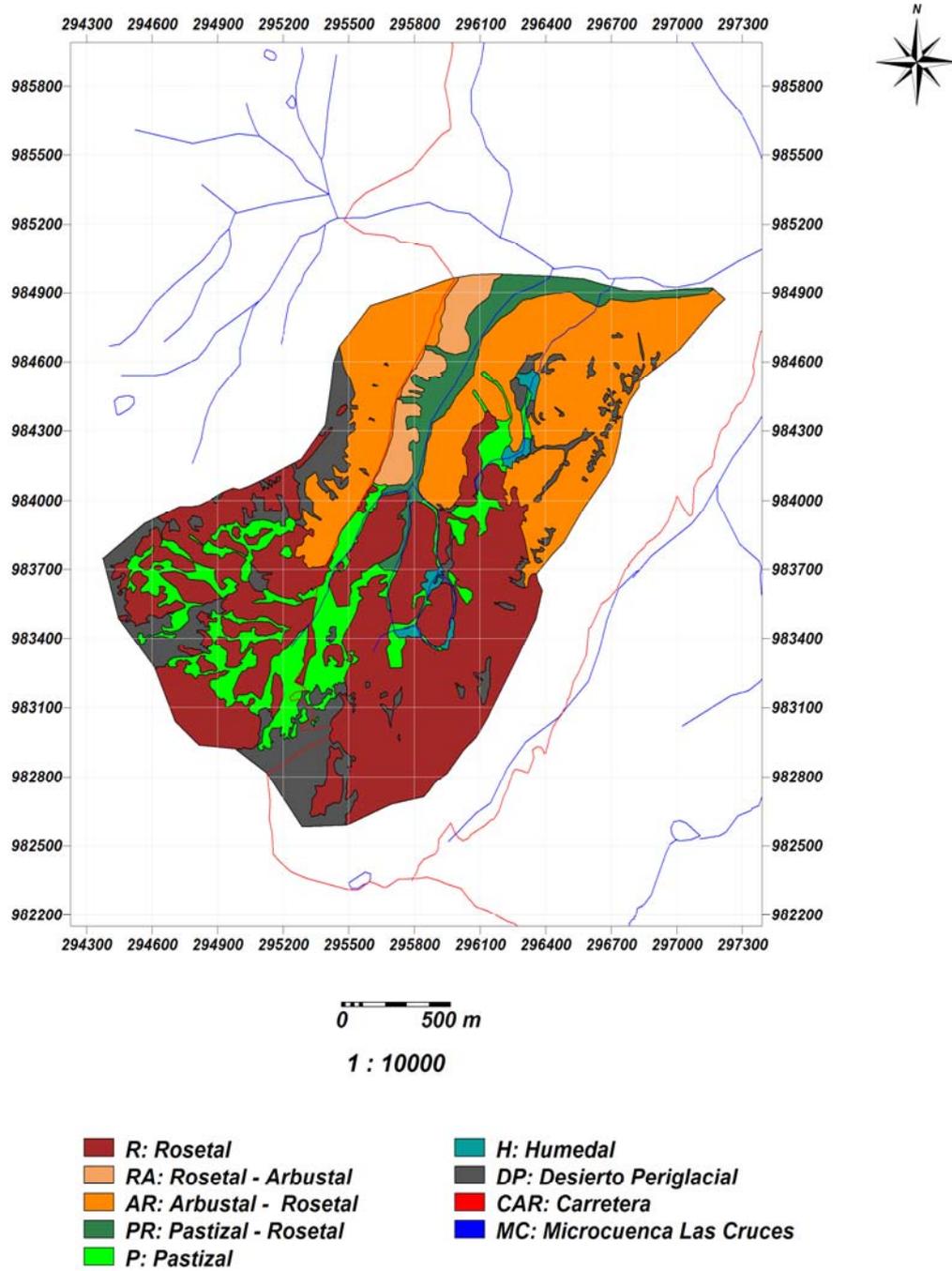
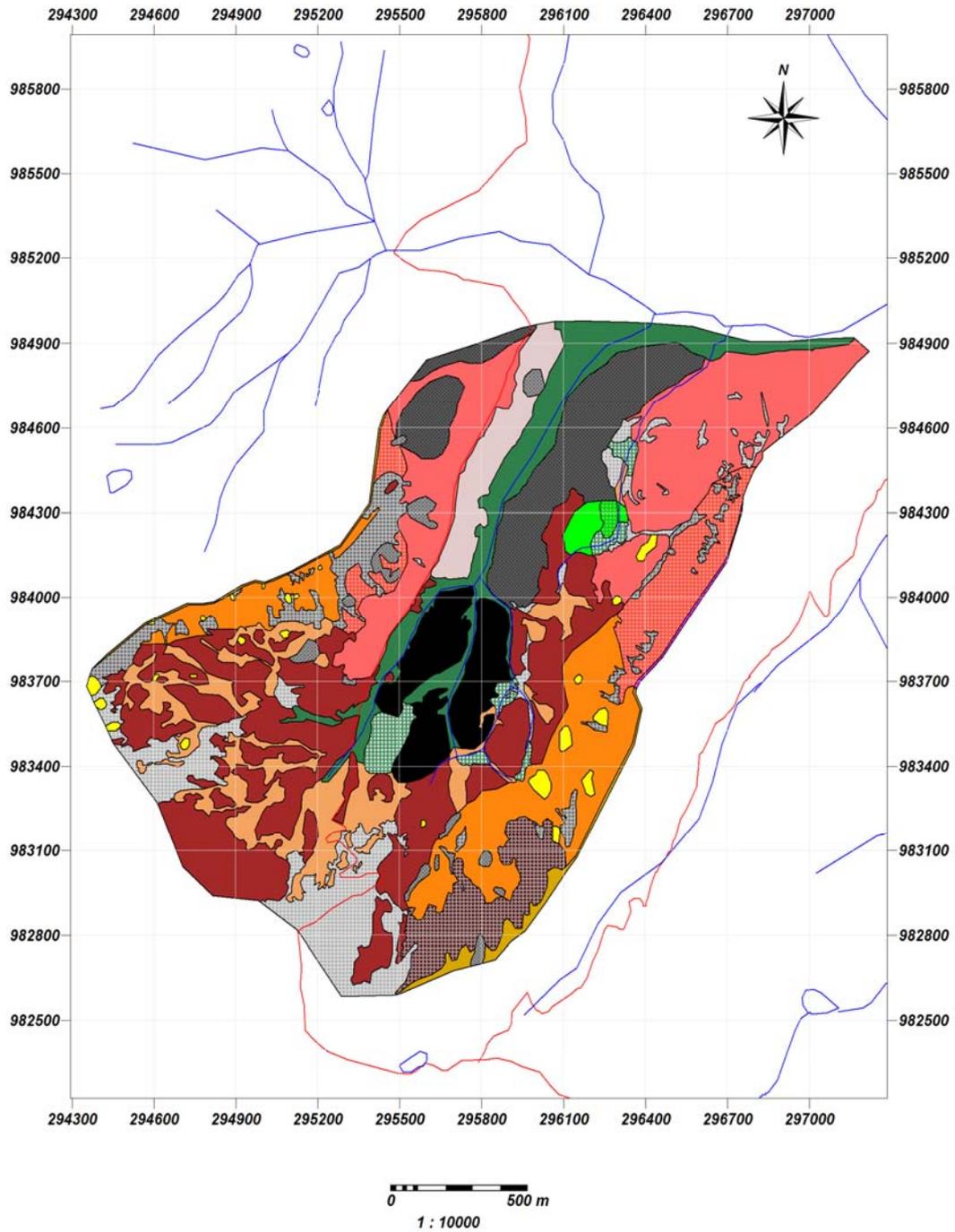


Figura 4. Mapa preliminar de unidades de paisaje (Estratos de Muestreo) en el circo glaciar en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata.



Leyenda preliminar del mapa de unidades de paisaje

-  **CAR: Cubeta_Arbustal / Rosetal**
-  **CP: Cubeta_Pastizal**
-  **MR: Morrena_Rosetal**
-  **MAR: Morrena_Arbustal / Rosetal**
-  **RA: Roca Aborregada**
-  **AF: Afloramiento**
-  **AR: Arista_Rosetal**
-  **AAR: Arista_Arbustal / Rosetal**
-  **DLR: Derrubios de Ladera_Rosetal**
-  **LSR: Ladera de Soliflucción_Rosetal**
-  **LSRA: Ladera de Soliflucción_Rosetal / Arbustal**
-  **LSAR: Ladera de Soliflucción_Arbustal / Rosetal**
-  **LSP: Ladera de Soliflucción_Pastizal**
-  **LSDP: Ladera de Soliflucción_Desierto Periglacial**
-  **TGR: Talud de Gelifracción_Rosetal**
-  **TGAR: Talud de Gelifracción_Arbustal / Rosetal**
-  **TGDP: Talud de Gelifracción_Desierto Periglacial**
-  **VFPR: Valle Fluvioglacial_Pastizal / Rosetal**
-  **DH: Depósitos_Humedal**
-  **MC: Microcuenca Las Cruces**
-  **CA: Carretera**

3.2.2 Fase de Campo

A partir de los mapas preliminares de fisonomía, geomorfología y de unidades de paisaje elaborados a escala 1:10.000 en laminas de papel, se efectuó el chequeo de campo para verificar, identificar y caracterizar, la disposición espacial de las diferentes unidades de paisaje, previamente elaboradas en el SIG. Paralelamente se tomaron puntos espaciales utilizando un sistema de posicionamiento global (GPS) para georeferenciarlos y localizarlos en los mapas. Se chequearon un total de 78 puntos demarcados, en las 22 unidades de

paisaje. La información generada de las unidades de paisaje se almacenó, verificó y editó en la base de datos del SIG.

2.3.3 Fase Final

El manejo de la información se realizó acoplando los datos espaciales con los datos de campo, para realizar el ajuste y la elaboración de los mapas finales (fig. 5, 6 y 7). Con la intención de analizar detalladamente las diferentes unidades, utilizamos una escala entre 1:2.000 y 1:10.000. Se construyó la leyenda y su respectiva descripción, tomando como base el resultado generado del análisis de la vegetación y el análisis ambiental. A su vez, generamos un histograma de frecuencia con su respectiva tabla que muestra los polígonos (estratos), su área, perímetro, número de polígono, número de censos florísticos y número de muestras de suelo. De esta manera se caracterizó y estableció la distribución espacial de las unidades de paisaje (tipo de vegetación, unidades geomorfológicas y características ambientales).

Figura 5. Mapa de unidades geomorfológicas presentes en el circo glacial en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata.

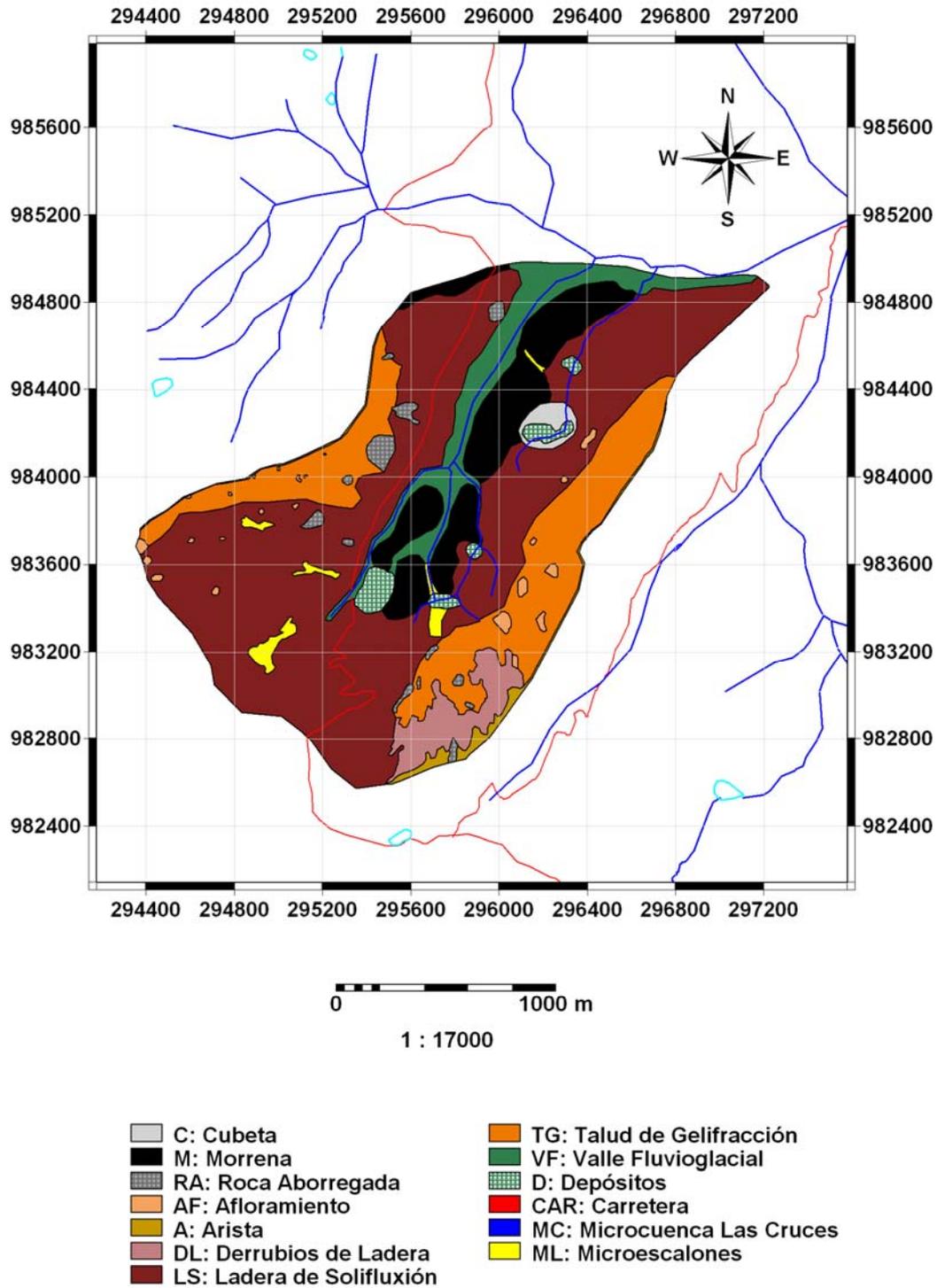


Figura 6. Mapa de unidades fisonómicas presentes en el circo glacial en el Páramo de Las Cruces, Sierra de la Culata.

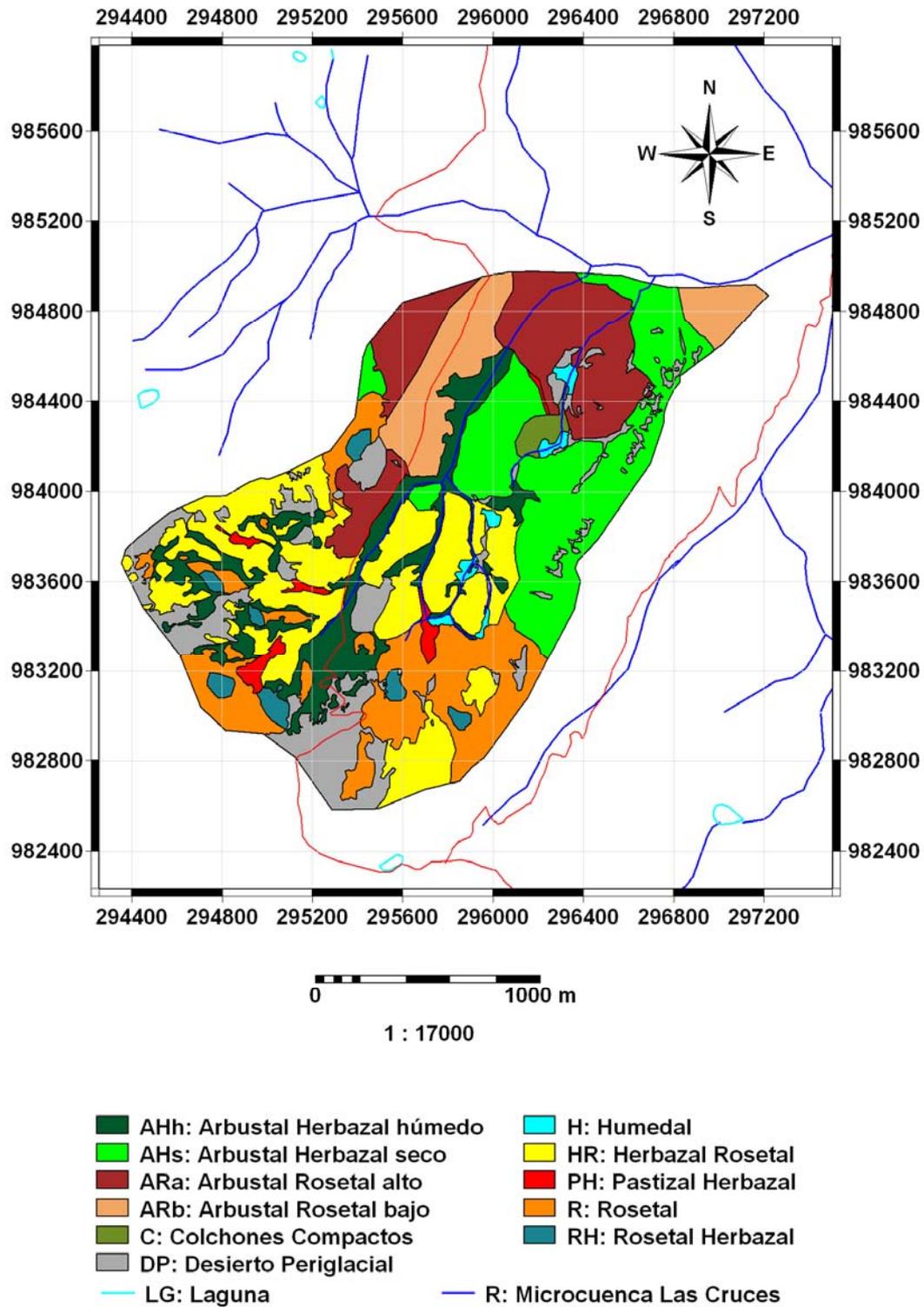
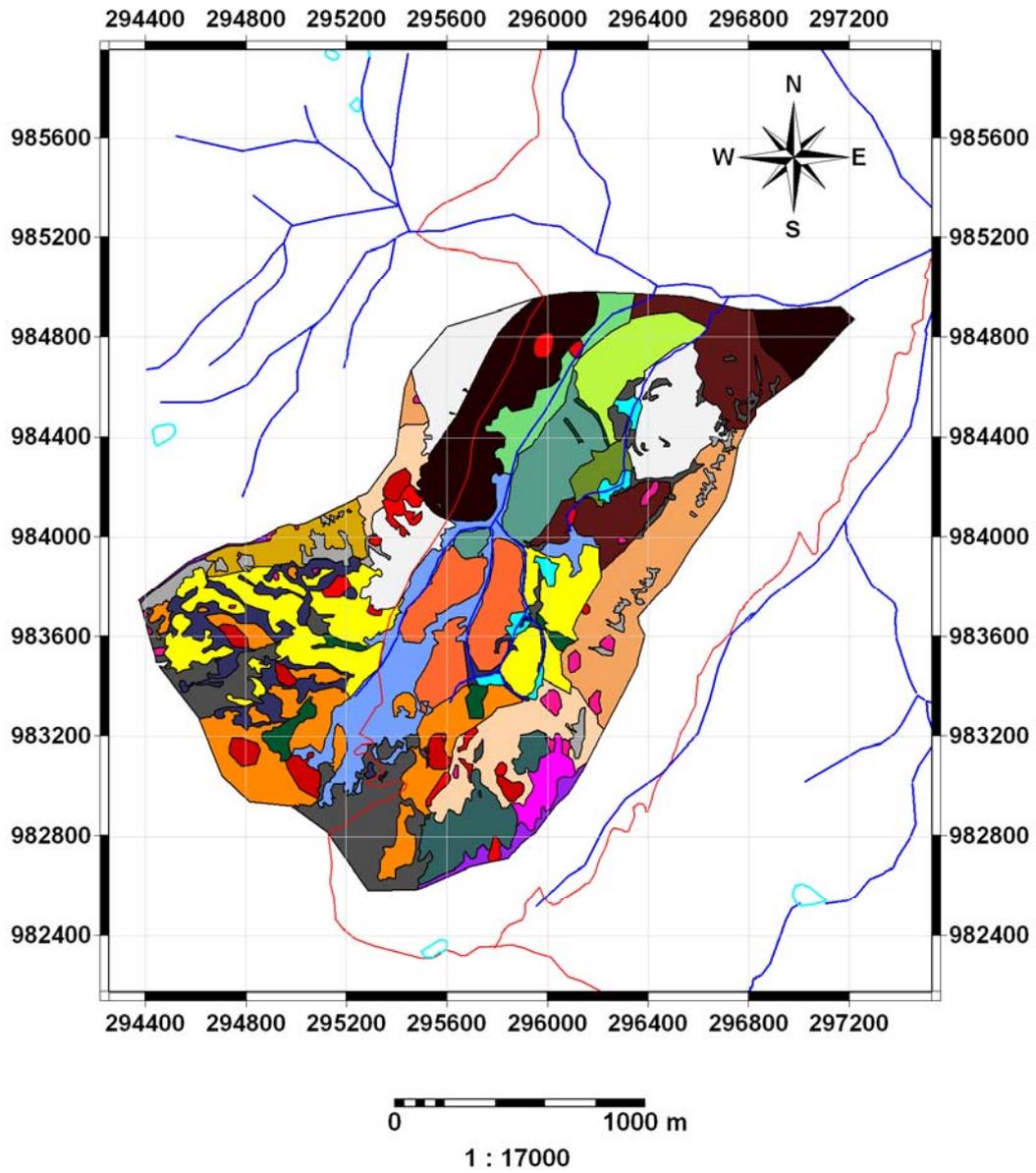


Figura 7. Mapa de unidades de paisaje (Estratos de Muestreo) en el circo glacial en el Páramo de Las Cruces. Sierra de la Culata.



Leyenda del Mapa de Unidades de Paisaje.

-  **AF: Afloramiento**
-  **AHhML: Arbustal Herbazal húmedo en Microescalones de Ladera**
-  **AHhV: Arbustal Herbazal húmedo en Valle**
-  **AHsLS: Arbustal Herbazal seco en Laderas de Soliflucción**
-  **AHsM: Arbustal Herbazal seco en Morrena**
-  **AHsTG: Arbustal Herbazal seco en Talud de Gelifracción**
-  **ARaLS: Arbustal Rosetal alto en Laderas de Soliflucción**
-  **ARaM: Arbustal Rosetal alto en Morrena**
-  **ARaV: Arbustal Rosetal alto en Valle**
-  **ARbLS: Arbustal Rosetal bajo en Laderas de Soliflucción**
-  **CC: Colchones en Cubeta de Sobreexcavamiento**
-  **DPLS: Desierto Periglacial en Laderas de Soliflucción**
-  **DPTG: Desierto Periglacial en Talud de Gelifracción**
-  **HRA: Herbazal Rosetal en Arista**
-  **HRDL: Herbazal Rosetal en Derrubios de Ladera**
-  **HRLS: Herbazal Rosetal en Laderas de Soliflucción**
-  **HRM: Herbazal Rosetal en Morrena**
-  **HRTG: Herbazal Rosetal en Talud de Gelifracción**
-  **HD: Humedal en Depositos**
-  **PHML: Pastizal Herbazal en Microescalones de Ladera**
-  **RA: Roca Aborregada**
-  **RDL: Rosetal en Derrubios de Ladera**
-  **RLS: Rosetal en Laderas de Soliflucción**
-  **RTG: Rosetal en Talud de Gelifracción**
-  **RHLS: Rosetal Herbazal en Laderas de Soliflucción**

3.3 CARACTERIZACION DE LA VEGETACIÓN

3.3.1 Registro de Atributos y Selección de Censos

Los parámetros registrados en la vegetación son la composición florística, las formas de vida, la fisonomía y un estimado del porcentaje de cobertura.

Se dispusieron 75 Unidades Muestrales (UM) de 100 m² (10 x 10 m), ubicadas al azar en 22 unidades de paisaje, de 25 totales, usando coordenadas cartesianas y orientadas en dirección perpendicular a la pendiente mayor, para disminuir la posible heterogeneidad de la vegetación; en cada UM se realizó además un censo florístico. Cada UM fue georeferenciada. La selección del tamaño de la UM obedeció a la escasa cobertura de la vegetación en el piso altiandino (Monasterio, 1980c y Malagón, 2002).

En cada UM se estimó la cobertura de las especies por el método del cuadrado puntual de Levin y Madden (Greig-Smith, 1983), empleando 1 varilla de 4 mm de diámetro (Fotografía 4). El método consiste en introducir verticalmente 100 veces la varilla en cada UM y registrar cuales especies hacen contacto con la varilla. El número de veces que una especie es tocada por la varilla es una estimación insesgada de su cobertura (Greig-Smith, 1983). En cada censo florístico se registró su número, la fecha, la lista de especies, el nombre de los colectores, unidad de paisaje, altitud, pendiente, exposición y coordenadas geográficas. El valor estimado de cobertura para cada especie en cada UM permitió construir la matriz de censos por especies, empleada en los análisis de vegetación, y denominada para fines descriptivos matriz principal.

3.3.2 Listado y Colecta de las Especies

El material vegetal se coleccionó de manera convencional, las plantas se identificaron en el laboratorio, se anotaron todas las especies encontradas dentro del censo e identificamos su forma de vida de acuerdo a la clasificación de Vareschi (1970).

En los humedales se elaboró un listado de la composición florística de 5 pequeños humedales y no se realizaron censos florísticos e inventarios ambientales por las siguientes razones: 1) los humedales son totalmente diferentes florística y ambientalmente a las otras comunidades bien drenadas, y tomarlas en el análisis introduciría una distorsión en los ordenamientos, 2) los valores de las variables físicas del ambiente como altitud, exposición y pendiente son similares en la unidad de paisaje identificada como humedales en depósitos

(HD), y 3) las muestras de suelo en humedales por lo general varían entre 8 cm y 130 cm y para el presente estudio se tomó una muestra superficial entre 0 cm y 15 cm de profundidad.

La identificación taxonómica de las especies la realizó el profesor Benito Briceño del departamento de biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad de los Andes. El material vegetal se almacenó en los herbarios de la Facultad de Farmacia (MERF), la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales (MER) y el herbario Nacional de Venezuela (VEN). La identificación sigue la nomenclatura del Nuevo Catálogo de la Flora Vasculosa de Venezuela de Hokche et al., (2008), sin embargo, se realizó una revisión de la Sinopsis de la Flora Vasculosa del Páramo de Piedras Blancas de Ricardi et al., (1987), del Catálogo Abreviado de las Plantas con Flores de los Páramos de Venezuela, Parte I, de Briceño y Morillo (2002), y del Catálogo de las Plantas con Flores de los Páramos de Venezuela, Parte II, de Briceño y Morillo (2006).

3.4 CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL

3.4.1 Factores Microclimáticos

Con el propósito de observar las variaciones de la temperatura en la época de sequía, se instalaron a nivel del suelo 3 sensores automáticos, marca HOBO H8 Pro (Onset Co), siguiendo una transecta que corta transversalmente el circo. El 1ro localizado en el fondo del valle a 4.021 m de elevación y los 2 restantes están a 4.236 m de elevación en taludes de gelifracción con exposición al sol de 175° S y 295° WNW respectivamente. Los sensores se programaron para registrar temperaturas a nivel de suelo cada 10 minutos, y se dejaron en el sitio durante 3 meses y 10 días. Se tomaron los promedios diarios, y se realizó un análisis de los valores de temperaturas (medias, mínimas y máximas) entre las estaciones localizadas al S, al WNW y en el fondo de Valle para caracterizar de manera general el microclima local del circo glacial.

3.4.2 Factores Físicos y/o Topográficos

En cada censo se registró las características ambientales del medio físico como la exposición al sol, determinada con brújula marca Suunto, pendiente mediante un

clinómetro Bruton, altitud con un GPS Garmin etrex vista y un altímetro Thommen (anexo 1). Asimismo, se verifico en cada censo la unidad geomorfológica (Fig. 5).

3.4.3 Factores Edáficos

Para este tipo de estudio de análisis de vegetación que busca identificar gradientes ambientales subyacentes a partir de un gradiente florístico, es conveniente seleccionar variables físicas del suelo. Como bien lo señala Malagón (1982), en los suelos del páramo altiandino hay mayor predominio de las transformaciones minerales por efecto físico, más que por reacciones químicas de alteración. Sin embargo en la presente investigación se realizo un análisis completo de variables edáficas.

El procedimiento consistió en cavar un hoyo por cada censo de vegetación (75), se tomó una muestra de la parte superficial del suelo, entre 8 y 20 cm de profundidad, equivalente a 1 kg de suelo, con el fin de iniciar el análisis físico químico en el laboratorio. Malagón (1982) recomienda en páramos muestras equivalentes a 1 Kg de suelo, entre 8 y 20 cm de profundidad. En cada perfil de suelo se anotaron características generales como localización geográfica, descripción, fecha, unidad de paisaje, N° de censo, N° de horizontes, profundidad del perfil y profundidad del manto de gelifracción.

Los variables seleccionadas para el análisis físico-químico del suelo son: textura (% arena, % arcilla y % limo), Grava en Superficie, Capacidad de Campo y Punto de Marchitez Permanente, Materia Orgánica (%), Nitrógeno (%), Carbono (%), Relación C/N, Calcio (meq/100g), Magnesio (meq/100g), Sodio (meq/100g), Potasio (meq/100g), CIC (meq/100g) y pH.

Con los resultados del muestreo ambiental (topográficos y edáficos) se construyó una matriz ambiental, de censos por variables ambientales, que para efectos descriptivos denominaremos matriz secundaria.

3.5 ANALISIS DE LOS DATOS

Los datos de vegetación se analizaron siguiendo el postulado teórico del análisis de gradiente, el cual busca ordenar las unidades muestrales en gradientes florísticos bajo la hipótesis que dicho análisis revelará, por lo menos, un gradiente ambiental subyacente (Fariñas 1996), lo cual es conocido como “Análisis Indirecto de Gradiente” (Whittaker,

1967 y Austín, 1987). Al respecto, Austín y Smith (1989) y Guisan y Zimmermann (2000) clasifican en tres grupos a los gradientes ambientales: los directos, indirectos y de recurso.

Dada la alta heterogeneidad del paisaje, en términos estructurales, se realizó un análisis indirecto de gradiente mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP) para el ordenamiento de los suelos, y posteriormente se realizó un Análisis de Correspondencias Linealizado (DCA o Decorana), utilizando la matriz de vegetación como matriz principal, y la matriz ambiental como matriz secundaria. La interpretación de los ejes de ordenamiento se realizó mediante la correlación lineal entre los factores ambientales y los ejes de ordenamiento (Ter Braak y Prentice, 1988).

Para clasificar las UM se utilizó el método de Ward, o de la máxima varianza, desarrollado también por Orloci (1978), combinado con el uso de la distancia euclidiana. Paralelamente se estimó la diversidad del circo glacial y de las comunidades vegetales identificadas en la Clasificación, mediante el programa PC-ORD 5 y el programa de los Números de Hill elaborado por Fariñas.

Para el comportamiento ecológico de las especies se realizó un análisis de la respuesta frente a factores ambientales, usando el método de los Perfiles Ecológicos propuesto por Gounot (1969) y modificado por Fariñas (1975). Para ello se empleó el programa de Perfiles Ecológicos elaborado por Fariñas (1975). A continuación se presenta y detalla cada una de las técnicas empleadas para el análisis de los datos obtenidos en el circo glacial.

Con los resultados del muestreo ambiental (topográficos y edáficos) se construyó una matriz ambiental, de censos por variables ambientales, que para efectos descriptivos denominaremos matriz secundaria.

Con los resultados de los censos florísticos se construyó una matriz de vegetación, de censos por especies, que para efectos descriptivos denominaremos matriz principal, y con la cual se realizaron los análisis de vegetación empleando las técnicas clásicas de clasificación y ordenamiento. Es pertinente mencionar que a dicha matriz se le eliminaron las especies con presencia menor o igual que 5 en el total de los censos, este hecho no afecta el resultado del ordenamiento pero introducen ruido, de tal manera generamos una matriz final de 79 especies con la cual iniciamos el análisis de vegetación (anexo 3).

3.5.1 Clasificación

En ecología de comunidades los métodos de clasificación introducen valores de abundancia de las especies en dos tablas de censos por especies en la matriz de datos (Gauch, 1982). La teoría de clasificación ampliamente extendida en la actualidad en ecología de comunidades, consiste en introducir una a una las técnicas jerárquicas y no jerárquicas para el arreglo simultaneo de censos, especies y de ambos. Se han considerado tres grupos de técnicas de clasificación (Gauch, 1982); 1) Tablas Arregladas, 2) No Jerárquicas y 3) Jerárquicas.

En el presente análisis de vegetación se empleo una técnica jerárquica que difiere de las no jerárquicas por que arreglan clases dentro de una jerarquía y se presenta la clasificación en forma de un dendrograma (Gauch, 1982).

Para la clasificación de los censos se escogió un método de tipo politético aglomerativo, el cual examina pequeñas distancias entre censos (UM) similares. Se empleo la técnica de CLUSTER de Sneath y Sokal (1973) en Gauch (1982) basadas en distancias euclidianas. Esta técnica es frecuentemente utilizada en clasificación y recomendada en análisis de tipo jerárquico (Sneath y Sokal 1973, en Gauch 1982). Como cualquier método de clasificación aglomerativo, calcula de la matriz de datos de unidades de muestreo (UM) por especies, la disimilaridad de la matriz de censos por censos, usando cualquier medida de distancia euclidiana; y su resultado se representa en un dendrograma.

3.5.2 Diversidad

Los índices de diversidad tienen el propósito de medir la variabilidad y la identidad de las especies (Pielou, 1984). Magurran (1983) señala que las medidas de diversidad de las especies pueden agruparse con base a tres aspectos: 1) Riqueza: representan una medida del número de especies por unidad de área definida; 2) Heterogeneidad: representan esencialmente modelos de abundancia de las especies, que señalan casos donde la abundancia es alta e igual o por el contrario es desigual entre las especies; y 3) Abundancia Proporcional: que busca integrar la riqueza e igualdad en un solo índice.

Para estimar y analizar la fitodiversidad en este trabajo, se utilizó como índice de heterogeneidad los Números de Hill. Dada su sencillez, coherencia, interpretabilidad y por que reúne muchos de los índices propuesto por otros autores. Los números de Hill permiten

ordenar los índices de diversidad de acuerdo a la sensibilidad de las especies menos abundantes o raras. Además, permite calcular el número efectivo de especies en una muestra (Magurran, 1983). Para estimar la diversidad se delimitaron dos etapas:

1) se estimó la diversidad gama o de toda la muestra mediante la sumatoria de la cobertura de todas las especies en los 75 censos, para ello se utilizó la matriz original de datos del inventario florístico sin ordenar.

2) se ordenó la matriz de datos originales del inventario florístico de acuerdo a los grupos formados en el análisis de clasificación por el método de CLUSTER. Se procedió a calcular los Números de Hill para cada comunidad y posteriormente se registraron su promedio y rango para N-∞, N₀, N₁, N₂, N+∞.

A continuación se presenta la leyenda utilizada en este análisis: N₀ que estima el número de especies, el N₁ el índice de Shannon y el N₂ el índice de Simpson, de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$N_a = (p_1^a + p_2^a + p_3^a \dots + p_n^a)^{1/(1-a)}$$

Donde N_a es en esencia el orden de la diversidad y p_n es la abundancia proporcional de n especies. El orden de N frecuentemente utilizado en estudios de diversidad y empleado en este trabajo es:

N-∞	Es N menos infinito, el número de individuos que hay que revisar para encontrar las especies raras
N ₀	Es N cero, el número de especies
N ₁	Es N uno, el número aparente de especies muy dominantes, dominantes y medianamente dominantes
N ₂	Es N dos, el número aparente de especies muy dominantes y dominantes
N+∞	Es n mas infinito, el número aparente de especies muy dominantes

3.5.3 Ordenamiento

Los métodos usados con mayor frecuencia para el estudio de las formaciones vegetales sobre gradientes indirectos son Métodos de Ordenamiento y Métodos Matemáticos. Es importante mencionar que al ordenar los censos florísticos (UM) de manera aleatoria y estimar su composición florística bajo la hipótesis que ese análisis revelará por lo menos un gradiente ambiental, permite considerar el presente estudio como un análisis indirecto de gradientes (Fariñas 1975, Austín y Smith, 1989). Para Austín (1985), Austín y Smith (1989) tal análisis florístico y ambiental corresponde a un ordenamiento vegetacional o llamado Modelo Gaussiano Vegetacional; que no es más que el refinamiento de la teoría del continuum (M, Fariñas. *com, pers,*)

Con la matriz de suelos y de vegetación se realizó dos tipos de análisis multivariados: 1) aplicando el Análisis de Componentes Principales (ACP) para las muestras de suelo, dada su ajuste a la teoría del modelo lineal y 2) empleando el Análisis de Correspondencias Linealizado o Decorana (ACL), para la vegetación; los dos métodos son eficientes en ciertas condiciones, usados ampliamente en la actualidad en análisis de datos en ecología vegetal.

El análisis de Componentes Principales (ACP) es un método algebraico lineal, elegante desde un punto de vista matemático y se basa en geometría plana. Es equivalente al ajuste de rectas por el método de mínimos cuadrados, en el cual varias rectas se ajustan a una nube de puntos multidimensionales. De tal manera se considera que la muestra se ajusta a una curva de distribución normal multivariante, donde las variables se expresan en el espacio de forma lineal (Fariñas 1996).

El Análisis de Correspondencia Linealizado conocido también como DECORANA es de interés en ordenamiento de vegetación por ser una técnica alternativa al ACP. El método consiste en calcular en la matriz de vegetación la distancia entre la tabla observada y esperada bajo la hipótesis nula que la matriz observada carece de estructura, por ende la vegetación. Los censos florísticos pueden ordenarse a través de algebra lineal y procesos iterativos, que calculan las coordenadas de los censos en plano de ordenamiento, lo cual constituye una estimación del óptimo a lo largo del gradiente florístico que representa hipotéticamente un gradiente ambiental subyacente (Fariñas, 1996).

El ACL corta la nube de puntos en segmentos y después estandariza cada segmento a media cero y varianza uno, luego los linealiza, produciendo un estiramiento de la nube en dirección del gradiente más importante, el resultado es la diversidad “beta” del gradiente tomado en desviaciones estándar. La interpretación del método se hace calculando correlaciones lineales entre las variables ambientales y los ejes de ordenamiento (Fariñas, 1996).

3.5.4 Respuestas de las Especies a Factores Ambientales

El comportamiento ecológico de las especies parte de la idea clásica de determinar el valor indicador de las mismas, respecto a los factores ambientales de interés, empleando el método de los Promedios Ponderados (PP) o mediante el método de los Perfiles Ecológicos. El primero consiste en estimar el óptimo y la amplitud de cada especie, y el segundo en calcular la información recíproca entre una especie y un factor ambiental (Fariñas, 1996).

Una vez generados los resultados de la clasificación y el ordenamiento, se caracterizó el comportamiento ecológico de las especies mediante el análisis estadístico de su relación con los factores ambientales de mayor relevancia, a partir de los Perfiles Ecológicos. Esta técnica desarrolla exclusivamente para estudiar las relaciones entre las plantas y el ambiente, se fundamenta en la Teoría de la Información, la cual permite calcular la información recíproca entre una especie y un factor descriptor discreto, pero que puede usarse con descriptores continuos descompuestos en clases.

El método de los Perfiles Ecológicos propuesto por Gounot (1969) y posteriormente modificado por Fariñas (1987), refleja la asociación o no de la especie a factores ambientales de particular interés. Se basa en comparar las frecuencias relativas de las especies, a partir de los datos de presencia-ausencia de las mismas, con la frecuencia relativa esperada, bajo la hipótesis nula de independencia entre la especie y los diferentes estados que adquiera el factor descriptor. Fariñas (1996) menciona que el método se basa en que si una especie es indiferente a un factor ecológico, su frecuencia relativa será la misma frente a todos los estados que tome el factor en el sitio de estudio, en caso opuesto las especies serán más o menos frecuente de lo esperado, bajo la hipótesis de indiferencia frente al factor.

A continuación se presenta y describe detalladamente la manera como son realizados los perfiles ecológicos (Fariñas, 1987), para ello se escogió a *Valeriana parviflora* frente a las variables ambientales de altitud y pendiente.

La representación de la tabla de contingencia para elaborar los perfiles ecológicos es:

Tabla de contingencia f_{ij}

f_{11}	f_{12}	f_{13}	f_{14}	$f_{1\cdot}$
f_{21}	f_{22}	f_{23}	f_{24}	$f_{2\cdot}$
$f_{\cdot 1}$	$f_{\cdot 2}$	$f_{\cdot 3}$	$f_{\cdot 4}$	$f_{\cdot\cdot}$

en donde $f_{1\cdot}$, $f_{2\cdot}$, $f_{\cdot 1}$, $f_{\cdot 2}$, $f_{\cdot 3}$, $f_{\cdot 4}$ son respectivamente los totales de las filas y las columnas, y constituyen los marginales de la tabla.

La fórmula general para calcular la Información Recíproca especie-factor es (Fariñas, 1996):

$$IR(\text{especie}, \text{factor}) = G = 2 \left[\sum_i \sum_j f_{ij} \ln \frac{f_{ij} f_{\cdot\cdot}}{f_{i\cdot} f_{\cdot j}} \right]$$

La tabla de contingencia para calcular el perfil de un factor dividido en cuatro estados es:

E(1)	E(2)	E(3)	E(4)	NE
P₁₁	P₁₂	P₁₃	P₁₄	PT_{1\cdot}
A₂₁	A₂₂	A₂₃	A₂₄	AT_{2\cdot}
NC_{\cdot 1}	NC_{\cdot 2}	NC_{\cdot 3}	NC_{\cdot 4}	NTC_{\cdot\cdot}

y la manera práctica de calcular la información especie-estado del factor es la siguiente:

$$G = 2 \left[\left(\sum_{i=1}^{NE} P(i) \ln P(i) + \sum_{i=1}^{NE} A(i) \ln A(i) + NTC \ln NTC \right) - \left(\sum_{i=1}^{NE} NC(i) \ln NC(i) + PT \ln PT + AT \ln AT \right) \right]$$

E(i) = estado i (i=1,2,3,4)

P(i) = número de presencias en el estado i

A(i) = número de ausencias en el estado i

NTC = número total de censos

NC(i)= número de censos en el estado i

PT = número total de presencias

AT = número total de ausencias

NE = número de estados

Para *Valeriana parviflora* el perfil ecológico respecto a la altitud deriva en tres estados: baja (3.906 – 4.100), intermedia (4.105 – 4.250) y alta (4.252 – 4.400). De los 75 censos, 23 están a baja altitud, 26 a intermedia altitud y 26 a mayor altitud.

La tabla de contingencia para calcular los perfiles ecológicos de *Valeriana parviflora* es la siguiente:

Altitud (msnm)	3.906 – 4.100	4.105 – 4.250	4.252 – 4.400	Total
Perfil de Presencias	13	6	1	20
Perfil de Ausencias	10	20	25	55
Perfil de Censos	23	26	26	75
Perfil Frec. Relativas	0,57	0,23	0,04	0,27
Perfil Frec. Corregidas	2,11	0,85	0,15	

La frecuencia relativa de la especie es $20/75=0,27$, esa es la frecuencia relativa esperada bajo la hipótesis nula de independencia especie-factor.

La Información Reciproca contenida en la tabla es:

$$G = 2 [(13\ln 13 + 6\ln 6 + 1\ln 1 + 10\ln 10 + 20\ln 20 + 25\ln 25 + 75\ln 75) - (23\ln 23 + 26\ln 26 + 26\ln 26 + 55\ln 55 + 20\ln 20)]$$

$$G = 2 \times (531,31) - (521,85) = 18,93$$

El valor de G es superior al de $\chi^2_{(0,05)}$ con 2 grados de libertad (g. lib = 3 - 1) por que hay 3 estados del factor, $G = 18,93 > \chi^2_{(0,05)} = 5,99$. Este valor representa la cantidad de Información Reciproca (Fariñas, 1996), e indica que *Valeriana parviflora* está significativamente asociado a la altitud. Esta cantidad de información se descompuso en las cantidades correspondientes a cada estado del factor altitud, y se efectuó el cálculo de la información especie-estado del factor, para el estado altitud baja entre 3.906 – 4.100 msnm:

$$G = 2 [(13\ln 13 + 10\ln 10 + 23\ln 75) - (13\ln 20 + 10\ln 55 + 23\ln 23)]$$

$$G = 9,08$$

La descomposición da como resultado:

Estado	Frec. Corr.	Frec. Relat	G	χ^2	Signific.	Respuesta
Baja (3.906 – 4.100)	2,11	0,57	9,08	>3,84	S	+
Intermedia (4.105 – 4.250)	0,85	0,23	0,18	<3,84	NS	0
Alta (4.252 – 4.400)	0,15	0,04	9,67	>3,84	S	-
Total G			18,93			

Para el primer estado, el valor de 0,57 es estadísticamente diferente de 0,27 por ser $G_1 > 3.84$ y por ser la Frecuencia Corregida mayor que uno se asigna signo positivo, indicando que la especie es más frecuente de lo esperado en sitios de baja altitud. El segundo estado, el valor de 0,23 no es estadísticamente diferente de 0,27, lo que indica que la especie es indiferente al estado de altitud, por lo que puede o no estar presente, se le

asigna un cero para expresar independencia. El tercer estado, el valor de 0,04 es estadísticamente diferente de 0,27 (Frec. Rel. Esperada) y por ser la Frecuencia Corregida menor que uno, se le asigna signo negativo indicando que la especie es menos frecuente de lo esperado en sitios con alta altitud. En la tabla 1 se presenta el resumen del perfil ecológico de *Valeriana parviflora* con respecto a la Altitud.

Altitud (msnm)	3.906 – 4.100	4.105 – 4.250	4.252 – 4.400	Total
Perfil de Presencias	13	6	1	20
Perfil de Ausencias	10	20	25	55
Perfil de Censos	23	26	26	75
Perfil de Frec. Relativas	0,57	0,23	0,04	0,27 (1)
Perfil de Frec. Corregidas	2,11	0,85	0,15	
Ji-cuadrado	9,08	0,18	9,67	18,93 (2)
Respuesta de la Especie	+	0	-	(3)

(1) 0,27: Frecuencia Relativa Esperada: $FRE = NTP/NTC = 20/75$

(2) Valores de x^2 con los cuales se compara

(3) + La especie es más frecuente de lo esperado en sitios con baja altitud (0,57 > 0,27) [9,08 > 3,84]

0 La especie es indiferente a sitios intermedios de altitud, puede o no estar presente y su frecuencia observada no es diferente de la esperada

- La especie es menos frecuente de lo esperado en sitios de mayor altitud (0,04 < 0,27) [9,67 > 3,84]

Tabla 1. Ejemplo de perfil ecológico de *Valeriana parviflora* con respecto a la Altitud. La especie es más frecuente de lo esperado en sitios con altitudes entre 3.901 – 4.100 msnm, es indiferente en sitios con altitudes entre 4.105 – 4.250; y es menos frecuente de lo esperado en sitios con altitudes entre 4.252 – 4.400 msnm.

El perfil de *Valeriana parviflora* con respecto a la pendiente en porcentaje, deriva tres estados de pendiente: baja (1% - 20%), intermedia (21% - 40%) y alta (41% - 81%). De los 75 censos, 22 tenían pendiente baja, 25 la tenían intermedia y 28 la tenían alta. En la tabla 2 se presenta el resumen del perfil ecológico de *Valeriana parviflora* con respecto al porcentaje de Pendiente. El valor de G es superior al de $x^2_{(0,05)}$ con 2 grados de libertad (g. lib = NE-1), $G = 12,62 > x^2_{(0,05)} = 5,99$. Este valor representa la cantidad de Información

Reciproca (Fariñas, 1996), e indica que *Valeriana parviflora* esta significativamente asociado a la pendiente.

Pendiente (%)	1% - 20%	21% - 40%	41% - 81%	Total
Perfil de Presencias	1	6	13	20
Perfil de Ausencias	21	19	15	55
Perfil de Censos	22	25	28	75
Perfil de Frec. Relativas	0.05	0.24	0.46	0.27 (1)
Perfil de Frec. Corregidas	0.17	0.90	1.74	
Ji-cuadrado	7.53	0.09	5.00	12.62 (2)
Respuesta de la Especie	-	0	+	(3)

(1) 0,27: Frecuencia Relativa Esperada: $FRE = NTP/NTC = 20/75$

(2) Valores de x^2 con los cuales se compara

(3) - La especie es menos frecuente de los esperado en sitios con pendiente baja ($0.05 < 0.27$) [$7,53 > 3,84$]

0 La especie es indiferente a sitios en pendientes intermedias, puede o no estar presente y su frecuencia observada no es diferente de la esperada

+ La especie es más frecuente de lo esperado en sitios con pendiente alta ($0.46 > 0.27$) [$5,00 > 3,84$]

Tabla 2. Ejemplo de perfil ecológico de *Valeriana parviflora* con respecto al porcentaje de Pendiente. La especie es menos frecuente de lo esperado en sitios con pendientes entre 1% y 20% como fondos de valle, microescalones de ladera y cubetas de sobreexcavamiento. Es indiferente a sitios con pendientes entre 21% y 40%, y es más frecuente de lo esperado en sitios con pendientes superiores a 40% como laderas de soliflucción.

CAPITULO 4



Fotografía 4. Ubicación de un censo florístico (UM) en una comunidad de Arbustal Herbazal húmedo en un fondo de valle, destaca *Hypericum juniperinum* por su color rojizo.

4. RESULTADOS

4.1 ANÁLISIS DEL PAISAJE

Identificamos un total de 25 unidades de paisaje en función de la fisonomía y la geomorfología. Se escogieron 22 unidades para el muestreo ecológico, las 3 restantes como Afloramientos (AF), Rocas Aborregadas (RA) y Humedales (H) tan solo fueron identificadas en el contexto del espacio geográfico por su reducida área comparada con otras unidades. A partir del mapa diseñamos y ejecutamos un muestreo al azar estratificado para la toma de datos florísticos y ambientales. Seguidamente se organizaron las respectivas unidades de paisaje con su área, número de polígonos, perímetro, número de censos, número de muestras de suelo, valores promedios, mínimos, máximos y totales (Tabla 3).

En términos estructurales el circo glacial presenta una alta heterogeneidad. El número de parches obtenidos y su disposición en el espacio, reflejan un paisaje con unidades segregadas en una matriz de suelos inestables causados por procesos morfogénicos asociados a condiciones periglaciales. Toda esta heterogeneidad, se manifiesta en pequeñas extensiones cubiertas de vegetación y grandes extensiones de suelo desnudo, las cuales generalmente, alternan con cursos de agua estacional, y algunas depresiones húmedas.

El histograma (Fig. 8) muestra la heterogeneidad del paisaje, la cual está influenciada por dos componentes principales: la riqueza, entendida como el número de unidades de paisaje presentes, y la equitatividad, entendida como la proporción del área distribuida entre los diferentes tipos de unidades. Es por ello, que la heterogeneidad es una medida para conocer la diversidad de los elementos formadores y transformadores del paisaje. El resultado son 25 unidades de paisaje, claramente identificadas, delimitadas y mapeadas, un alto número que confirma la riqueza de este paisaje glacial. Así mismo, la distribución del área en las unidades de paisaje es heterogénea, como lo muestra la tabla 3 y su respectiva tabla resumen. Tal consideración corrobora la idea de la heterogeneidad del circo glacial, en cuanto a la configuración de ambientes glaciales, fluvio-glaciales y periglaciales (Fig. 5).

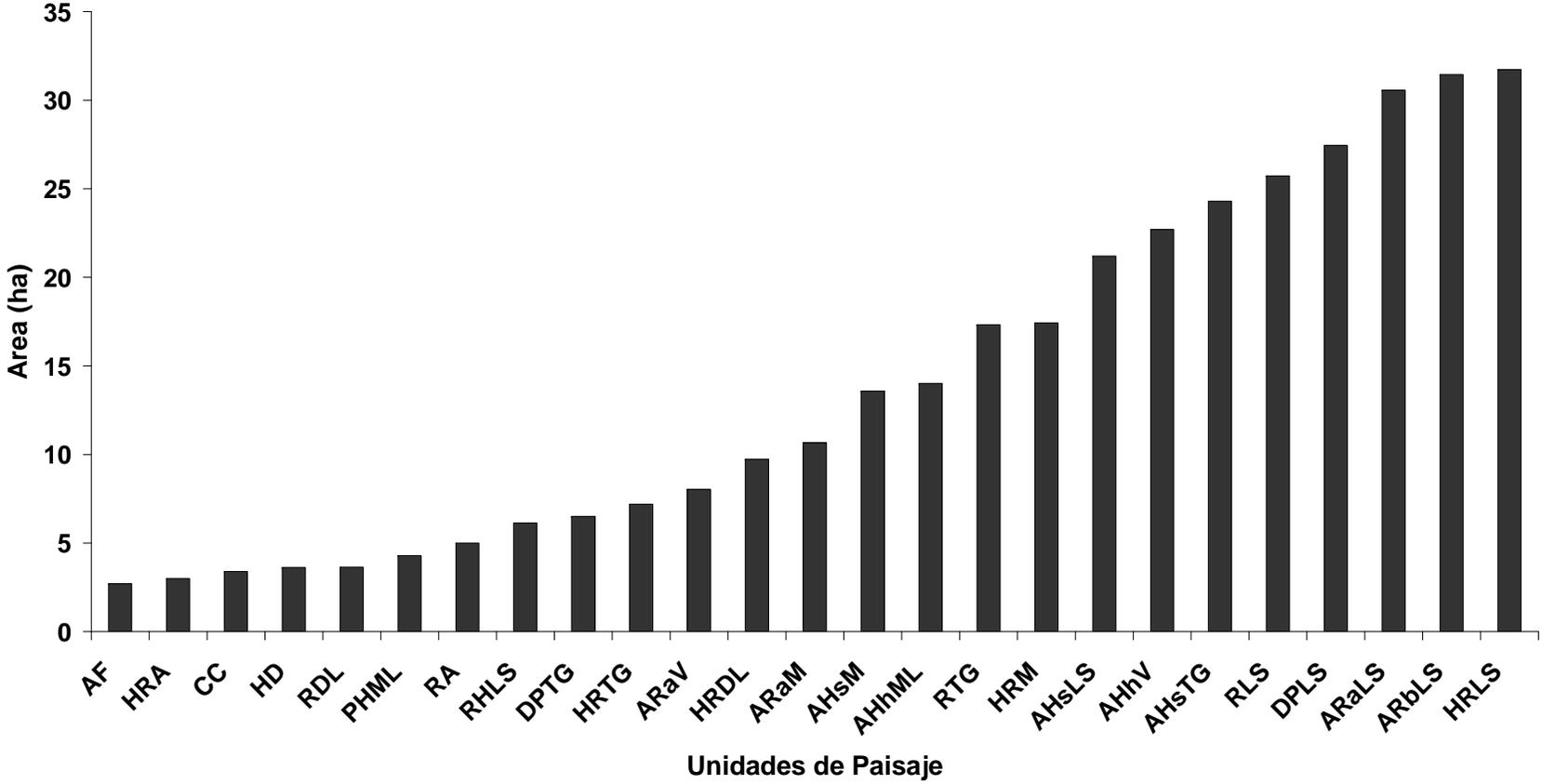
Tabla 3. Características del mapa de unidades de paisaje presentes en el circo glacial.

Unidad de Paisaje	Nº Polígonos	Perímetro	Área (ha)	Nº UM y Suelo
Afloramiento (AF)	20	2814,6	27,2	0
Arbustal Herbazal húmedo en Microescalones de Ladera (AHhML)	11	11838,2	14,0	5
Arbustal Herbazal húmedo en Valle (AHhV)	2	9871,3	22,7	3
Arbustal Herbazal seco en Laderas de Soliflucción (AHsLS)	3	5800,3	21,2	7
Arbustal Herbazal seco en Morrena (AHsM)	2	2607,9	13,6	2
Arbustal Herbazal seco en Talud de Gelifracción (AHsTG)	2	6843,8	24,3	6
Arbustal Rosetal alto en Laderas de Soliflucción (ARaLS)	3	7072,2	30,6	5
Arbustal Rosetal alto en Morrena (ARaM)	1	1755,4	10,7	2
Arbustal Rosetal alto en Valle (ARaV)	1	2371,9	8,0	3
Arbustal Rosetal bajo en Laderas de Soliflucción (ARbLS)	2	4585,0	31,5	2
Cojines en Cubeta de Sobreexcavamiento (CC)	1	1192,5	34,0	4
Desierto Periglacial en Laderas de Soliflucción (DPLS)	26	16813,9	27,5	4
Desierto Periglacial en Talud de Gelifracción (DPTG)	15	6829,0	6,6	5
Herbazal Rosetal en Arista (HRA)	3	3272,2	3,0	2
Herbazal Rosetal en Derrubios de Ladera (HRDL)	2	2605,9	9,7	2
Herbazal Rosetal en Laderas de Soliflucción (HRLS)	11	12555,9	31,7	1
Herbazal Rosetal en Morrena (HRM)	3	4016,2	17,4	4
Herbazal Rosetal en Talud de Gelifracción (HRTG)	1	3198,1	7,2	1
Humedal en Depósitos (HD)	6	2565,0	3,6	0
Pastizal Herbazal en Microescalones de Ladera (PHML)	6	3060,1	4,3	3
Roca Aborregada (RA)	14	4025,5	5,1	0
Rosetal en Derrubios de Ladera (RDL)	1	1212,2	3,6	1
Rosetal en Laderas de Soliflucción (RLS)	13	10349,4	25,7	4
Rosetal en Talud de Gelifracción (RTG)	2	6656,3	17,3	4
Rosetal Herbazal en Laderas de Soliflucción (RHLS)	7	2833,7	6,1	5

Tabla Resumen. Medidas de Tendencia Central del mapa de Unidades de Paisaje del circo glacial.

Unidad de Paisaje	N° Polígonos	Perímetro	Área (ha)	N° UM y Muestras Suelo
Promedio	6,32	5469,80	16,3	3,0
Mínima	1,00	1192, 53	3,0	1,0
Máxima	26,00	16813,90	34,0	7,0
Desviación Estándar	6,80	4030,50	10,5	2,1
Sumatoria	158,00	136746,00	407	75,0

Figura 8. Distribución de las unidades del paisaje en relación al área. En el eje X se muestra los nombres abreviados de los códigos de las unidades de paisaje (Tabla 3).



En orden de importancia, el HRLS, el ARbLS, el ARaLS, el DPLS, RLS, AHsTG, AHhV y AHsLS son las unidades con mayor área, 31,7 ha; 31,5 ha; 30,06 ha, 27,5 ha, 25,7 ha, 24,3 ha, 22,7 ha y 21,2 ha respectivamente. En contraste, las unidades de AF, HRA, CC, HD, RDL, PHML y RA presentan la menor área, con superficies inferiores a 5 ha.

El mapa de unidades de paisaje (Fig. 7), resultado de la clasificación supervisada de la fotografía aérea, presenta su leyenda final de unidades con sus respectivos códigos y colores en la parte inferior. En la leyenda se establecen las siguientes unidades de paisaje y representan: 1) Afloramiento (AF), 2) Arbustal Herbazal húmedo en Microescalones de Ladera (AHhML), 3) Arbustal Herbazal húmedo en Valle (AHhV), 4) Arbustal Herbazal seco en Laderas de Soliflucción (AHsLS), 5) Arbustal Herbazal seco en Morrena (AHsM), 6) Arbustal Herbazal seco en Talud de Gelifracción (AHsTG), 7) Arbustal Rosetal alto en Laderas de Soliflucción (ARaLS), 8) Arbustal Rosetal alto en Morrena (ARaM), 9) Arbustal Rosetal en Valle (ARaV), 10) Arbustal Rosetal bajo en Laderas de Soliflucción (ARbLS), 11) Cojines en Cubeta (CC), 12) Desierto Periglacial en Laderas de Soliflucción (DPLS), 13) Desierto Periglacial en Talud de Gelifracción (DPTG), 14) Herbazal Rosetal en Aristas (HRA), 15) Herbazal Rosetal en Derrubios de Ladera (HRDL), 16) Herbazal Rosetal en Laderas de Soliflucción (HRLS), 17) Herbazal Rosetal en Morrena (HRM), 18) Herbazal Rosetal en Talud de Gelifracción (HRTG), 19) Humedal en Depósitos (HD), 20) Pastizal Herbazal en Microescalones de ladera (PHML), 21) Roca Aborregada (RA), 22) Rosetal en Derrubios (RDL), 23) Rosetal en Laderas de Soliflucción (RLS), 24) Rosetal en Talud de Gelifracción (RTG) y 25) Rosetal Herbazal en Laderas de Soliflucción (RHLS).

El AHhML y AHhV dominan los arbustos enanos y las hierbas. Ambientalmente son sitios sometidos a soliflucción por hielo acicular en laderas de valles, las cuales están interdigitadas con suelos desnudo (12 %) y cubiertas por derrubios finos y turbas. Presentan superficies asimétricas, cóncavas y convexas en pendientes entre 17 % y 30 %, tal inclinación permite inferir que los sitios presentan mal drenaje y en consecuencia exhiben condiciones de humedad permanente y/o temporal dependiendo de la época del año. Altitudinalmente se distribuyen entre 4.000 y 4.300 msnm, y cubren un área de 36,7 ha que representa el 10,43 % del área total.

El AHsLS, AHsM y AHsTG se distribuyen formas de vida como arbustos y herbáceas en ambientes secos y bien drenados. Las unidades presentan un rango altitudinal de 3.900 a 4.280 msnm, con pendientes de 44 %, en superficies asimétricas e interdigitadas con parches de suelo desnudo (21 %). Las unidades cubren 59,1 ha, lo que representa un 16,79 % del área total.

En el ARaLS, ARaM Y ARaV dominan los arbustos y las rosetas gigantes caulescentes, pero se hacen importantes las plantas vasculares en cojín, las herbáceas y arbustos. Entre las condiciones físicas del ambiente, las unidades presentan un bajo porcentaje de suelo desnudo (entre 18 % y 22 %), con pendientes que oscilan entre 30 % y 53 %, en sitios bien drenados y en un rango altitudinal de 4.000 a 4.240 m, de ahí su nombre de arbustal rosetal alto. Las unidades se localizan especialmente sobre laderas de soliflucción, morrenas y eventualmente en laderas de valles en “V”. Se caracterizan por mezclas no seleccionadas de clastos de muchos tamaños, con fragmentos arañados y pulidos, como los materiales procedentes de un flujo de derrubios o un deslizamiento de rocas. En conjunto, las unidades cubren un área de 49,3 ha, un 14,01 % del área total.

El ARbLS dominan los arbustos y rosetas caulescentes, pero se hacen importantes las gramíneas. Esta unidad se ubica en las partes bajas del circo glacial, específicamente en la transición entre el páramo andino y el páramo altiandino a 3.900 msnm, de ahí su nombre de arbustal rosetal bajo. Ambientalmente corresponde a sitios muy bien drenados, con bajo porcentaje de suelo desnudo (18 %) y con pendientes entre 44 % y 70 %. La unidad conserva materiales procedentes de flujos de derrubios, deslizamientos de rocas y cubre un área de 31,5 ha, un 8,95 % del área total.

La unidad de CC representados exclusivamente por plantas vasculares en forma de cojín, forma cojines compactos continuos, sobre una superficie cóncava de baja pendiente, entre 3 % y 20 %. La cubeta de sobreexcavamiento que es una depresión ancha, profunda y en forma de tazón, localizada entre 3.940 y 4.189 metros de altitud, esta cubierta por depósitos glaciares que contienen derrubios estratificados mecánicamente meteorizados y mezclas de tills como clastos de diferente tamaño. La unidad cubre un área de 34 ha, lo equivalente al 9,6 % del área total.

Las características más resaltantes de las unidades DPTG y DPLS, es su matriz de suelo desnudo, que alcanza un 68 % y su rango altitudinal que oscila entre 4.039 y 4.363

metros. Tricart (1970), menciona que en este tipo de ambientes existe un clima periglacial intenso, donde la acción de la escarcha debido a la cantidad de días con congelación parcial, pero no permanente, penetra unos centímetros en el suelo, lo cual facilita su movimiento a lo largo de laderas de soliflucción y taludes de gelifración. Estos ambientes geomorfológicos con pendientes entre 17 % y 50 %, indican sitios bien drenados y sometidos a una frecuente actividad en el manto de gelifración. La matriz de suelo desnudo se encuentra interdigitada con las siguientes formas de vida: hierbas, rosetas caulescentes gigantes, plantas vasculares en cojín y arbustos enanos. Las dos unidades cubren un área de 33,9 ha, un 9,65 % del área total.

Los HRA, HRDL, HRLS, HRM y HRTG cubren 69 ha, un 19,60 % del área total. El herbazal rosetal se encuentran segregado espacialmente, en cinco de las diez unidades geomorfológicas. Las formas de vida típicas la constituyen en orden de importancia hierbas y rosetas caulescentes. Ambientalmente, se ubican entre 3.981 y 4.400 metros de altitud, presentan una superficie de suelo desnudo del orden de 29 %, en pendientes de 44 %, sobre sitios altos y bien drenados como aristas, taludes de gelifración, laderas de soliflucción, derrubios de ladera y morrenas.

En la unidad de paisaje PHML domina las gramíneas, herbáceas y rosetas acaule pequeñas. Ambientalmente, constituyen sitios con bajo porcentaje de suelo desnudo (18 %), con baja pendiente (de 1 % a 24 %), mal drenados y en condiciones de humedad permanente y/o temporal. Los Microescalones de ladera son un típico rasgo periglacial por encima de los 3.900 metros de altitud, que se ubican en laderas de soliflucción y en pequeñas redes de drenaje en la base o repie de laderas. La unidad exhibe un rango entre 4.000 y 4.330 msnm, y cubre un área de tan solo 4,3 ha, lo que representa el 1,22 % del área total.

El RDL, RLS y RTG cubren 56,01 ha, un 15,95 % del área total. Los rosetales están dominados exclusivamente por rosetas gigantes caulescentes pero en dicha unidad se hace importante las herbáceas. La unidades se caracterizan por ocupar un rango altitudinal entre 4.230 y 4.317 m, en pendientes empinadas (entre 16 % a 81 %), con grandes áreas de sustrato sin colonizar por la vegetación (32 %), recubiertas de material coluvial fino y grueso proveniente de taludes y laderas, efecto producido por la gravedad y por los ciclos diarios de congelamiento – descongelamiento.

Por ultimo, el RHLS cubre tan solo 6,1 ha, lo que representa un 1,73 % del área total. Su rango altitudinal se encuentra entre 3.940 a 4.189 m. Esta unidad la dominan rosetas gigantes caulescentes y herbáceas. Ambientalmente, se ubica las laderas simétricas y asimétricas, en sitios húmedos con pequeñas corrientes subsuperficiales, sobre pendientes poco empinadas (14%) y en pequeñas extensiones de suelo desnudo (12%).

4.2 ANÁLISIS MICROCLIMÁTICO

Durante los 100 días que duraron nuestras observaciones, que corresponden a los meses de la época de sequía en el páramo altiandino de la Sierra de La Culata, el clima local del circo glacial se representa por ciclos diarios de temperatura. En la figura 9 se observa en negro la media diaria, en azul la temperatura mínima diaria y en rojo la máxima diaria de los sensores S y WNW.

Los dos sensores en taludes de gelifracción registraron las máximas más bajas y las mínimas más altas (Fig. 9), mientras el sensor del fondo del valle registró la mayor incidencia de temperaturas extremas, mínimas más bajas y máximas más altas (Fig. 10). En el sensor S la temperatura media fue de 3,74 °C, la mínima media fue de -5,06 °C y la máxima media de 19,14 °C. Para el sensor WNW la temperatura media fue de 5,27 °C, la mínima media de -3,87 °C y la máxima media de 20,11 °C. En el fondo del valle se obtuvo una temperatura media de 2,99 °C, una mínima media de -7,99 °C y una máxima media de 26,10 °C.

La diferencia (oscilaciones) entre la temperatura mínima media y la temperatura máxima media es de 24,20 °C para la S; 23,98 °C para la WNW, y 34,09 °C para el fondo de valle. Las figuras 9 y 10 reflejan la tendencia de las fuertes variaciones entre las temperaturas mínimas y máximas en las tres localidades. En cuanto al ritmo trimestral de heladas de la zona, los datos indican que durante la totalidad del registro térmico se presentaron valores por debajo de 0 °C, un equivalente a 92 días con heladas. El resultado adquiere interés cuando se conoce que las heladas son un fenómeno frecuente durante los meses secos y más de la mitad de los días tienen heladas (Azócar y Monasterio, 1980a).

Detallando el comportamiento en cada una de las localidades, se observa que los sensores S y WNW presentan, pese a su diferente exposición un patrón no muy diferente en los ciclos diarios de temperatura a nivel de suelo. Este resultado puede explicarse por la ubicación de los dos sensores a una misma altitud y en la misma unidad geomorfológica. Las temperaturas mínimas diarias permanecieron entre 0 °C y -10 °C, con mayores variaciones mínimas del sensor S; en cambio las temperaturas medias diarias para el sensor S se sitúan por debajo de 5 °C y para el sensor WNW se localizan sobre los 5 °C.

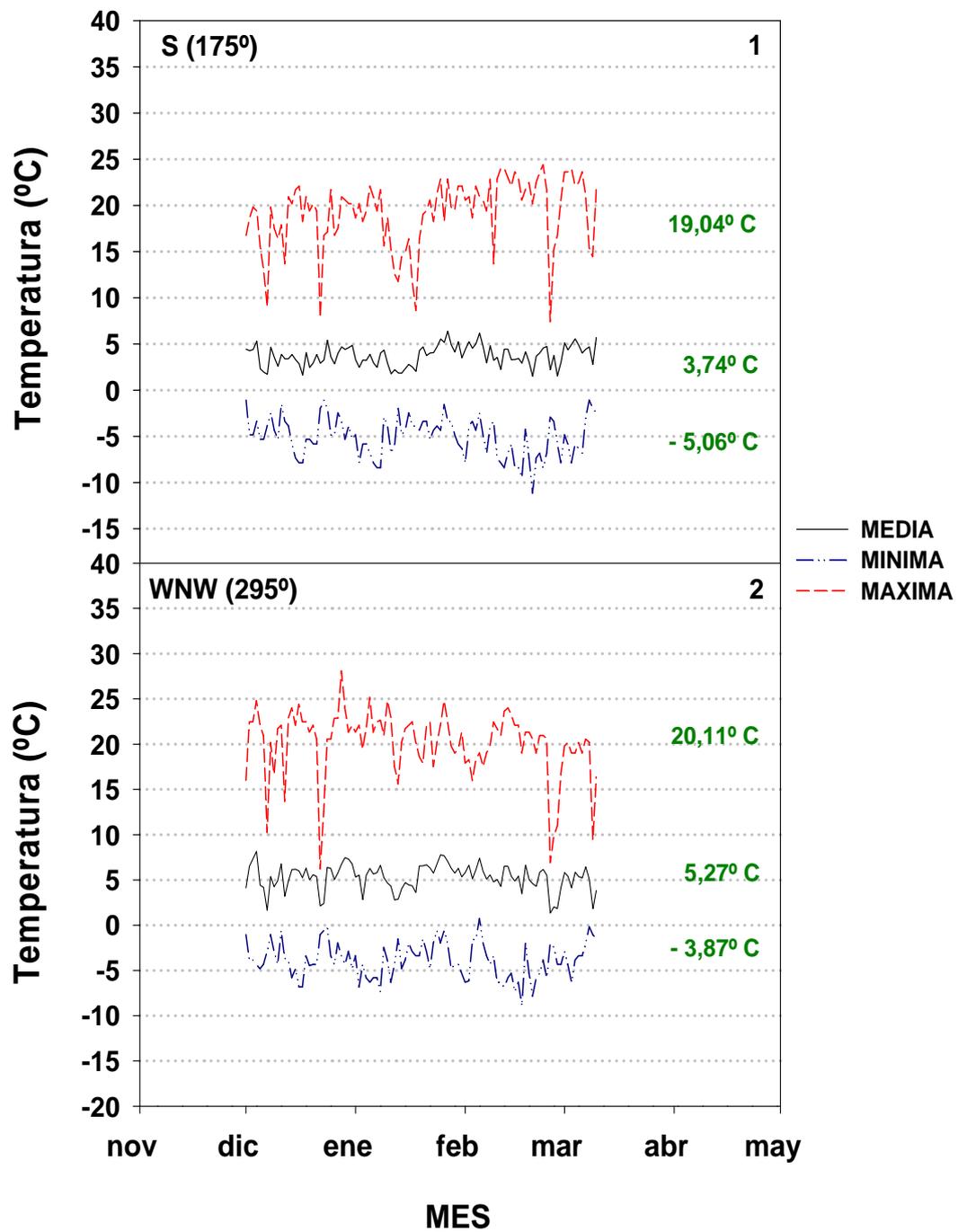


Figura 9. Temperaturas registradas a nivel de suelo entre diciembre de 2006 y marzo de 2007 en dos sensores ubicadas en diferente exposición en el circo glaciar: 1) sensor S en talud de gelifracción y 2) sensor WNW en talud de gelifracción. En color verde se representa el promedio de la temperatura media, mínima y máxima.

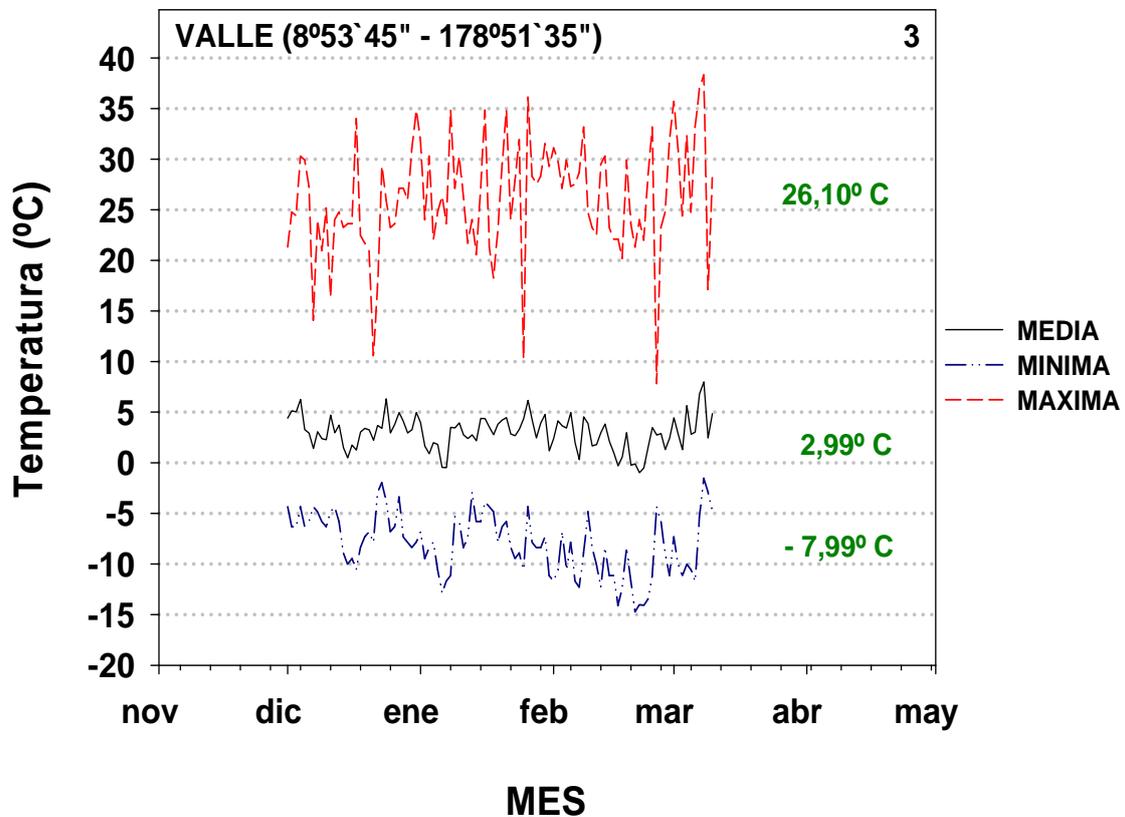


Figura 10. Temperaturas registradas a nivel de suelo entre diciembre de 2006 y marzo de 2007 en una microestación ubicada en el fondo de un valle fluvio-glaciar en el circo glacial. En color verde se representa el promedio de la temperatura media, mínima y máxima.

Otra pequeña diferencia entre las exposiciones radica en la variación de las temperaturas máximas diarias entre la segunda semana de diciembre y la tercera semana de febrero, durante este periodo el sensor S presentó dos descensos de la temperatura máxima diaria, contrariamente al sensor WNW que se mantuvo con menor variación de las temperatura máxima diaria para esa época. Es importante destacar que tal hecho podría deberse a un día extremadamente frío o muy nublado, sin embargo no se cuenta con los datos que soporten alguna de las opciones.

En los meses de diciembre, enero y marzo en el fondo del valle se encontraron días con fuertes disminuciones de las temperaturas máximas diarias pero sin observar grandes disminuciones de las temperaturas mínimas diarias. Caso contrario ocurrió para

el mes de febrero en donde se observa una mayor variación de las temperaturas mínimas diarias mientras que las máximas diarias para la misma época se hacen más invariables (Fig. 10). Este proceso se explica en parte por la frecuencia de heladas nocturnas por encima de 4000 m de altitud, en donde el fenómeno se hace más frecuente y recurrente durante todo el año y con mayor ocurrencia en los periodos secos, con ciclos diarios que presentan alternancia térmica contrastante y periodos nocturnos prolongados bajo 0° C. Los tres sensores de temperatura mostraron importantes variaciones térmicas diarias, sin embargo, el fondo de valle, como era de esperarse, presentó las mayores variaciones de temperatura media y diaria.

En la tabla 4 se presenta el resumen de los valores promedios de la medias, mínimas, máximas y oscilaciones de las tres localidades (S, WNW y FV) durante los 100 días de registro.

Sensores	Media	Mínima Media	Máximas Media	Oscilación
S	3,74 °C	-5,06 °C	19,14 °C	[19,14°C – (-5,06°C)] 24,20 °C
WNW	5,28 °C	-3,87 °C	20,11 °C	[20,11°C – (-3,87°C)] 23,90 °C
FV	2,99 °C	-7,99 °C	26, 10 °C	[26,10°C – (-7,99°C)] 34,09 °C

Tabla 4. Valores promedio de las medias, mínimas, máximas y oscilaciones de las tres localidades, entre diciembre de 2006 y marzo de 2007 en el circo glacial.

4.3 ANÁLISIS DE FACTORES AMBIENTALES

4.3.1 Aspectos Generales

Los suelos del páramo de Las Cruces, como los de otros páramos, en general son jóvenes e inestables por que se encuentran situados en las zona de montaña tropical con mayor actividad periglacial, a alturas entre 3.900 y 4.500 msnm, donde la característica sobresaliente de su dinámica es la frecuencia y recurrencia de ciclos de hielo-deshielo (Malagón, 1982). Los suelos se han desarrollado sobre sedimentos recientes de origen glacial y fluvioglacial, y pertenecen preferiblemente al orden de los Entisoles de tipo cryorthents y los Inceptisoles de tipo dystrocryepts (Malagón, 1982). A partir del análisis de 75 muestras superficiales se caracterizó los suelos del área de estudio (Tabla 5).

FACTORES	PROMEDIO	DE	MÍNIMA	MÁXIMA
* Altitud (msnm)	4.176	0,12	3.906	4.400
* Pendiente %	33	18,51	1	81
% Arcilla	7	3,77	2	16
% arena	66	8,97	6	8
% Limo	27	6,40	12	40
Grava Superficial (gr) (GRA)	434,37	282	0,15	1480
Capacidad de Campo (1/3 atm)	27,41	10,99	8,99	86,50
P. Marchitez Permanente (15 atm)	14,63	6,44	4,56	41,26
pH en Agua	4,59	0,27	3,79	5,52
% Carbono Orgánico	4,98	3,40	0,30	20,77
% Materia Orgánica	8,46	5,86	0,52	35,81
Nitrógeno meq/100gr	0,30	0,24	0,12	1,84
Relación Carbono/Nitrógeno	16,82	3,77	3,43	27,67
Cap. Interc. Cat. meq/100 gr	12,71	8,11	3,00	56,95
Calcio meq/100 gr	1,58	3,43	0,01	20,79
Magnesio meq/100 gr	2,57	6,07	0,01	44,41
Sodio meq/100 gr	0,30	0,71	0,01	4,78
Potasio meq/100 gr	0,46	0,78	0,03	5,32

Tabla 5. Valores promedios, desviaciones estándar (DE), mínimas y máximas de los factores ambientales (topográficos y edáficos) medidos en las 73 muestras superficiales de suelo. En asterisco se señalan los únicos factores físicos del ambiente.

Es importante resaltar que dos muestras de suelo (64 y 74) aberrantes y raras fueron eliminadas por su alto contenido de fósforo, estos sumideros distorsionan el ordenamiento y le imprimen ruido a la interpretación de los resultados. Los resultados obtenidos se encuentran dentro de los límites agrícolas establecidos por Pereyra y Castillo (1975), y se describen de acuerdo a la característica físico-química del suelo con la intención de seguir un orden cronológico. A continuación se presenta la descripción de las características físicas de los suelos.

La textura del suelo se agrupa en las siguientes categorías: Franco arenoso (Fa), Arenoso franco (af), Franco (F), arenoso franco – Franco arenoso (af – Fa) y arenoso – arenoso Franco (a – af). En base a las clases texturales podemos mencionar que en el área de estudio se presenta una matriz de suelos Franco arenosos y arenos francos, que constituyen el 92 % de la muestra (Tabla 6).

CLASE TEXTURAL	%
Fa	74,66
af	17,33
F	4,00
Af - Fa	1,33
a - af	1,33
TOTAL	100%

Tabla 6. Proporción de las clases textuales en los suelos del área de estudio, es de notar el evidente predominio de suelos Franco arenosos y la ausencia de suelos arcillosos.

La variable Grava en superficie (GRA) presentó valores muy variables, desde 0,15 gr hasta 1480 gr. Lo que pudiera atribuirse a la compleja estructuración del circo glacial en términos geomorfológicos, debido a que las unidades varían tanto en su formación glacial y fluvio-glacial, como en la dinámica periglacial actual, por lo que se encuentran extremos como cubetas de sobreexcavamiento en baja pendiente y con material sedimentario fino producto de la geliturbación, y derrubios de ladera en alta

pendiente, con material de grano grueso producto de la gelifración y solifluxión notoria. Los factores hídricos del suelo, como Capacidad de Campo (CC) y Punto de Marchitez Permanente (PMP), presentaron un valor medio de 27,41% (1/3 atm) y 14,63% (15 atm), respectivamente.

A continuación se describen las características de los factores químicos de los suelos. El Carbono Orgánico (CO) se encuentra en una media de 4,98 %. Este valor se sitúa entre las medias establecidas por Pereyra et al., (1975) y en un rango superior a muy alto. La Materia Orgánica (MO) como el CO, resultó en un rango muy alto con un valor medio de 8,46 %. La MO en el suelo del circo glacial se caracteriza por la escasa configuración de horizontes negros y profundos en el horizonte A, con zonas oscurecidas por materiales orgánicos de color pardo-oscuros sin incorporación o mezclados.

El pH en agua (relación 1:1) como en otros páramos, presentó valores muy bajos lo cual ubica a los suelos en una categoría de ácidos. Se destaca el valor obtenido para la mínima del rango establecido para el área de estudio que fue de 3,79.

En cuanto a Nitrógeno total (N) los valores se localizaron por encima de la media (0,30%) para el área de estudio, lo que representa un alto contenido de Nitrógeno. Los resultados de la relación Carbono/Nitrógeno dio muy alta, dado que el porcentaje de CO y N se sitúa en un rango de alto a muy alto respectivamente. La media fue de 16,82 %, con una distribución del contenido de Nitrógeno entre 3,43 % y 26,67 %.

Los valores de Capacidad de Intercambio Catiónico (CIC) aportaron una media de 12,71 meq/100gr. Así mismo, es de resaltar que la mayoría de los procesos de intercambio catiónico ocurren en altos contenidos de MO, por tanto, consideramos los valores de este factor de altos a muy altos.

Las Bases Intercambiables, Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Sodio (Na) y Potasio (K), presentan los siguientes valores: para el Ca el valor de la media fue de 3,43 meq/100gr, lo que conduce a establecerlos en un rango inferior a bajo. En cuanto al Mg el valor medio se sitúa en 2,57 meq/100gr, lo cual nos lleva a categorizar el factor en un rango alto. El contenido de Na alcanzó un valor de 0,30 meq/100gr, lo cual lo ubica en un rango inferior a bajo. Por último el K, como el Na, presentó valores tan bajos que puede considerarse en un rango inferior a bajo.

4.3.2 Ordenamiento de los Factores Ambientales

El Análisis de Componentes Principales (ACP) de las muestras superficiales de suelo absorbió (59%) de varianza. Se observa que la nube de puntos se encuentra disgregada en el plano, pero su mayor concentración se localiza en la parte central y parte derecha del plano de ordenamiento. A la izquierda del plano la dispersión de los censos es mayor lo que indica una mayor heterogeneidad edáfica mientras a la derecha del plano la dispersión de los censos es menor indicando menor heterogeneidad edáfica (Fig. 11).

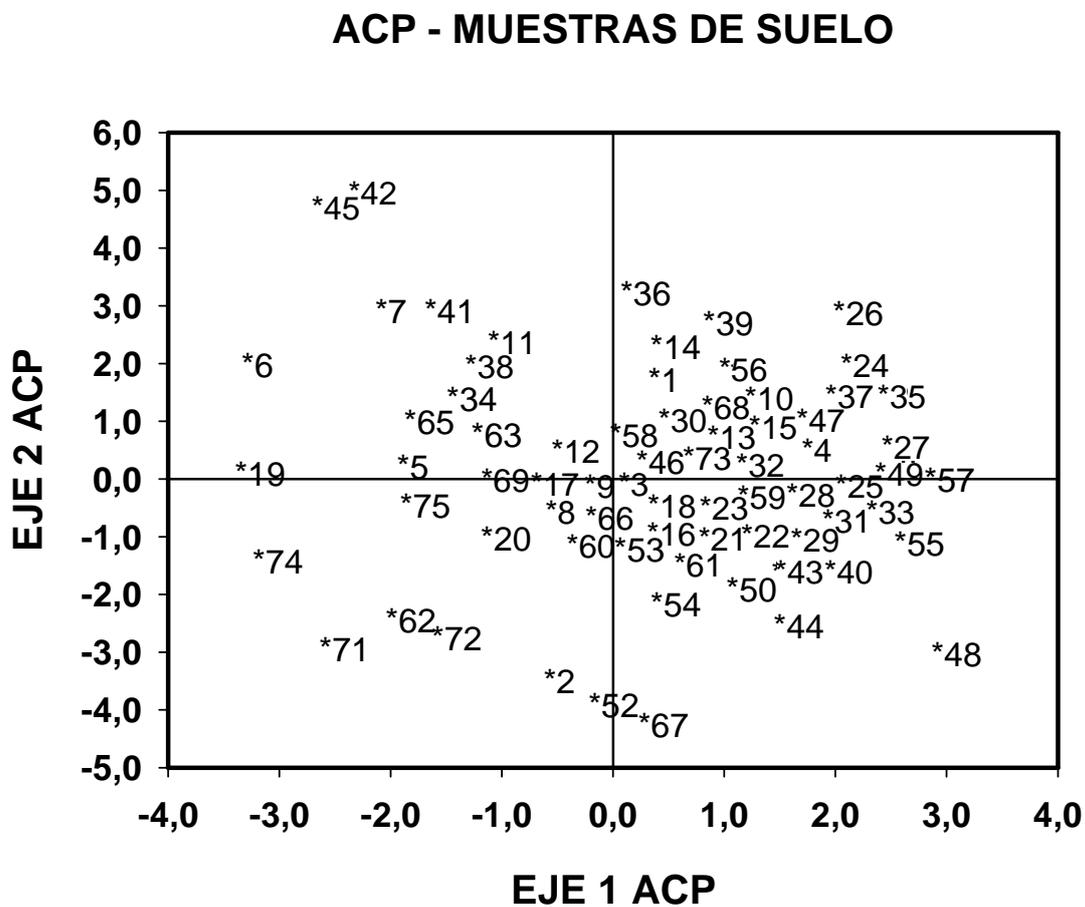


Figura 11. Ordenamiento de las 73 muestras superficiales de suelo en los dos primeros ejes mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP). La nube de puntos se encuentra disgregada en el plano, pero su mayor concentración se localiza en la parte central y parte derecha del plano de ordenamiento.

Nótese que los censos realizados en las diferentes unidades geomorfológicas se localizan en todos los cuadrantes sin seguir una secuencia geomorfológica aparente. Se destaca que los censos ubicados a la izquierda del plano corresponden mayormente a laderas de solifluxión y derrubios de ladera, similarmente a los censos ubicados a la derecha del plano que pertenecen a laderas de solifluxión y taludes de gelifración. En la parte central del plano se agrupan los censos de morrenas, aristas, microescalones de ladera, fondo de valle y cubeta de sobreexcavamiento sin seguir un patrón claro de separación.

En las correlaciones de los factores ambientales con los dos primeros ejes de ordenamiento se observa en forma general dos grupos de vectores que se oponen, los factores físicos en la parte izquierda y extremo inferior del plano de ordenamiento, y los factores químicos en la parte derecha y extremo superior del plano (Fig. 13). De tal manera en la parte izquierda se disponen los vectores representativos de Altitud, Pendiente, Grava en Superficie y arena. Por otro lado, en el extremo inferior derecho se disponen los vectores de Limo y Arcilla, y en la parte media derecha se sitúan los vectores de Materia Orgánica, Nitrógeno, Capacidad de Intercambio Catiónico, Capacidad de Campo y Punto de Marchitez Permanente. Igualmente en la parte superior derecha se sitúan los vectores de Magnesio, Sodio y Calcio, y en parte la superior izquierda el pH.

Destacamos que en el primer eje los censos dispersos en la parte media y en el extremo izquierdo, corresponden a sitios de mayor elevación sobre el nivel del mar, con mayor Grava superficial y con altos porcentajes de arena. Contrariamente a los censos dispersos en la parte media y en el extremo derecho, que corresponden a sitios de menor elevación sobre el nivel del mar, con menor Grava Superficial, con bajos porcentajes de arena, con moderados contenidos de Arcilla y Limo, con altos contenidos de Materia Orgánica y Nitrógeno total, además de una alta Capacidad de Intercambio Catiónico y alta capacidad de campo (CC) y punto de marchitez permanente (PMP).

En cuanto al segundo eje, los censos situados en la parte media y en la parte superior del plano corresponden a sitios con baja Pendiente, a baja Altitud, con altos valores de pH, con altos porcentajes de arena; así como un alto Punto de Marchitez Permanente y altos contenidos de Magnesio, Sodio, Calcio y Potasio. Caso contrario ocurre con los censos en la parte inferior del plano que están asociados a sitios en

pendientes altas, a elevadas altitudes, con altos contenidos de Arcilla y Limo, con bajos porcentajes de arena, con bajos valores tanto de pH como de Magnesio, Sodio, Calcio y Potasio.

ACP - FACTORES AMBIENTALES

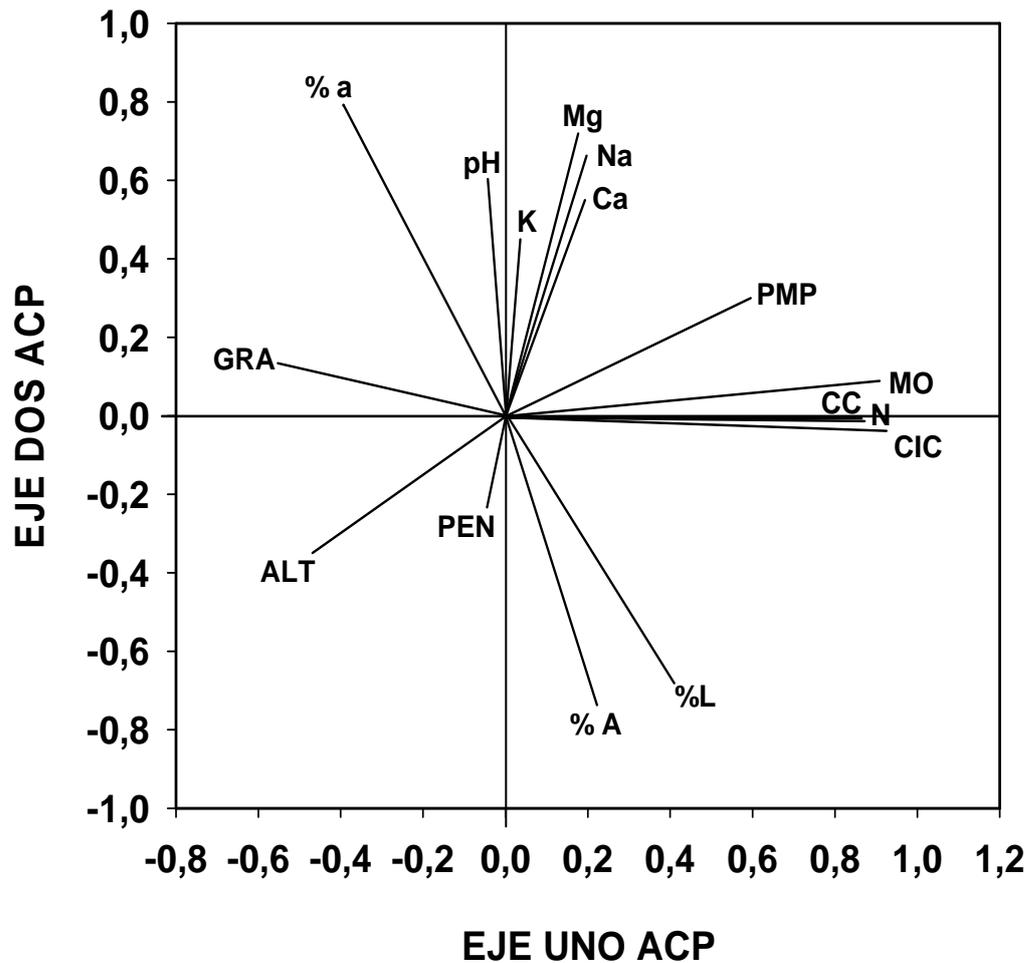


Figura 13. Correlación de los factores ambientales (topográficos y edáficos) con los dos primeros ejes del ACP. Las abreviaturas representan: ALT: Altitud, PEN: % Pendiente, % A: Arcilla, % a: arena, % L: Limo, GRA: Grava Superficial (gr), CC: Capacidad de Campo (1/3 atm), PMP: Punto de Marchitez Permanente (15 atm), pH: pH en Agua, MO: % Materia Orgánica, N: Nitrógeno meq/100gr, CIC: Capacidad de Intercambio Catiónico (meq/100 gr), Ca: Calcio meq/100 gr, Mg: Magnesio meq/100 gr, y Na: Sodio meq/100 gr.

Las correlaciones de las variables ambientales con los dos primeros ejes de ordenamiento muestran que los vectores de Materia Orgánica (MO), Nitrógeno (N), Capacidad de Intercambio catiónico (CIC) y Capacidad de Campo (CC) se oponen a la Grava en Superficie (GRA), arena (a%) y Altitud (ALT). Además la Altitud (ALT) y la Pendiente (PEN) se oponen al Punto de Marchitez Permanente (PMP) y pH. Por otra parte los vectores de Arcilla (A%) y Limo (L%) se oponen a los vectores de Grava en Superficie (GRA), pH, Magnesio (Mg), Sodio (Na), Calcio (Ca) y Potasio (K) (Fig. 13 y Tabla 7).

N°	FACTORES	CORRELACIÓN	
		EJE 1	EJE 2
1	Altitud (msnm) * ♣	-0,463	-0,351
2	Pendiente % ♣	-0,041	-0,234
3	% Arcilla * ♣	0,227	-0,734
4	% arena * ♣	-0,389	0,792
5	% Limo * ♣	0,409	-0,674
6	Grava Superficial (gr) (GRA) *	-0,547	0,133
7	Capacidad de Campo (1/3 atm) *	0,872	-0,008
8	Punto de Marchitez Permanente (15 atm) * ♣	0,596	0,297
9	pH en Agua ♣	-0,037	0,602
10	% Materia Orgánica *	0,917	0,092
11	Nitrógeno meq/100gr *	0,879	-0,013
12	Relación Carbono/Nitrógeno	0,141	0,099
13	Cap. Interc. Cat. meq/100 gr *	0,931	-0,04
14	Calcio meq/100 gr * ♣	0,199	0,551
15	Magnesio meq/100 gr ♣	0,183	0,717
16	Sodio meq/100 gr * ♣	0,204	0,662
17	Potasio meq/100 gr ♣	0,043	0,45

Tabla 7. Coeficientes de correlación de Pearson ($P 0,19 < 0,05$; $P 0,27 < 0,01$; $P 0,30 < 0,005$) de los factores ambientales con los ejes 1 y 2 generados por el Análisis de Componentes Principales (ACP). El asterisco (*) señala las variables significativas con el eje 1 y el trébol (♣) las variables significativas con el eje 2.

Las correlaciones detectadas entre los factores ambientales (topográficos y físico-químicos del suelo) entre si y con los ejes de ordenamiento, permitieron formular una hipótesis explorativa del ordenamiento de suelos.

El primer eje de ordenamiento puede identificarse como un gradiente compuesto de condiciones físicas asociadas a la altitud y al drenaje superficial (GRA), y de condiciones químicas asociadas al contenido de material orgánico (MO, N, CIC) y a la disponibilidad hídrica (CC, PMP). El segundo eje de ordenamiento se asocia con un gradiente de drenaje externo (pendiente) e interno (arena) y de almacenamiento de materiales minerales (Mg, Na, Ca) producto del lavado. Es interesante que estas variables aparecen como independientes del contenido de Arcilla y de la textura en general, pero muy correlacionados con la MO, lo que estaría sugiriendo que estas variables físicas y químicas están asociadas al contenido de MO y no al de arcilla.

Sobre el primer eje se sitúan sitios de mayor altitud, en topografías onduladas y escarpadas como laderas de soliflucción, taludes de gelifracción, morrenas, derrubios de ladera y aristas. En estos ambientes inestables estructuralmente por efecto de los ciclos diarios de congelamiento y descongelamiento, se presenta una matriz de suelo desnudo, con alta Grava en Superficie y con bajos valores de Nitrógeno, Materia Orgánica y Capacidad de Intercambio Catiónico. En contraste, existen censos completamente opuestos de menor altitud, que presentan menor grava en superficie, y en donde aumenta la Capacidad de Intercambio Catiónico y el agua útil (CC, PMP), a causa de la influencia notable de la Materia Orgánica que es abundante en estos lugares.

Sobre el segundo eje se sitúan sitios en topografías escarpadas con mayor Pendiente, mayor contenido de Arcilla y Limo, en contraste, existen sitios con menor Pendiente, donde aumenta la acumulación de materiales minerales y disminuye el contenido de Arcilla y Limo. Estos ambientes se ordenan siguiendo una secuencia que está en función del lavado y posterior acumulación de los siguientes elementos: Magnesio, Sodio, Calcio y Potasio. En efecto, los sitios de mayor drenaje externo se ubican en topografías escarpadas como laderas de soliflucción, taludes de gelifracción, morrenas y aristas. Estos sitios se desarrollan en un medio de alteración química de mayor acidez, dado los bajos valores de pH, especialmente en superficie, indicando alta desaturación de bases.

Mientras, los sitios de menor drenaje externo, pero mayor drenaje interno (% a), se ubican en topografías planas, con baja pendiente, como cubetas de sobreexcavamiento glacial, fondos de valle y microescalones de ladera. Se desarrollan en un medio de alteración química de menor acidez, especialmente en superficie, que es producto de los altos valores de pH, indicando una baja desaturación de bases. Este hecho se efectúa en función de un balance hídrico positivo, y es causa de la correlación del Punto de Marchitez Permanente con el eje dos y de que los censos presenten altos valores de bases intercambiables (Magnesio, Sodio, Calcio y Potasio). Cabe resaltar que existen algunos sitios con agua estacional, debido a las características particulares del microrelieve, como los microescalones de ladera o microterrazas localizados en laderas de soliflucción, estos sitios con pendientes bajas a moderadas y frecuentemente cubiertas de derrubio fino y turba, favorecen la acumulación temporal pero no permanente de agua.

4.4 ANÁLISIS DE LA VEGETACIÓN

4.4.1 Caracterización Fisonómico – Florística

Encontramos 107 especies de plantas vasculares (anexo 1), que pertenecen a 65 géneros y 28 Familias de la subdivisión Magnoliopsida. La clase Liliopsida está representada por 5 familias, 15 géneros y 28 especies. El orden de importancia numérica de las familias es: Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae, Orchidaceae e Iridaceae. De los 10 géneros identificados de Poaceae, destacan por su mayor frecuencia *Aciachne*, *Agrostis* y *Calamagrostis*. La familia Cyperaceae ocupa el segundo reglón y esta representada por dos géneros únicos; *Carex* y *Bulbostylis*, este último, es un nuevo registro para la flora del Páramo de Piedras Blancas sector Las Cruces (B. Briceño *com. pers*).

Las Magnoliopsida están representadas por 23 familias, 50 géneros y 79 especies. La familia Asteraceae es la familia más rica con 20 géneros y 33 especies, destacan los géneros *Coespeletia*, *Espeletia*, *Senecio*, *Laennecia*, *Oxylobus* y *Belloa*. La familia Rosaceae le sigue en orden de importancia con 4 géneros y 8 especies, resaltan los géneros *Lachemilla*, *Potentilla*, *Acaena* y *Hesperomeles*. Asimismo, la familia Ericaceae ocupa el tercer lugar con 3 géneros y 4 especies, representada por los géneros *Pernettya*, *Gaultheria* y *Vaccinium*. Por último, la Gutiferaceae con su único género *Hypericum*, el cual presenta 2 especies a saber: *H. laricifolium* y *H. juniperinum*.

En los 75 censos totales se encontraron 107 especies, de este número las más frecuentes (Frec) son: *Arenaria musciformes* (Frec. 63), *Hypochaeris setosus* (Frec. 59) *Castilleja fissifolia* (Frec. 58), *Rumex acetosella* (Frec. 54), *Hypericum laricifolium* (Frec. 53), *Senecio formosus* (Frec. 52), *Coespeletia timotensis* (Frec. 50), *Laennecia mima* (Frec. 46), *Aciachne acicularis* (Frec. 44), *Lachemilla moritziana* (Frec. 44), *Luzula racemosa* (Frec. 42), *Azorella julianii* (Frec. 40), *Oxylobus glanduliferus* (Frec. 38), *Agrostis breviculmis* (Frec. 36) y *Belloa radians* (Frec. 35).

Para el total de especies se identificaron 9 formas de vida según Vareschi (1970) y su distribución fue organizada de acuerdo a su frecuencia. El orden de importancia es para las Hierbas (H), Arbustos Enanos (Are), Plantas Arrosetadas (PA), Plantas en Macolla (PM), Arbustos (Ar), Caulirrósulas (C), Plantas en Cojín (PC), Sufrúctices (S) y Geófitas (G) (Fig. 14).

Entre las principales hierbas destacan por su cobertura: *Castilleja fissifolia*, *Carex amicta*, *Gentianella nevadensis*, *Gentiana sedifolia*, *Laennecia mima*, *Potentilla heterosephala*, *Rumex acetosella* y *Senecio formosus*.

Entre los arbustos enanos destacan las especies *Hypericum juniperinum*, *Pentacalia imbricatifolia* y *Pentacalia andicola*. En cuanto a especies con hábito arrosetado destacan: *Belloa radians*, *Draba chionophila* y *Rhizocephalum candollei*.

Las especies en forma de macolla pertenecen en su mayoría al grupo de la Poaceae, se destacan: *Agrostis breviculmis*, *Agrostis toluensis* y *Calamagrostis pisinna*.

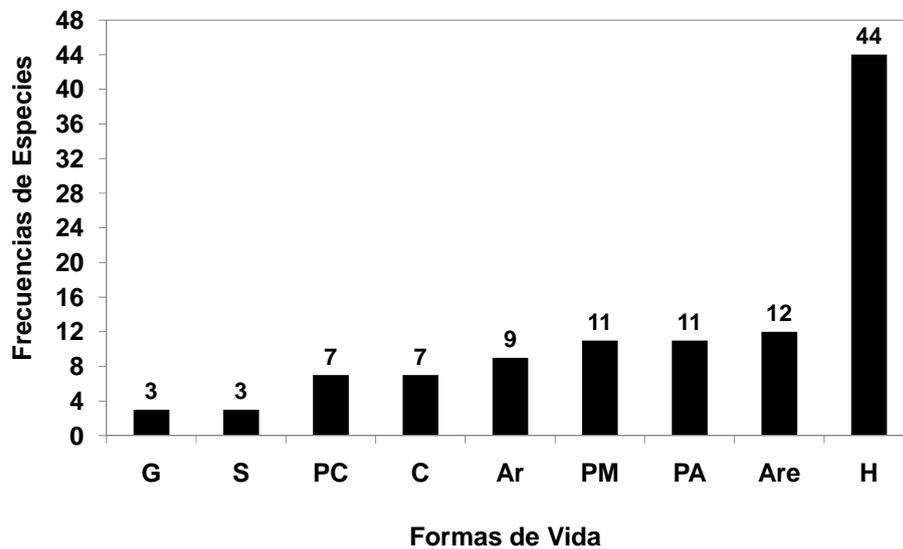


Figura 14. Frecuencias de especies para las 9 formas de vida observadas en el circo glacial siguiendo la clasificación de Vareschi (1970). La leyenda representa en orden de importancia: H: Hierbas, Are: Arbustos enanos, PA: Plantas Arrosetadas, PM: Plantas en Macolla, Ar: Arbustos, C: Caulirrosulas, PC: Plantas en Cojín, S: Sufrúctices y G: Neófitas. La importancia numérica de las 6 formas de vida principales en el área de estudio es H, Are, PA, PM, Ar y C.

Los arbustos más importantes en el área son *Arcytophilum nitidum*, *Hypericum laricifolium*, *Oxylobus glanduliferus*, *Valeriana parviflora* e *Hypericum juniperinum*.

Entre las rosetas gigantes sobresalen las especies *Coespeletia timotensis*, *Espeletia schultzei*, *Espeletia semiglobulata* y *Espeletia batata*.

Para el hábito en cojín destacan las especies *Aciachne acicularis*, *Arenaria muscifforme* y *Azorella julianii*. Entre las Sufrúctices resaltan *Bartsia laniflora*, *Lachemilla aphanoides* y *Lupinus meridanus*. Para el hábito Geófito destacan *Acaulimalva acaulis*, *Myrosmodes sp* y *Sisyrinchium tinctorium*.

Al observar las formas de vida en las distintas fisonomías encontramos que en el Herbazal Rosetal dominan hierbas y caulirrosulas, además resalta la importancia de plantas en macolla y arbustos. Los Rosetales están representados por caulirrosulas de género *Coespeletia* con su única especie *C. timotensis*. Así mismo en el Rosetal Herbazal destacan Caulirrósulas, herbáceas y plantas en cojín de género *Aciachne acicularis* y *Arenaria muscifformes*.

El Desierto Periglacial es una formación típica y representativa del páramo altiandino. Las formas de vida más importantes son herbáceas, rosetas gigantes, rosetas acaules, arbustos enanos y plantas en cojín. El Pastizal Herbazal localizado en sitios húmedos está dominado por las siguientes formas: gramíneas, herbáceas, plantas arrosetadas y se hacen menos importantes arbustos enanos.

Los Arbustales Herbazales húmedos están representados por arbustos enanos, herbáceas, plantas acaules y plantas en cojín. En el caso de Arbustales Herbazales secos las formas de vida predominante son: arbustos, herbáceas y rosetas gigantes.

Los Arbustales propiamente dichos están dominados por arbustos esclerófilos, y en la comunidad del Arbustal Rosetal de altura y el Arbustal Rosetal bajo, los arbustos y las caulirrosulas son las formas de vida dominantes.

Entre las formas de vida predominantes en los humedales, sobresalen las herbáceas, plantas acuáticas y plantas arrosetadas (anexo 2). Alrededor de los humedales se distribuye una comunidad transicional de arbustos esclerófilos, plantas en cojín y plantas en macolla.

La lista final de la composición florística (anexo 3) muestra el N° de colección y aparición de las especies en el muestreo, los nombres abreviados (ABREV) de las especies, las tres primeras letras del género y la especie, su nombre científico y la forma de vida según Vareschi (1970).

4.4.2 Clasificación

El dendrograma (Fig. 15), presenta 11 divisiones de varios censos separados en dos grupos: A y B. El grupo A reúne los censos de Herbazal Rosetal, de Rosetal, de Rosetal Herbazal, de Cojines, de Desierto Periglacial, de Pastizal Herbazal y de Arbustal Herbazal húmedo; y el grupo B reúne los censos de Arbustal Herbazal seco, de Arbustales y de Arbustales Rosetales. El grupo A como el B se subdividen en dos subgrupos: AA y AB; y BA y BB respectivamente.

El subgrupo AA se subdivide en dos subgrupos: AAA que agrupa censos de Herbazal Rosetal dominados por *Rumex acetosella*, *Castilleja fissifolia* y *Coespeletia timotensis*; y AAB que se subdivide en dos subgrupos: AABA que comprende censos de un Rosetal propiamente dicho dominado exclusivamente por *Coespeletia timotensis*, con proporción importante de hierbas como *C. fissifolia*, *S. formosus* y *Laenecia mima*; y AABB que agrupa censos de un Rosetal Herbazal de *C. timotensis*, *C. fissifolia* y *R. acetosella* con proporción importante de plantas en cojín de *Arenaria muscifomes*, *Aciachne acicularis* y *Azorella julianii*.

El subgrupo AB se subdivide en dos subgrupos: ABA y ABB. Dentro del ABA se presenta otra subdivisión: ABAA que concentra censos de Cojines de *Aciachne acicularis*, con una pequeña proporción de *Hypericum laricifolium*; y ABAB que a su vez se subdivide en ABABA y ABABB. El ABABA agrupa censos de Desierto Periglacial donde es importante el porcentaje de suelo desnudo y las especies *Rumex acetosella*, *Coespeletia timotensis*, *Pentacalia imbricatifolia*, *Draba chionophila*, *Mona meridensis*, *Agrostis breviculmis* y *Aciachne acicularis*.

El ABABB reúne censos de un Pastizal Herbazal húmedo dominado por *Agrostis breviculmis*, *Potentilla heterosepala* y *Carex amicta* y con proporción importante del arbusto enano *Hypericum juniperinum*. El subgrupo ABB esta constituido por censos de un Arbustal Herbazal húmedo de *Hypericum juniperinum*, *Carex amicta* y *Rhizocephalum candollei* y con proporción importante de *Agrostis breviculmis*.

LEYENDA DENDROGRAMA

(HR) Herbazal Rosetal (AAA): Comunidad de *Rumex acetosella*, *Castilleja fissifolia* y *Coespeletia timotensis*

(R) Rosetal (AABA): Comunidad de *Coespeletia timotensis*

(RH) Rosetal Herbazal (AABB): Comunidad de *Coespeletia timotensis*, *Castilleja fissifolia* y *Rumex acetosella*,

(C) Cojines (ABAA): Comunidad de *Aciachne acicularis*

(DP) Desierto Periglacial (ABABA): Comunidad de *Rumex acetosella*, *Coespeletia timotensis*, *Pentacalia imbricatifolia*, *Draba chionophila*, *Mona meridensis*, *Agrostis breviculmis* y *Aciachne acicularis*

(PH) Pastizal Herbazal (ABABB): Comunidad de *Agrostis breviculmis*, *Potentilla heterosephala* y *Carex amicta*

(AHh) Arbustal Herbazal Húmedo (ABB): Comunidad de *Hypericum juniperinum*, *Carex amicta* y *Rhizocephalum candollei*

(AHs) Arbustal Herbazal Seco (BAAA): Comunidad de *Hypericum laricifolium* y *Rumex acetosella*

(A) Arbustal (BAAAB): Comunidad de *Hypericum laricifolium*, *Valeriana parviflora* y *Oxylobus glanduliferus*

(ARb) Arbustal Rosetal de altura (BAABB): Comunidad de *Hypericum laricifolium* y *Coespeletia timotensis*

(ARa) Arbustal Rosetal bajo (BB): Comunidad de *Hypericum laricifolium*, *Espeletia schultzei* y *Arcytophilum nitidum*

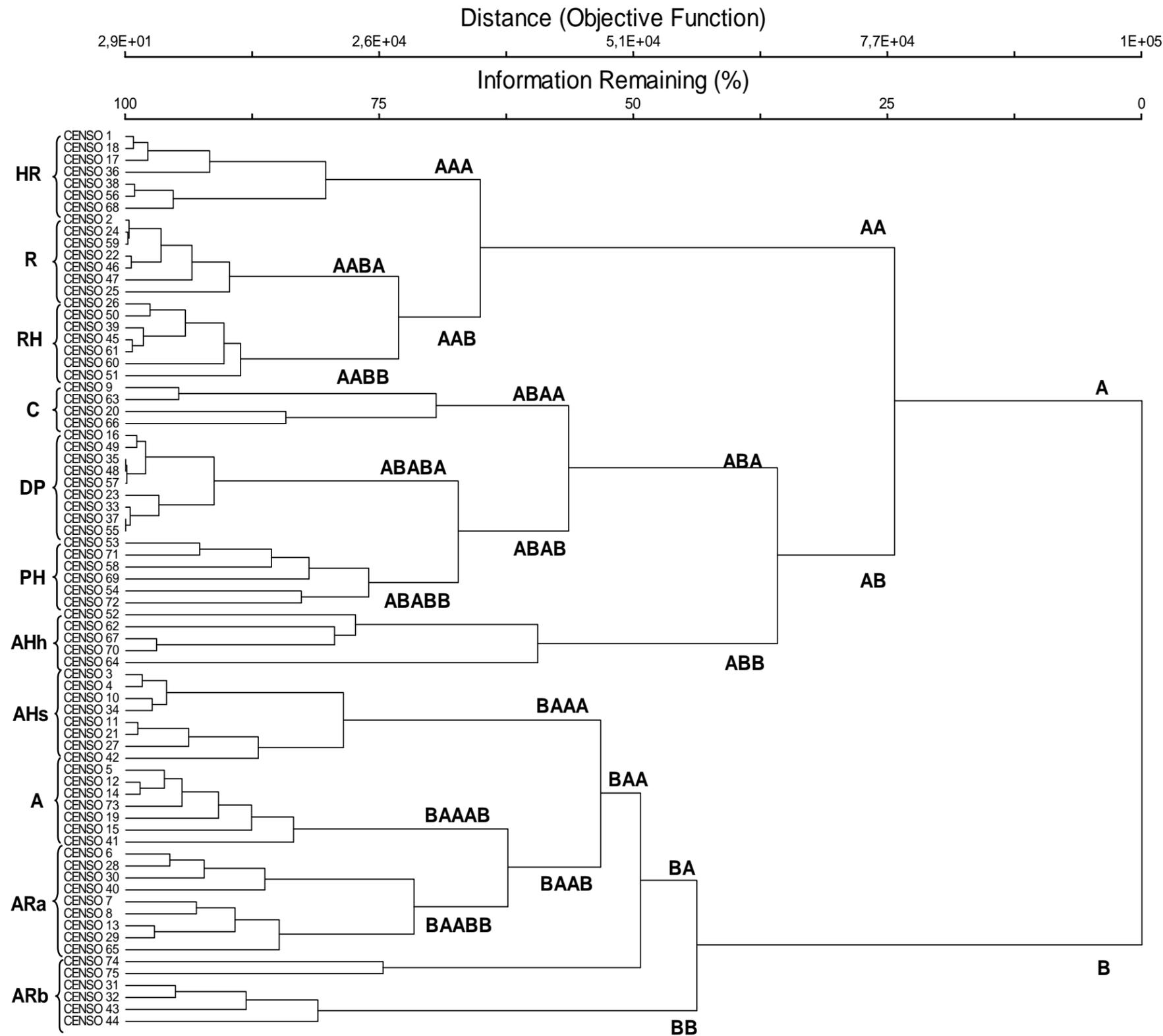


Figura 15. Dendrograma resultado del análisis de agrupamiento de los censos. Las divisiones marcadas indican los niveles en donde se producen los grupos florísticos

El grupo B se divide en subgrupo BA y BB, así mismo el BA se subdivide en BAA. Dentro de BAA se originó otra subdivisión: BAAA que concentra censos de un Arbustal Herbazal en sitios secos, representado por *Hypericum laricifolium* y *Rumex acetosella*; donde se hacen importantes *Coespeletia timotensis*, *Arenaria musciformes* y *Senecio formosus*; y el subgrupo BAAB con la subdivisión BAAAB que agrupa censos de un Arbustal propiamente dicho de *Hypericum laricifolium*, *Valeriana parviflora* y *Oxylobus glanduliferus*; y la subdivisión BAABB que agrupa censos de un Arbustal Rosetal de altura de *Hypericum laricifolium* y *Coespeletia timotensis*, con una proporción importante de *Aciachne acicularis*, *Rumex acetosella* y *Valeriana parviflora*.

Por último, el subgrupo BB se caracteriza por reunir un pequeño grupo de censos de un Arbustal Rosetal bajo, representado por *Hypericum laricifolium*, *Espeletia schultzii* y *Arcytophilum nitidum*, con una proporción importante de *Calamagrostis piscinna* y *Rumex acetosella*.

En la tabla 8 se presenta el resumen de la relación de los grupos y subgrupos formados en la clasificación con los factores físicos del ambiente. La clasificación produjo 11 grupos que forman la mayor parte de la vegetación del área de estudiada. Esas comunidades son dominadas por las especies mencionadas anteriormente y crecen en sitios en diversas condiciones ambientales.

Los Cojines, el Pastizal Herbazal y el Arbustal Herbazal húmedo son comunidades que se localizan en ambientes húmedos, en bajas y medias pendientes, en donde aflora el nivel freático en pequeñas distancias físicas, lo cual genera un exceso de humedad temporal y parcial. Estas comunidades se ubican en la parte media y alta del circo glacial, en sitios planos y cóncavos como cubetas de sobreexcavamiento, fondos de valle y microescalones de ladera, unidades geomorfológicas típicas del piso altiandino y bien representados en el área.

El Arbustal, el Arbustal Rosetal de altura y el Arbustal Rosetal bajo se localizan en ambientes de mayor drenaje, en medias y altas pendientes como laderas de soliflucción y morrenas. El Arbustal Rosetal de altura se distribuye en la parte media y alta del circo glacial, mientras el Arbustal y el Arbustal Rosetal bajo ocupan una amplia extensión en la parte baja del circo glacial, por debajo de la cota de los 4.100 msnm en donde la actividad periglacial se hace menos intensa y recurrente.

COMUNIDAD	CODIGO	GEOMORFOLOGIA	P (%)	ALTITUD	EXP.
Herbazal Rosetal (HR)	AAA	Morrenas Laderas de Soliflucción Derrubios de Ladera Aristas	12 a 41	3.981 a 4.400	N NW S
Rosetal (R)	AABA	Morrena Talud de Gelifracción Ladera de Soliflucción Derrubios de Ladera	16 a 81	4.021 a 4.436	NE NW S
Rosetal Herbazal (RH)	AABB	Derrubios de Ladera Laderas de Soliflucción	13 a 41	4.234 a 4.317	E NE NW
Cojines (C)	ABAA	Cubeta Valle	3 a 23	3.940 a 4.189	W, E, NW, NE
Desierto Periglacial (DP)	ABABA	Morrena Ladera de Soliflucción Talud de Gelifracción	6 a 50	4.030 a 4.363	NE, N NW, E SE
Pastizal Herbazal (PH)	ABABB	Ladera de Soliflucción Microescalones de Ladera	1 a 24	4.106 a 4.323	N, NE S, SE E, NW
Arbustal Herbazal Húmedo (AHh)	ABB	Microescalones de Ladera Valle	17 a 30	4.038 a 4.257	E, SE N NE
Arbustal Herbazal Seco (AHs)	BAAA	Arista Talud de Gelifracción Morrena Laderas de Soliflucción	7 a 64	3.933 a 4.260	NE N NW E, S
Arbustal (A)	BAABA	Laderas de Soliflucción Morrena	14 a 35	3.901 a 4.100	NE, E
Arbustal Rosetal alto (ARa)	BAABB	Ladera de Soliflucción Morrena	7 a 45	4.004 a 4.236	NW E, SE N, NE
Arbustal Rosetal bajo (ARb)	BB	Laderas de Soliflucción	44 a 70	3.906 a 4.160	N, SE, E

Tabla 8. Relaciones de los grupos y subgrupos de censos con los factores físicos del ambiente. En abreviatura el factor pendiente (P) y exposición al sol (EXP).

Resalta la relación del Arbustal Rosetal bajo con la unidad geomorfológica de laderas de soliflucción, dado que el 100 % de los censos corresponden a esta unidad, sobre sitios elevados, entre 4.080 y 4.160 m de altitud, y en pendientes fuertes. Esta comunidad comparte probablemente similares requerimientos ambientales que el Arbustal Rosetal de altura, sin embargo, se diferencia por su composición florística y por la importancia numérica de las especies que la componen.

El Herbazal Rosetal, el Rosetal, el Rosetal Herbazal y el Arbustal Herbazal seco se localizan en medias y altas pendientes, como laderas de soliflucción, taludes de gelifración, morrenas, derrubios de ladera y aristas. Estos ambientes con buen drenaje externo, en topografías onduladas y escarpadas, con alta frecuencia de eventos periglaciales, especialmente gelifración y soliflucción, se caracterizan por la acumulación de materiales minerales en las parte bajas, por efecto gravitacional, de las fuertes pendientes y de la morfogénesis periglacial del piso altiandino.

El Desierto Periglacial ocupan las partes altas del circo glacial, entre 4.030 y 4.363 msnm, en sitios irregulares, en bajas y altas pendientes, entre 6 % y 50 %. La vegetación es rala, discontinua, distribuida sobre una matriz de suelo desnudo, de manera individual o formando parches de plantas (Monasterio 1980c), en laderas de soliflucción, taludes de gelifración y morrenas. Estos ambientes en constante dinámica periglacial por efecto de los ciclos diarios de congelamiento y descongelamiento, se caracterizan por una matriz de suelo desnudo, en donde se desarrollan rasgos periglaciales como la soliflucción, la gelifración, los suelos estriados y la selección de material de forma vertical.

4.3.3 Diversidad

En la tabla 9 se presenta la diversidad gama del circo glacial, estimada mediante los números de Hill. Los resultados indican que aparentemente hay 6 especies muy dominantes (N+oo), 18 especies muy dominantes y dominantes (N2), 35 especies muy dominantes, dominantes y medianamente dominantes (N1), 107 especies en total y que habría que revisar 7821 individuos para observar las especies raras (N-oo).

Las especies más dominantes son: *Hypericum laricifolium*, *Coespeletia timotensis*, *Rumex acetocella*, *Castilleja fissifolia*, *Aciachne acicularis* y *Carex amicta*. Las especies muy dominantes y dominantes son: *Valeriana parviflora*, *Espeletia schultzii*, *Hypericum juniperinum*, *Senecio formosus*, *Arenaria muscifomes*, *Agrostis breviculmis*, *Oxylobus glanduliferus*, *Luzula racemosa*, *Potentilla hetesosepala*, *Hypochaeris setosus*, *Coespeletia spicata*, *Agrostis toluensis*, *Rhizocephalum candollei*, *Azorella julianii*, *Pentacalia imbricatifolia*, *Laennecia mima*, *Arcytophilum nitidum* y *Calamagrostis pisinna*.

# DE HILL	DIVERSIDAD GAMA
N - oo	7821
No	107
N1	35
N2	18
N + oo	6,0

Tabla 9. Diversidad Gama de la vegetación presente en el circo glacial (Números de Hill).

Las especies muy dominantes, dominantes y medianamente dominantes son: *Plantago rigida*, *Coespeletia batata*, *Lachemilla moritziana*, *Agrostis trichodes*, *Espeletia semiglobulata*, *Festuca tolucensis*, *Lucilia kunthiana*, *Poa petrosa*, *Bromus lanatus*, *Senecio funckii*, *Gentianella nevadensis*, *Carex sp*, *Agrostis subpatens*, *Pentacalia andicola*, *Gaultheria myrsinoides*, *Galium hypocarpium*, *Geranium multiceps*, *Noticastrum marginatum*, *halenia viridis*, *Pentacalia apiculata*, *Coespeletia moritziana*, *Hinterubera imbricata*, *Lachemilla ramosissima*, *Azorella sp*, *Belloa radians*, *Ranunculus limoselloides*, *Poa ferreyrae*, *Acaena cylindristachya*, *Oenothera epilobiifolia*, *Belloa longifolia*, *Geranium chamaense*, *Laennecia lasseriana*, *Lupinus meridanus*, *Pernettya elliptica* y *Mona meridensis*.

Entre las especies raras destacan: *Bulbostylis funckii*, *Lobelia tenera*, *Gnaphalium moritzianum*, *Gamochaeta paramora*, *Trisetum foliosum*, *Lachemilla equisetiformis*, *Hesperomeles pernettyoides*, *Vaccinium floribundum*, *Arenaria venezuelana*, *Geranium meridense*, *Nassella mexicana*, *Erigeron paramensis*, *Gentianella corymbosa* y *Trisetum pinetorum*.

En cuanto a la diversidad alfa, se presenta el promedio y rango de los números de Hill de acuerdo a los grupos de censos formados en el análisis de clasificación por el método de Cluster, los cuales representan las 11 comunidades vegetales presentes en el circo glacial (Tabla 10).

Se observa que el mayor esfuerzo para estudiar todas las especies incluidas las raras corresponde a: el Arbustal, el Arbustal Herbazal seco y el Arbustal Rosetal de altura siendo estas comunidades la que poseen la mayor riqueza específica y el mayor número aparente de especies muy dominantes, dominantes y medianamente dominantes. Contrariamente al Desierto Periglacial que es la comunidad de menor riqueza específica y donde el esfuerzo necesario para estudiar todas las especies incluidas las raras es menor. Así mismo, es claro que el mayor número de especies muy dominantes la presenta los Cojines de *Aciachne acicularis*.

Tabla 10. Promedio de los Números de Hill para las 11 comunidades vegetales presentes en el circo glacial del Páramo de Las Cruces

N de HILL	HR	R	RH	C	DP	PH	AHh	AHs	A	ARa	ARb
N-∞	10820 8209-14502	7277 6108-9104	9051 3606-12807	12406 8303-17806	2873 708-6710	9454 7304-11601	7533 163-16003	10207 7208-14805	14864 12107-19003	11695 1106-16805	13272 11704-16395
No	22 17-29	16 14-22	24 12-27	25 10-32	12 7-23	19 13-22	19 18-22	26 22-34	26 22-34	26 14-29	23,5 15-28
N1	9,3 6,3-12,9	6,9 4,4-8,8	8,6 4,3-10,9	9,9 3,7-15,1	5,1 1,9-7,7	9,1 7,6-10,4	9,8 8,9-10,6	11,9 7,1-20,1	11,9 9,1-17,6	9,1 4,4-15,3	8,3 5,9-11,5
N2	6,7 4,9-8,6	5,7 4,6-6,9	5,8 3,2-7,3	7,5 3,0-11-6	3,9 1,7-5,7	6,9 6-8	6,8 6,1-7,1	8,1 4,3-14,1	7,7 6,1-11,2	5,8 3,1-10,4	5,6 3,8-8,2
N+∞	4,1 2,7-5,2	3,3 2,5-4	2,9 2-3,6	4,4 2,5-6,4	2,6 1,4-3,9	3,9 3,2-4,7	3,6 3,2-4,3	4,1 2,2-5,7	3,6 3,1-4,2	2,9 1,9-4,8	3,4 2,2-5,3

Leyenda:

- ✓ N – ∞: Número de individuos que hay que revisar para encontrar las especies raras
- ✓ No: Numero de especies
- ✓ N1: Numero aparente de especies muy dominantes, dominantes y medianamente dominantes
- ✓ N2: Numero aparente de especies muy dominantes y dominantes
- ✓ N + ∞: Numero de aparente de especies muy dominantes

- ✓ HR: Herbazal Rosetal
- ✓ R: Rosetal
- ✓ RH: Rosetal Herbazal
- ✓ C: Cojines
- ✓ DP: Desierto Periglacial
- ✓ PH: Pastizal Herbazal
- ✓ AHh: Arbustal Herbazal húmedo
- ✓ AHs: Arbustal Herbazal seco
- ✓ A: Arbustal
- ✓ ARa: Arbustal Rosetal de altura
- ✓ ARb: Arbustal Rosetal bajo

Para N0, N1 y N2 el Desierto Periglacial se diferencia de las demás comunidades por ser la menos heterogénea y diversa en cuanto a su composición florística, esto se debe a que la comunidad forma una cobertura discontinua en la cual prevalecen áreas con altos porcentajes de suelo desnudo que varían dependiendo del sitio, la cobertura vegetal, las características topográficas, las unidades geomorfológicas y las condiciones edáficas. La matriz de suelo desnudo permite que la acción del viento, la solifluxión y la gravedad condicionen el movimiento del sustrato y en consecuencia la segregación de la comunidad y sus especies indicadoras. En la figura 16 se presenta con mayor detalle la media, mediana, desviación estándar, mínima y máxima de la riqueza específica (N0) de todas las comunidades vegetales (Tabla 11).

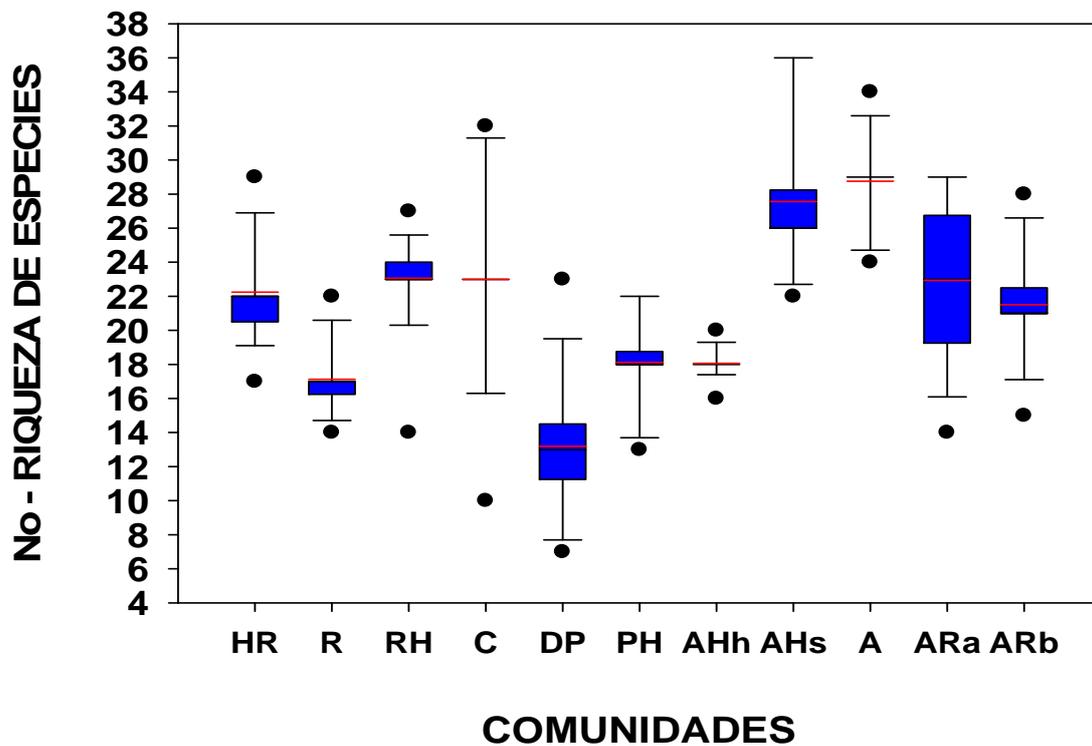


Figura 16. Distribución del número de especies (No) por comunidad vegetal para el circo glaciar. Las abreviaturas representan: HR: Herbazal Rosetal, R: Rosetal, RH: Rosetal Herbazal, C: Cojines, DP: Desierto Periglacial, PH: Pastizal Herbazal, AHh: Arbustal Herbazal húmedo, AHs: Arbustal Herbazal seco, A: Arbustal, ARa: Arbustal Rosetal de altura y ARb: Arbustal Rosetal bajo. Los puntos negros corresponden a los valores extremos (mínimos y máximos), la línea roja representa la media y la caja azul a los percentiles.

	HR	R	RH	C	DP	PH	Ahh	AHs	A	ARa	ARb
MEDIA	22,80	17,29	23,14	23	13,44	18,33	18,20	27,88	28,43	23,56	21,84
MEDIANA	22	16	24	25	12	19,50	18	26	29	26	23,50
DE	4,10	3,03	4,18	10,49	5,41	3,93	1,48	5,17	3,69	5,73	4,93
MINIMA	17	14	14	10	7	14	16	22	24	14	15
MAXIMA	29	22	27	32	23	22	20	36	34	29	28

Tabla 11. Valores promedios, medianas, desviaciones estándar (DE), mínimas y máximas de la riqueza de especies (No) en cada tipo de comunidad vegetal presente en el circo glacial del Páramo de Las Cruces.

4.4.4 Ordenamiento

EL Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL), resulta en una nube de puntos irregular, pero su mayor concentración se localiza en la parte izquierda donde la dispersión y concentración son antagónicas, lo cual indica una mayor heterogeneidad florística, mientras a la derecha la dispersión de los censos es menor indicando menor heterogeneidad florística (Fig. 17). El primer eje de ordenamiento (ACL_1) tiene una longitud de 4,0 Desviaciones Estándar (DE), valor que indica una alta diversidad beta. En el segundo eje de ordenamiento (ACL_2) la longitud es de 3,6 DE.

Al identificar cada censo con el número del grupo al cual pertenece en el dendrograma, se puede observar que aunque no hay sobre posición de grupos (Fig. 17) hay continuidad en la vegetación, los grupos son: el número 1, compacto y con seis censos (74, 75, 31, 32, 43, 44), se localiza en el extremo inferior del plano. Arriba de este se localiza el grupo número 2, muy compacto y con nueve censos (6, 7, 8, 13, 28, 29, 30, 40, 65). En el extremo inferior izquierdo se ubica el grupo número 3, el menos compacto, con siete censos (5, 12, 14, 15, 19, 41, 73). En el grupo número 4 muy compacto, se ubica en la parte central del plano, con ocho censos (3, 4, 10, 11, 21, 27, 34, 42). En el centro del plano se sitúa el grupo número 5, muy compacto, con ocho censos (9, 26, 39, 45, 50, 51, 60, 61). El grupo 6, compacto, con siete censos (1, 17, 18, 36, 38, 56, 68), se localiza en la parte superior del plano.

En el extremo superior del plano se localiza el grupo 7, disperso, con nueve censos (16, 23, 33, 37, 35, 48, 49, 55, 57). En la parte central del plano se localiza el grupo número 8, compacto, con siete censos (2, 22, 24, 25, 46, 47, 59). El grupo número 9, el más disperso en el plano, se localiza en la parte central con seis censos (53, 54, 58, 69, 71, 72). En la parte inferior derecha se localiza el grupo 10, uno de los menos numerosos con cinco censos (9, 20, 63, 66). Por último, el grupo número 11 con 5 censos (52, 62, 64, 67, 70), localizado en el extremo derecho del plano de ordenamiento. Dos censos del grupo 9, cuatro censos del grupo 10 y un censo del grupo 7 son atraídos hacia la derecha, y finalmente dos censos del grupo 11 son atraídos hacia la izquierda, indicando que se trata de censos transicionales.

ACL CENSOS - FLORISTICOS

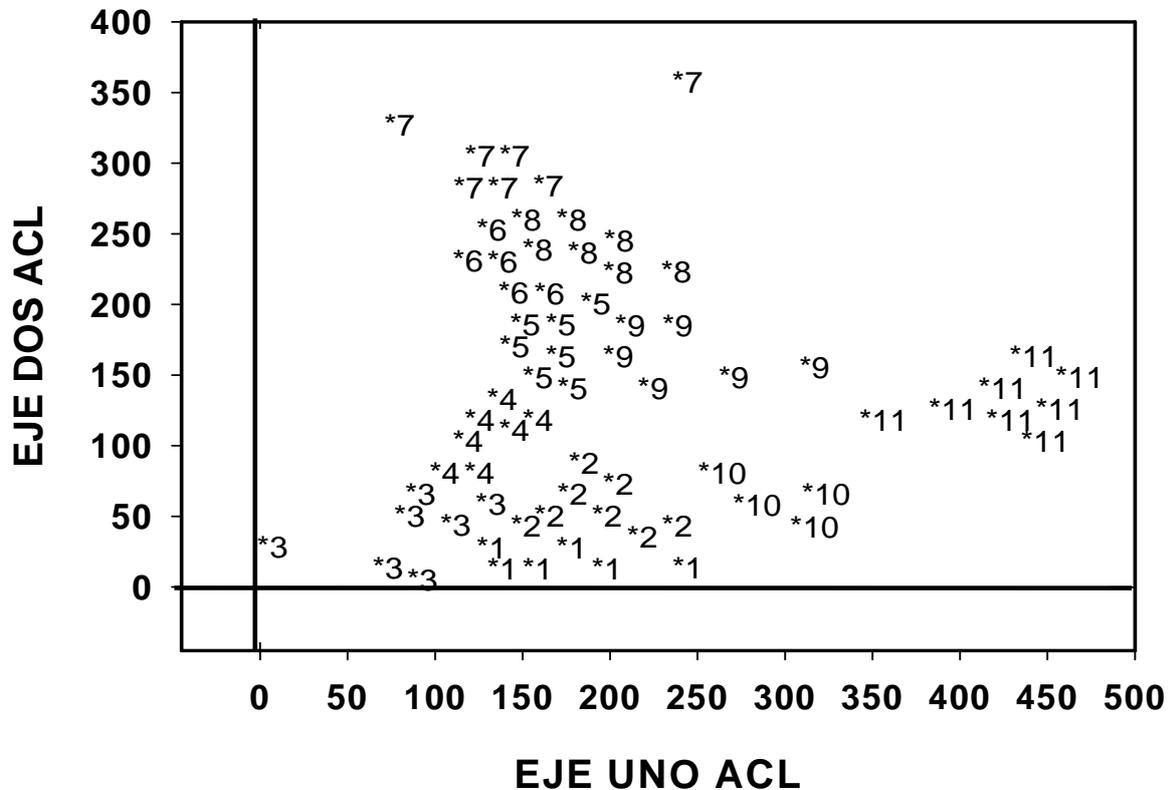


Figura 17. Ordenamiento de los 73 censos en los dos primeros ejes mediante el Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL). Los censos con el número del grupo al cual pertenece, de acuerdo al dendrograma, representan: 1) Arbustal Rosetal bajo, 2) Arbustal Rosetal de altura, 3) Arbustal, 4) Arbustal Herbazal seco, 5) Rosetal Herbazal, 6) Herbazal Rosetal, 7) Desierto Periglacial, 8) Rosetal, 9) Pastizal Herbazal, 10) Cojines y 11) Arbustal Herbazal húmedo.

En la figura 18 se representa el ordenamiento de las especies en el plano, se observa que algunas de ellas presentan coordenadas negativas, lo cual indica que se encuentran en los censos que están más cercanos al origen del eje, y en consecuencia su óptimo no puede estimarse adecuadamente. Así mismo, las especies siguen el mismo patrón de distribución de los censos, con una mayor dispersión en el extremo izquierdo del plano. En el primer eje *Arcytophilum nitidum* y *Espeletia schultzei* se oponen a *Rhizocephalum candollei* e *Hypericum juniperinum*, en el segundo eje *Oxylobus glanduliferus* y *Valeriana parviflora* se oponen a *Draba chionophila*, *Pentacalia imbricatifolia* y *Mona meridensis*.

Con la intención de realizar una interpretación del ordenamiento se tomo como referencia la composición florística del conjunto de censos mencionados anteriormente, el resultado es la identificación detallada de 11 grupos con sus respectivas especies indicadoras, estas últimas permitieron definir cada una de las asociaciones.

ACL - ESPECIES CIRCO GLACIAL

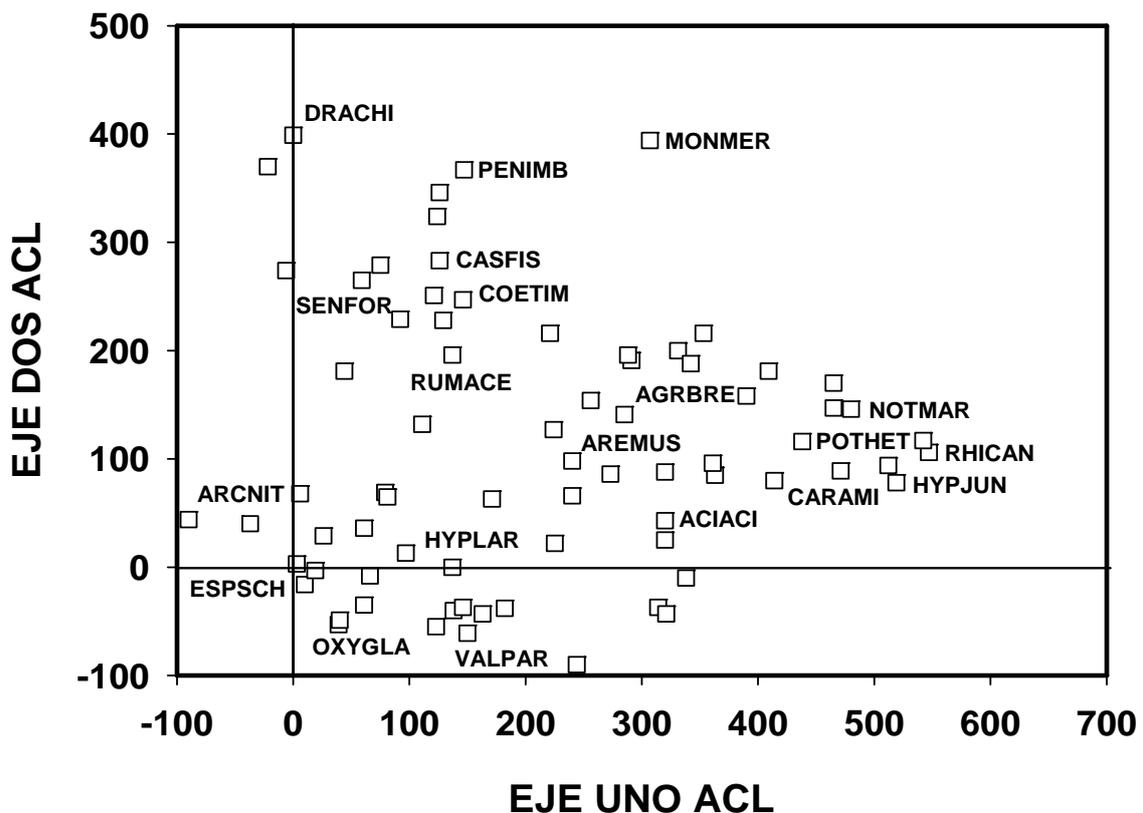


Figura 18. Ordenamiento de algunas especies correspondientes a los censos de la figura anterior mediante el ACL. Con coordenadas negativas: ARCNIT: *Arcytophilum nitidum*, ESPSCH: *Espeletia schultzii*, OXYGLA: *Oxylobus glanduliferus*, VALPAR: *Valeriana parviflora*. Especies con coordenadas positivas: HYPLAR: *Hypericum laricifolium*, ACIACI: *Aciachne acicularis*, AGRBRE: *Agrostis breviculmis*, AREMUS: *Arenaria muscifomes*. Especies con coordenadas positivas en el extremo derecho: CARAMI: *Carex amicta*, HYPJUN: *Hypericum juniperinum*, POTHET: *Potentilla heterosepala*, RHICAN: *Rhizocephalum candollei*, NOTMAR: *Noticastrum marginatum*; y el extremo superior: DRACHI: *Draba chionophila*, PENIMB: *Pentacalia imbricatifolia*, MONMER: *Mona meridensis*, CASFIS: *Castilleja fissifolia*, COETIM: *Coespeletia timotensis* y SENFOR: *Senecio formosus*.

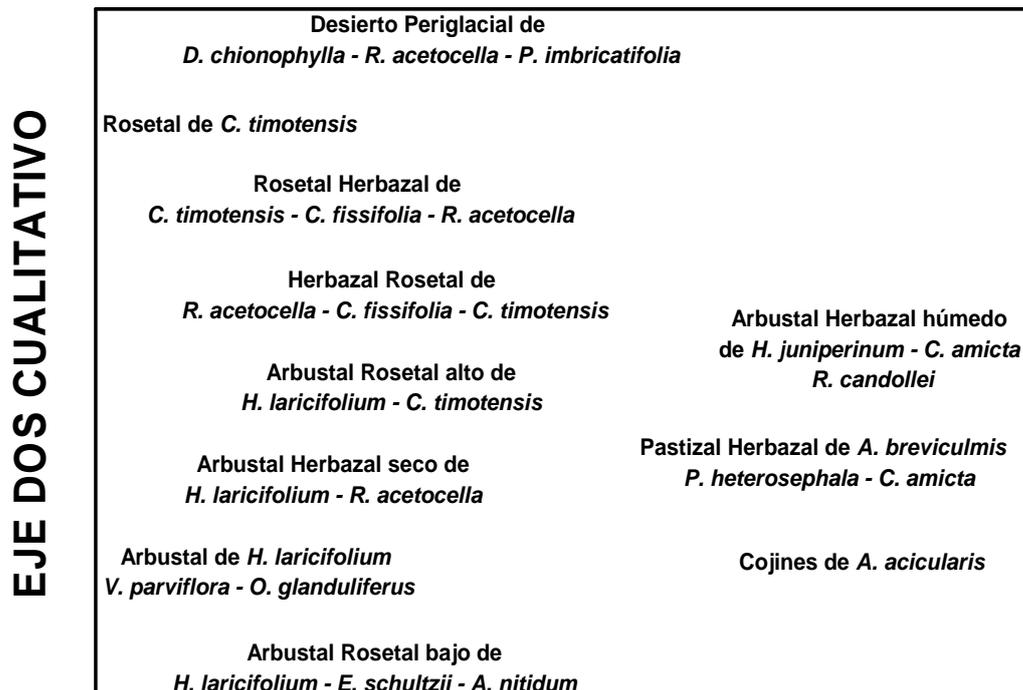
Se encontró que los arbustos y las rosetas son dominantes en el grupo 1, y están representados por la cobertura de *Hypericum laricifolium*, *Espeletia schultzii* y *Arcytophilum nitidum*. Por ello definimos aquí una asociación de *Hypericum - Espeletia - Arcytophilum*, denominada Arbustal Rosetal bajo (ARb). En los censos del grupo 2 domina un Arbustal Rosetal de altura (ARa) de *Hypericum laricifolium* y *Coespeletia timotensis*, estas especies definen la asociación de *Hypericum - Coespeletia*. El grupo número 3, representado por la cobertura de *Hypericum laricifolium*, *Valeriana parviflora* y *Oxylobus glanduliferus* definen el Arbustal (A) propiamente dicho, con la asociación de *Hypericum - Valeriana - Oxylobus*. Este grupo está restringido en el área de estudio al ecotono entre el piso andino y el piso altiandino. El grupo número 4 se caracteriza por el alto porcentaje de cobertura *Hypericum laricifolium* y *Rumex acetosella*, estas especies representan el Arbustal Herbazal (AH), representado por la asociación de *Hypericum - Rumex*. El grupo 5 se caracteriza por el alto porcentaje de cobertura de *Coespeletia timotensis*, *Castilleja fissifolia* y *Rumex acetosella*, estas especies representan el Rosetal Herbazal (RH), y definen la asociación de *Coespeletia - Castilleja - Rumex*.

El grupo 6, representa un Herbazal Rosetal (HR) de *Rumex acetosella*, *Castilleja fissifolia* y *Coespeletia timotensis*, que definen la asociación de *Rumex - Castilleja - Coespeletia*. En el extremo superior del plano se ubican los censos del grupo 7, con las especies *Rumex acetosella*, *Coespeletia timotensis*, *Pentacalia imbricatifolia*, *Draba chionophilla*, *Mona meridensis*, *Agrostis breviculmis* y *Aciachne acicularis*. La cobertura de estas especies definió un grupo transitorio con el Rosetal y el Herbazal Rosetal, denominado Desierto Periglacial (DP), el cual ocupa la franja de mayor altitud, formando parches de vegetación sobre una matriz de suelo desnudo. El grupo presenta la asociación de *Rumex - Coespeletia - Pentacalia - Draba - Mona - Agrostis - Aciachne*. Hay un censo en la parte central y arriba del plano que está separado del mismo grupo debido al alto porcentaje de cobertura de *Mona meridensis*. El grupo 8, representa Rosetales (R) exclusivamente de *Coespeletia timotensis*. El grupo 9 representan censos transicionales entre Cojines y el Arbustal Herbazal húmedo. Este pequeño grupo lo conforma un Pastizal Herbazal (PH), dominado por la asociación de *Agrostis - Potentilla - Carex* dado el alto porcentaje de cobertura de *Agrostis breviculmis*, *Potentilla heterosepala* y *Carex amicta*. El grupo 10 representa censos transicionales entre el Pastizal Herbazal y el

Arbustal Herbazal húmedo. Este pequeño grupo lo constituyen Cojines (C) exclusivamente de *Aciachne acicularis*. Hay 3 censos en la parte inferior del plano que están separados del conjunto principal por que tienen alta cobertura de *Espeletia semiglobulata*, *Acaena cylindristachya* y *Bromus lanatus*. Finalmente, los censos del grupo 11 en el extremo derecho del plano están representados por un Arbustal Herbazal húmedo (AHh), donde la característica más importante que define la asociación de *Hypericum* - *Carex* - *Rhizocephalum*, es el alto porcentaje de cobertura de *Hypericum juniperinum*, *Carex amicta* y *Rhizocephalum candollei*. Este grupo se localiza en ambientes planos, con menor drenaje externo y en condiciones de humedad estacional.

Con el propósito de representar la localización de los grupos florísticos y asociaciones previamente señaladas, se elaboró una interpretación fisonómica de tipo cualitativo en el plano de ordenamiento (Fig. 19).

ACL - FISONOMIA



EJE UNO CUALITATIVO

Figura 19. Representación cualitativa de la fisonomía de la vegetación sobre el plano de ordenamiento con el Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL). Obsérvese la segregación espacial de cada unidad fisonómica en el plano cualitativo.

Se observa en general que el área de estudio está representada por un amplio espectro de formaciones representadas por arbustales, rosetales, herbazales, rosetales, pastizales y cojines. Es importante señalar que la calificación de una comunidad por su apariencia visual puede ser engañosa, pues al estudiarla en detalle, la fisonomía asignada inicialmente puede diferir de su estructura determinada a través de la estimación cuantitativa de la cobertura.

Finalmente, en la correlación de los factores edáficos con los dos ejes de ordenamiento, se observa diez factores claramente correlacionados entre sí y con el primer eje de ordenamiento; y seis factores evidentemente correlacionados entre sí y con el segundo eje de ordenamiento (Fig. 20). Así vemos que a la derecha del plano, en el primer eje se disponen los vectores representativos de Grava en Superficie, arena, Magnesio, Calcio, Sodio y pH. Oponiéndose a los anteriores a la izquierda del plano se disponen Pendiente, Arcilla, Limo y Relación C/N.

Para el segundo eje de ordenamiento, en el extremo superior se dispone el vector representativo de Altitud, y completamente opuesto al anterior se localizan los vectores representativos de Capacidad de Intercambio Catiónico, Materia Orgánica, Nitrógeno, Punto de Marchitez Permanente y Capacidad de Campo. Las variables ambientales Exposición al sol y Potasio no presentaron correlación con los ejes por lo que no fueron representadas en el plano de ordenamiento.

De las correlaciones de los factores ambientales con los ejes de ordenamiento (Tabla 12), resalta especialmente la alta correlación de la Pendiente en porcentaje con el primer eje de ordenamiento, y la también alta correlación de la Altitud con el segundo eje. Sobre el primer eje se oponen Pendiente y % de Arcilla a los contenidos Magnesio, Calcio, el Sodio, arena y al pH. Sobre el segundo eje se opone la altitud a la Capacidad de Intercambio Catiónico, la Materia Orgánica, el Nitrógeno, el Punto de Marchitez Permanente y la Capacidad de Campo.

De este modo podemos calificar el primer componente como un gradiente compuesto de drenaje externo (Pendiente) e interno (arena) acompañado de acumulación de materiales minerales (Mg, Ca, Na), y el segundo componente como un gradiente también compuesto Altitudinal y de Fertilidad (CIC, N, MO) y de disponibilidad hídrica (PMP y CC).

ACL - CORRELACION FACTORES AMBIENTALES

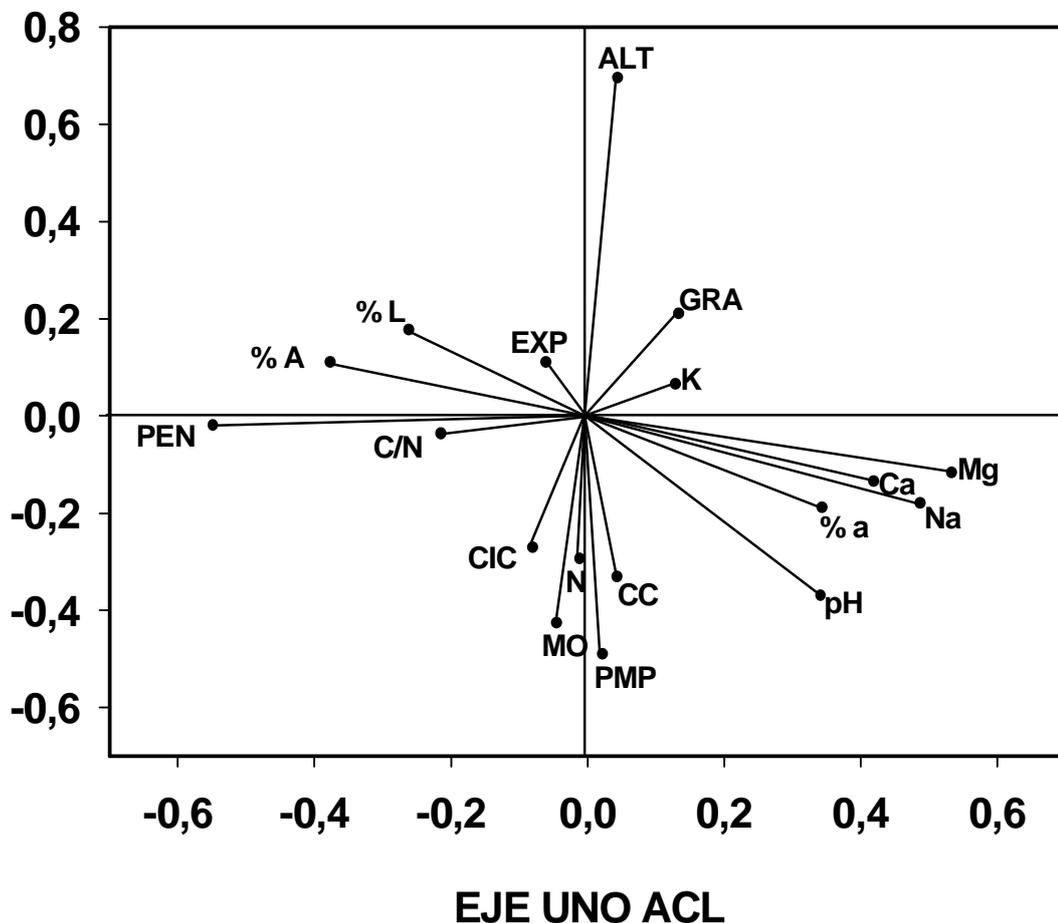


Figura 20. Correlación de los factores edáficos con los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL). Las abreviaturas representan: ALT: altitud, PEN: % Pendiente, %A: Arcilla, %a: arena, %L: Limo, GRA: Grava Superficial (gr), CC: Capacidad de Campo (1/3 atm), PMP: Punto de Marchitez Permanente (15 atm), pH: pH en Agua, MO: % Materia Orgánica, N: Nitrógeno meq/100gr, C/N: Relación Carbono/Nitrógeno, CIC: Capacidad Intercambio Catiónico (meq/100 gr), Ca: Calcio meq/100 gr, Mg: Magnesio meq/100 gr y Na: Sodio meq/100 gr.

En el primer eje de ordenamiento se presentan sitios que a medida que aumenta la Pendiente aumentan el contenido de Arcilla y de Limo, y de la relación C/N, pero disminuyen los contenidos de arena, Mg, Ca, Na y el pH; por el contrario en los sitios menos pendientes, aumentan los contenidos de Mg, Ca, Na, arena y el pH. Mientras

mayor la Pendiente mayor el drenaje externo, y en caso contrario, a menor pendiente mayor contenido de arena y por tanto, mayor drenaje interno. En el segundo eje de ordenamiento existen sitios de mayor altitud donde es menor el contenido de N, MO, y menor CIC, PMP y CC.

N°	FACTORES	CORRELACIÓN	
		EJE 1	EJE 2
1	Altitud (msnm) ♣	0,045	0,694
2	Pendiente % *	-0,548	-0,020
3	% Arcilla *	-0,376	0,109
4	% arena *	0,344	-0,189
5	% Limo *	-0,261	0,177
6	Grava Superficial (gr) (GRA) ♣	0,134	0,210
7	Capacidad de Campo (1/3 atm) ♣	0,044	-0,331
8	P. de Marchitez Permanente (15 atm) ♣	0,023	-0,490
9	pH en Agua * ♣	0,342	-0,370
10	% Materia Orgánica ♣	-0,045	-0,426
11	Nitrógeno meq/100gr ♣	-0,011	-0,294
12	Relación Carbono/Nitrógeno *	-0,214	-0,037
13	Cap. Interc. Cat. meq/100 gr ♣	-0,080	-0,271
14	Calcio meq/100 gr *	0,420	-0,135
15	Magnesio meq/100 gr *	0,534	-0,117
16	Sodio meq/100 gr *	0,488	-0,180

Tabla 12. Coeficientes de correlación de Pearson ($P 0,19 < 0,05$; $P 0,27 < 0,01$; $P 0,30 < 0,005$) de los factores ambientales para los ejes 1 y 2 generados por el ACL. El asterisco (*) señala las variables significativas con el eje 1 y el trébol (♣) las variables significativas con el eje 2.

Las correlaciones de los factores ambientales con los dos primeros ejes de ordenamiento, muestran que el Arbustal Rosetal bajo de *Hypericum* y *Espeletia* (anexo 4), y el Arbustal denso de *Hypericum laricifolium*, *Valeriana parviflora* y *Oxylobus glanduliferus* (anexo 5), se localizan en los sitios estructuralmente estables, a menor

elevación, donde la temperatura aumenta por efecto de la altitud, en topografías onduladas, en altas y bajas pendientes, como laderas de soliflucción y morrenas. Los suelos son menos ácidos, presentan poco drenaje externo y tienden a retener agua por efecto de la materia orgánica que es abundante en estos sitios, de tal modo se presenta mayor contenido de material orgánico. Los dos grupos ocupan sitios donde el Punto de Marchitez Permanente es mayor, pudiendo indicar que estarían sometidas a un balance hídrico positivo, por el menor estrés hídrico, comparado con otras formaciones completamente opuestas y segregadas en otro espacio ecológico, como el Desierto Periglacial.

Caso contrario ocurre con el Arbustal Rosetal de altura de *Coespeletia timotensis* e *Hypericum laricifolium* (anexo 6), el Arbustal Herbazal seco de *H. laricifolium* y *Rumex acetosella* (anexo 7), el Herbazal Rosetal de *R. acetosella*, *Castilleja fissifolia* y *C. timotensis* (Fotografía 5), el Rosetal propiamente dicho de *C. timotensis* (anexo 8), el Rosetal Herbazal *C. timotensis*, *R. acetosella* y *C. fissifolia* (anexo 9), y el Desierto Periglacial de *R. acetosella*, *C. timotensis*, *Pentacalia imbricatifolia*, *Draba chionophila*, *Mona meridensis*, *Agrostis breviculmis* y *Aciachne acicularis* (anexo 10), que se distribuyen concretamente en sitios con alto porcentaje de suelo desnudo, de arcilla y de limo, en áreas inestables estructuralmente como taludes de gelifracción, laderas de soliflucción, derrubios de ladera y aristas, en mayores altitudes, por encima de los 4.250 msnm, donde el intemperismo físico es frecuente y recurrente a lo largo del año, con mayor intensidad en la época de sequía. Los suelos son más ácidos y presentan menor retención de agua por el mejor drenaje interno y externo, el cual se ve favorecido por las altas pendientes. En estos sitios los suelos son relativamente menos ricos, por que tienden a contener menores proporciones de compuestos orgánicos y minerales que son consecuencia del lavado.

Los Cojines de *Aciachne acicularis* (anexo 11), El Pastizal Herbazal de *Agrostis breviculmis*, *Potentilla heterosepala* y *Carex amicta* (anexo 12), y el Arbustal Herbazal húmedo de *Hypericum juniperinum*, *Carex amicta* y *Rhizocephalum candollei*, se desarrollan en sitios con altos porcentajes de arena y pH, en cualquier elevación, siempre y cuando se presenten bajas pendientes, como fondos de valle, microescalones de ladera y

cubetas de sobreexcavamiento glacial, donde especialmente se presentan las temperaturas mínimas y máximas diarias más extremas.

Especialmente el Arbustal Herbazal húmedo (anexo 13) ocupa sitios menos ácidos y más ricos en componentes minerales, tales como Magnesio, Sodio y Calcio, indicando que los suelos pueden estar pasando por un proceso de pérdida de cationes por lavado o alta insaturación de bases.

4.4.5 Respuesta de las Especies a Factores Ambientales

Esta etapa de la investigación es la última escala de análisis de la vegetación del circo glacial, por lo que se siguió la recomendación de Fariñas (1996) de estudiar el comportamiento ecológico de las especies una vez finalizado la interpretación del ordenamiento, para conocer las condiciones ambientales bajo las cuales prosperan las especies, esto representaría una aproximación de su autoecología y su ecotipo (Whittaker et al., 1973). Igualmente el analizar el comportamiento de las especies utilizando el método de los Perfiles Ecológicos permitió elaborar un catálogo detallado de la respuesta ecológica de las especies más abundantes a diferentes factores ambientales (topográficos y edáficos) del páramo estudiado, lo cual constituye una poderosa herramienta que facilitaría el manejo y la conservación de esta zona dentro del Parque Nacional Sierra de La Culata.

Con el propósito de seguir una secuencia en el análisis de la vegetación, se presentan los perfiles ecológicos de acuerdo a su interpretación, significado y en función de los factores ambientales más activos y las especies más reactivas. El catálogo de especies indicadoras a factores ambientales, se organizó de acuerdo a los factores que presentaron mayor número de especies asociadas (anexo 14 al 28); y el resumen del catálogo de especies indicadoras se presenta en la tabla 13 y 14, en la cual se reúnen las 79 especies y los 15 factores ambientales, estos últimos, organizados por características topográficas del ambiente y características físicas del suelo, y por características químicas del suelo.

La interpretación de los perfiles es relativamente sencilla, basta con observar y analizar en el perfil ecológico, el grupo de especies formadas, la “información recíproca especie-factor” (G), los valores de χ^2 con los cuales se compara, y el número de estados

(clases) y su respectivos valores. Seguidamente, se analiza la respuesta de las especies por grupo, para ello hay que conocer el significado de los signos, más (+), menos (menos) y cero (0). La respuesta se señala con un positivo (+) para indicar que la especie es más frecuente de lo esperado en ese estado del factor, con un negativo (-) para indicar que la especie es menos frecuente de lo esperado en ese estado del factor, y con cero (0) para indicar indiferencia, por lo que puede o no estar presente en este estado del factor.

Realizada la lectura del perfil, se procede a examinar cada grupo ecológico, el cual representa un conjunto de especies, de diferentes formas de vida y con similar respuesta ecológica frente a un factor ambiental. Desde un punto de vista ecológico, los grupos son el reflejo de las condiciones ambientales de un sitio en particular e indican que probablemente sus especies están compartiendo los mismos requerimientos del hábitat.

Los resultados obtenidos con los perfiles ecológicos, indican que hay número importante de factores que influyen las especies, pero también un número importante de especies que son sensibles a los factores ambientales (Tabla 13 y 14). En efecto, el número de asociaciones de los factores con las especies es el siguiente: Altitud (26), Pendiente (24), Punto de Marchitez Permanente (21), Magnesio (20), Calcio (20), Materia Orgánica (19), Nitrógeno (19), Limo (17), Capacidad de Intercambio Catiónico (15), Arcilla (14), Sodio (12), Capacidad de Campo (10), Relación Carbono/Nitrógeno (8), pH (7) y Grava en Superficie (5).

Con respecto a las 79 especies estudiadas, los resultados muestran que 66 especies están asociadas estadísticamente con algún factor ambiental, y que tan solo 13 especies no están asociadas a ningún factor, lo que indica que son indiferentes a las características topográficas y edáficas presentes en el circo glacial, o que su efectivo no es suficientemente alto para detectar asociaciones estadísticas. Entre las especies no asociadas destacan: *Belloa longifolia*, *Geranium chamaense*, *Festuca fragilis*, *Coespeletia spicata*, *Bulbostylis funckii*, *Hinterhubera imbricata*, *Hypericum sp.*, *Lachemilla polylepis*, *Lachemilla ramosissima*, *Laennecia lasseriana*, *Mona meridensis*, *Ranunculus limoselloides* y *Sisyrinchium tinctorium*.

		FACTORES TOPOGRÁFICOS Y FÍSICOS DEL SUELO							
Nº	ESPECIES	PEN	ALT	A	L	GRA	PMP	CC	TOTAL
001	<i>Acaena cylindristachya</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
002	<i>Acaulimalva acaulis</i>	S	NS	NS	NS	NS	NS	S	2
003	<i>Aciachne acicularis</i>	S	NS	NS	NS	NS	NS	S	2
004	<i>Agrostis breviculmis</i>	S	NS	NS	NS	NS	NS	NS	1
005	<i>Agrostis subpatens</i>	S	S	NS	S	NS	S	NS	4
006	<i>Agrostis toluensis</i>	S	S	NS	NS	NS	NS	NS	2
007	<i>Agrostis trichodes</i>	NS	S	NS	NS	S	NS	S	3
008	<i>Arcytophilum nitidum</i>	NS	S	NS	NS	NS	S	NS	2
009	<i>Arenaria musciformes</i>	NS	NS	NS	S	NS	NS	NS	1
010	<i>Azorella sp</i>	S	NS	S	S	NS	S	NS	4
011	<i>Azorella julianii</i>	S	NS	S	NS	NS	NS	NS	2
012	<i>Bartsia laniflora</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
013	<i>Belloa longifolia</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
014	<i>Belloa radians</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
015	<i>Bidens triplinervia</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
016	<i>Blakiella bartsiaefolia</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	S	2
017	<i>Bromus lanatus</i>	NS	S	NS	NS	NS	S	NS	2
018	<i>Bulbostylis funckii</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
019	<i>Calamagrostis piscina</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
020	<i>Calandrinia acaulis</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
021	<i>Carex amicta</i>	S	NS	S	S	NS	NS	NS	3
022	<i>Castilleja fissifolia L.</i>	S	NS	NS	NS	NS	NS	NS	1
023	<i>Coespeletia semiglobulata</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	S	2
024	<i>Coespeletia spicata</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
025	<i>Coespeletia timotensis</i>	NS	NS	S	S	NS	S	NS	3
026	<i>Draba chionophila</i>	NS	S	NS	NS	NS	S	NS	2
027	<i>Draba pulvinata</i>	S	NS	NS	NS	NS	NS	NS	1
028	<i>Draba funckii</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
029	<i>Echeveria venezuelensis</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
030	<i>Espeletia batata</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
031	<i>Espeletia schultzii</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
032	<i>Festuca fragilis</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
033	<i>Festuca toluensis</i>	S	NS	NS	NS	S	S	S	4
034	<i>Galium hypocarpium</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
035	<i>Gaultheria myrsinoides</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
036	<i>Gentianella nevadensis</i>	S	NS	S	S	NS	S	NS	4
037	<i>Gentiana sedifolia</i>	S	NS	S	S	NS	S	NS	4
038	<i>Geranium chamaense</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
	Asociaciones Significativas	13	13	6	7	2	11	6	

Tabla 13. Resumen del catálogo de respuesta de 79 especies al componente topográfico y físico del suelo. Las abreviaturas representan PEN: % Pendiente, ALT: Altitud, A: % Arcilla, L: % Limo, GRA: Grava Superficie (gr), PMP: Pun. Marc. Permanente % CC: Cap. de Campo %. La S: representa que la especie esta asociada significativamente con el factor, y el NS: que no esta asociada con el factor.

FACTORES TOPOGRÁFICOS Y FÍSICOS DEL SUELO									
Nº	ESPECIES	PEN	ALT	A	L	GRA	PMP	CC	TOTAL
039	<i>Geranium multiceps</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
040	<i>Gnaphalium elegans</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
041	<i>G. gaudichaudianum</i>	NS	NS	NS	S	NS	NS	S	2
042	<i>Gnaphalium meridanum</i>	NS	NS	NS	S	NS	NS	NS	1
043	<i>Halenia viridis</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
044	<i>Hieracium venezuelanum</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
045	<i>Hinterhubera imbricata</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
046	<i>Hypericum sp</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
047	<i>Hypericum juniperinum</i>	S	S	S	S	NS	NS	NS	4
048	<i>Hypericum laricifolium</i>	NS	NS	S	NS	S	S	NS	3
049	<i>Hypochoeris setosus</i>	S	NS	NS	NS	NS	NS	NS	1
050	<i>Lachemilla moritziana</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
051	<i>Lachemilla polylepis</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
052	<i>Lachemilla ramosissima</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
053	<i>Laennecia lasseriana</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
054	<i>Laennecia mima</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	1
055	<i>Lucilia kunthiana</i>	S	NS	NS	NS	NS	NS	S	2
056	<i>Luzula racemosa</i>	S	S	NS	S	NS	NS	NS	3
057	<i>Mona meridensis</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
058	<i>Myrosmodes sp</i>	NS	NS	NS	NS	S	S	NS	2
059	<i>Niphogeton dissecta</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	S	2
060	<i>Noticastrum marginatum</i>	S	NS	S	NS	NS	NS	NS	2
061	<i>Oenothera epilobifolia</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
062	<i>Oritrophium venezuelense</i>	NS	NS	S	S	NS	NS	NS	2
063	<i>Oxylobus glanduliferus</i>	S	S	NS	NS	NS	S	NS	3
064	<i>Pentacalia andicola</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
065	<i>Pentacalia apiculata</i>	NS	S	NS	S	NS	NS	NS	2
066	<i>Pentacalia imbricatifolia</i>	NS	S	NS	NS	NS	S	NS	2
067	<i>Pernettya elliptica</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
068	<i>Plantago rigida</i>	S	NS	S	S	NS	NS	NS	3
069	<i>Poa ferreyrae</i>	NS	S	NS	S	NS	NS	NS	2
070	<i>Poa gilgiana</i>	S	S	NS	NS	NS	NS	NS	2
071	<i>Poa petrosa</i>	NS	S	NS	S	NS	S	NS	3
072	<i>Potentilla heterosepala</i>	S	NS	S	NS	NS	NS	NS	2
073	<i>Ranunculus limoselloides</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
074	<i>Rhizocephalum candollei</i>	S	NS	S	S	NS	NS	S	4
075	<i>Rumex acetosella</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	1
076	<i>Senecio formosus</i>	NS	NS	S	NS	S	S	NS	3
077	<i>Senecio funckii</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
078	<i>Sisyrinchium tinctorium</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
079	<i>Valeriana parviflora</i>	S	S	NS	NS	NS	S	NS	3
	Asociaciones Significativas	11	13	8	10	3	10	4	
	Asociaciones Totales	24	26	14	17	5	21	10	

Continuación de la tabla resumen de la respuesta ecológica de 79 especies al componente topográfico y físico del suelo.

N°	ESPECIES	FACTORES QUÍMICOS DEL SUELO								
		MO	N	C/N	CIC	pH	Mg	Ca	Na	TOTAL
001	<i>Acaena cylindristachya</i>	S	S	NS	S	NS	NS	NS	NS	3
002	<i>Acaulimalva acaulis</i>	S	S	NS	S	NS	S	NS	NS	4
003	<i>Aciachne acicularis</i>	NS	S	NS	S	NS	NS	NS	NS	2
004	<i>Agrostis breviculmis</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	1
005	<i>Agrostis subpatens</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	S	2
006	<i>Agrostis toluensis</i>	NS	S	NS	NS	S	NS	NS	NS	2
007	<i>Agrostis trichodes</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	NS	1
008	<i>Arcytophilum nitidum</i>	S	NS	NS	S	NS	NS	NS	NS	2
009	<i>Arenaria muscifformes</i>	NS	NS	NS	NS	S	NS	NS	NS	1
010	<i>Azorella sp</i>	NS	NS	S	NS	NS	S	S	S	4
011	<i>Azorella julianii</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	1
012	<i>Bartsia laniflora</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	1
013	<i>Belloa longifolia</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
014	<i>Belloa radians</i>	NS	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
015	<i>Bidens triplinervia</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	S	S	3
016	<i>Blakiella bartsiaefolia</i>	NS	S	NS	S	NS	NS	NS	NS	2
017	<i>Bromus lanatus</i>	S	S	NS	S	NS	NS	NS	NS	3
018	<i>Bulbostylis funckii</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
019	<i>Calamagrostis piscina</i>	NS	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
020	<i>Calandrinia acaulis</i>	S	NS	NS	NS	S	NS	NS	NS	2
021	<i>Carex amicta</i>	S	NS	NS	NS	NS	S	S	S	4
022	<i>Castilleja fissifolia L.</i>	NS	NS	S	NS	NS	NS	S	NS	2
023	<i>Coespeletia semiglobulata</i>	S	S	NS	S	NS	S	NS	NS	4
024	<i>Coespeletia spicata</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
025	<i>Coespeletia timotensis</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	1
026	<i>Draba chionophila</i>	S	S	NS	S	NS	S	S	S	6
027	<i>Draba pulvinata</i>	NS	NS	NS	NS	S	NS	NS	NS	1
028	<i>Draba funckii</i>	NS	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	1
029	<i>Echeveria venezuelensis</i>	S	S	NS	S	NS	NS	NS	NS	3
030	<i>Espeletia batata</i>	NS	NS	NS	NS	S	NS	NS	NS	1
031	<i>Espeletia schutzlii</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
032	<i>Festuca fragilis</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
033	<i>Festuca toluensis</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	S	2
034	<i>Galium hypocarpium</i>	S	S	NS	NS	NS	NS	NS	NS	2
035	<i>Gaultheria myrsinoides</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
036	<i>Gentianella nevadensis</i>	NS	NS	S	NS	NS	S	S	S	4
037	<i>Gentiana sedifolia</i>	NS	S	S	NS	NS	S	S	S	5
038	<i>Geranium chamaense</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
	Asociaciones Significativas	10	11	7	9	5	11	11	8	

Tabla 14. Resumen de la respuesta de 79 especies al componente químico del suelo. Las abreviaturas constituyen: MO: % Materia Orgánica; N: Nitrógeno (meq/100gr); C/N: Relación C/N; CIC: Capacidad de Intercambio Catiónico (meq/100gr); pH: pH; Mg: Magnesio (meq/100gr); Ca: Calcio (meq/100gr) y Na: Sodio (meq/100gr). La S: representa que la especie esta asociada significativamente con el factor, y el NS: que no esta asociada con el factor.

N°	ESPECIES	FACTORES QUÍMICOS DEL SUELO								
		MO	N	C/N	CIC	pH	Mg	Ca	Na	TOTAL
039	<i>Geranium multiceps</i>	S	S	NS	S	NS	NS	S	NS	4
040	<i>Gnaphalium elegans</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
041	<i>G. gaudichaudianum</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	NS	1
042	<i>Gnaphalium meridanum</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
043	<i>Halenia viridis</i>	S	S	NS	S	NS	NS	NS	NS	3
044	<i>Hieracium venezuelanum</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
045	<i>Hinterhubera imbricata</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
046	<i>Hypericum sp</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
047	<i>Hypericum juniperinum</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	S	S	3
048	<i>Hypericum laricifolium</i>	NS	NS	NS	S	NS	NS	NS	NS	1
049	<i>Hypochoeris setosus</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
050	<i>Lachemilla moritziana</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	NS	1
051	<i>Lachemilla polylepis</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
052	<i>Lachemilla ramosissima</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
053	<i>Laennecia lasseriana</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
054	<i>Laennecia mima</i>	NS	S	S	NS	NS	S	NS	NS	3
055	<i>Lucilia kunthiana</i>	S	NS	NS	NS	NS	S	S	NS	3
056	<i>Luzula racemosa</i>	S	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	1
057	<i>Mona meridensis</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
058	<i>Myrosmodes sp</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	1
059	<i>Niphogeton dissecta</i>	S	NS	NS	S	NS	NS	NS	NS	2
060	<i>Noticastrum marginatum</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	S	S	3
061	<i>Oenothera epilobifolia</i>	S	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	1
062	<i>Oritrophium venezuelense</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	1
063	<i>Oxylobus glanduliferus</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
064	<i>Pentacalia andicola</i>	S	NS	NS	NS	S	NS	NS	NS	2
065	<i>Pentacalia apiculata</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
066	<i>Pentacalia imbricatifolia</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	NS	1
067	<i>Pernettya elliptica</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
068	<i>Plantago rigida</i>	NS	NS	NS	NS	S	S	S	NS	3
069	<i>Poa ferreyrae</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
070	<i>Poa gilgiana</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
071	<i>Poa petrosa</i>	S	NS	NS	S	NS	NS	NS	NS	2
072	<i>Potentilla heterosepala</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	S	NS	2
073	<i>Ranunculus limoselloides</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
074	<i>Rhizocephalum candollei</i>	NS	S	NS	NS	NS	S	S	S	4
075	<i>Rumex acetosella</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
076	<i>Senecio formosus</i>	NS	NS	NS	NS	NS	S	NS	S	2
077	<i>Senecio funckii</i>	NS	S	NS	NS	NS	NS	NS	NS	1
078	<i>Sisyrinchium tinctorium</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	0
079	<i>Valeriana parviflora</i>	S	S	NS	S	NS	NS	NS	NS	3
	Asociaciones significativas	9	8	1	6	2	9	9	4	
	Asociaciones Totales	19	19	8	15	7	20	20	12	

Continuación de la tabla resumen de la respuesta de 79 especies al componente químico del suelo.

La respuesta ecológica de las especies se pone de manifiesto al conocer que 26 están asociadas con la Altitud (anexo 14), y 24 lo están con la Pendiente (anexo 15), y que tan solo 5 lo están con la Grava en Superficie (anexo 28). Las especies con mayor número de asociaciones son: *Gentiana sedifolia* (9), *Draba chionophila* (8), *Gentianella nevadensis* (8), *Azorella sp* (8), *Rhizocephalum candollei* (8), *Carex amicta* (7), *Hypericum juniperinum* (7), *Acualimalma acaulis* (6), *Agrostis subpatens* (6), *Coespeletia semiglobulata* (6), *Festuca tolucensis* (6), *Plantago rigida* (6), *Valeriana parviflora* (6) y *Bromus lanatus* (5).

De los resultados mencionados, destaca la importancia de los factores que presentan el mayor número de especies asociadas, calificados como los más activos: Altitud, Pendiente, Punto de Marchitez Permanente y Magnesio. Entre las especies con mayor número de asociaciones, denominadas las más reactivas, destacan: *Gentiana sedifolia*, *Draba chionophila*, *Gentianella nevadensis*, *Azorella sp*, *Rhizocephalum candollei* y *Carex amicta*.

Al comparar los factores más activos y las especies más reactivas, resalta el Magnesio que esta asociado a todas las seis especies reactivas, en contraste, la altitud es el único factor con una sola especie reactiva, representada por *D. chionophila*, una roseta acaule que es indiferente a la Pendiente, es más frecuente de lo esperado en sitios de mayor altitud, y es menos frecuente de lo esperado y está ausente, en sitios con altos contenidos de Magnesio y en altitudes bajas e intermedias. Con excepción de *D. chionophila*, todas las especies reactivas, son más frecuentes de lo esperado en sitios de baja inclinación y con altos contenidos de Magnesio, y son menos frecuentes de lo esperado en sitios de alta inclinación y con bajos contenidos de Magnesio. Con respecto al Punto de Marchitez Permanente, la respuesta de las especies es más variada, es decir, se presentan dos grupos, el primero, lo integran *Gentianella nevadensis* y *Gentiana sedifolia*, estas especies son más frecuente de lo esperado en sitios con valores altos de Punto de Marchitez Permanente; y el segundo, lo integra *Azorella sp*, una especie menos frecuente y ausente en sitios con valores bajos de PMP, y además indiferente a los demás estados del factor.

Por otra parte, destaca, que no hay diferencias importantes en el número de asociaciones significativas entre los factores físicos y químicos del suelo, pese a que los

suelos del área de estudio están influenciados en su desarrollo por un predominio de los procesos físicos de alteración sobre los procesos de naturaleza química.

Al relacionar los grupos ecológicos con los ejes de variación florística, se nota que pese a que el método de Perfiles Ecológicos es completamente opuesto al ACL, los 15 perfiles analizados muestran gran correspondencia con los resultados del ordenamiento, ya que la Altitud y la Pendiente, son los factores con mayor correlación con los ejes de ordenamiento, y los más activos en la respuesta ecológica de las especies.

En efecto, existe una diferenciación de ciertos grupos de especies en el plano de ordenamiento, entre ellos destacan: el grupo ecológico conformado por *Hypericum juniperinum*, *Azorella sp*, *Plantago rigida*, *Carex amicta*, *Gentianella nevadensis*, *Gentiana sedifolia*, *Rhizocephalum candollei* y *Noticastrum marginatum*, este grupo constituye el Arbustal Herbazal húmedo localizada en el extremo derecho del plano de ordenamiento, y es más frecuente de lo esperado en localidades con baja inclinación, con mal drenaje externo, con bajo contenido de Arcilla y Limo, con alta cantidad de materiales minerales (Magnesio, Calcio y Sodio) como los fondos de valle y los microescalones de ladera.

El grupo ecológico integrado por *Draba chionophila*, una especie del Desierto Periglacial que se localiza en el extremo superior del plano de ordenamiento, presenta el siguiente comportamiento: es más frecuente de lo esperado en sitios elevados, de mayor altitud, con bajos contenidos de Nitrógeno, Materia Orgánica y bases intercambiables (Magnesio, Calcio y Sodio), al igual que bajo Punto de Marchitez Permanente y Capacidad de Campo, como taludes de gelifracción, morrenas y laderas de soliflucción.

El grupo ecológico integrado por *Bromus lanatus*, *Valeriana parviflora*, *Niphogeton dissecta* y *Geranium multiceps* presentan un comportamiento diferente al grupo anterior, al ser más frecuente de lo esperado en sitios con altos porcentajes de Materia Orgánica y Nitrógeno, al igual que alto Punto de Marchitez Permanente y Capacidad de Campo, como laderas de soliflucción. En este grupo tan solo *Valeriana parviflora* representa e identifica los Arbustales densos localizados en el extremo inferior del plano de ordenamiento, en unidades de laderas de soliflucción.

CAPITULO 5



Fotografía 5. Comunidad de Herbazal Rosetal de *Castilleja*, *Rumex*, *Senecio* y *Coespeletia* en una Ladera de Soliflucción

5. DISCUSIÓN

5.1 PAISAJE

En el contexto del paisaje, las 25 unidades de paisaje identificadas, delimitadas y mapeadas, podrían ser consideradas como una medida del grado de separación o de segregación espacial de los elementos que conforman cada unidad, en este caso, las capas creadas a partir de las unidades de vegetación y las unidades geomorfológicas. Tal consideración, nos condujo a inferir que en el área de estudio se presentan condiciones ambientales específicas, que son consecuencia de la diversa segregación espacial de las unidades, que en ciertos casos se interdigitan y quedan inmersas en una matriz, que tiene como característica principal, la relación que existe entre los procesos ambientales y la configuración en el espacio en el cual se desarrollan dichos procesos. Al respecto, Forman (1995) considera que el desarrollo y dinámica de un paisaje ecológico, está en función de la heterogeneidad espacial, la cual influye en los procesos bióticos y abióticos.

En cuanto a la composición del paisaje, resultó interesante confrontar el número de parches (polígonos) entre las unidades de paisaje, ya que según el concepto de heterogeneidad (Forman, 1995), las unidades con mayor número de parches por lo general son más heterogéneas, en comparación a las unidades con menor número de parches, que son más homogéneas. Por tanto, las unidades con mayor heterogeneidad son: los Afloramientos, el Desierto Periglacial en Laderas de Soliflucción, el Desierto Periglacial en Talud de Gelifracción, el Arbustal Herbazal húmedo en Microescalones de Ladera, el Herbazal Rosetal en Laderas de Soliflucción, las Rocas Aborregadas y el Rosetal en Laderas de Soliflucción. Sin embargo, es importante resaltar, que pese a que dichas unidades presentan diferente área, la composición del paisaje, está relacionada con el área ocupada por cada uno de los parches en el paisaje, y con el número de parches y su disposición en el paisaje. Al respecto, Pielou (1975) señala que la baja heterogeneidad del paisaje, puede deberse a la alta dominancia de una unidad de paisaje, puesto que cuanto sea mayor el grado de dominancia será menor la heterogeneidad.

En el contexto ecológico, el número de parches por unidad de paisaje tiene una repercusión en la estructura del paisaje, ya que a medida que incrementa el número de parches, se genera un rompimiento de las áreas de vegetación continua (Forman y Godron 1986, y Forman 1995). Esta ruptura, se presenta en gran condición en el área, pero no por

efectos antrópicos asociados con disturbio, sino, más bien, porque se observan grandes variaciones ambientales en pequeñas distancias físicas, tal como lo señalaron, Baruch (1984) y Sarmiento (1986) para gradientes de montaña.

Es evidente que los parches asociados con la unidad geomorfológica de laderas de soliflucción, ampliamente extendida en las partes bajas, medias y altas del área, agrupan el mayor número de comunidades vegetales, este hecho, permite corroborar que la distribución de ciertas comunidades no está condicionada estrictamente a esta unidad, por lo que pueden o no estar presentes en otras unidades geomorfológicas. Opuestamente a las unidades geomorfológicas de aristas, cubeta de sobreexcavamiento, fondos de valle y microescalones de ladera, que son ocupadas específicamente por uno o dos tipos de comunidades vegetales. Esto se debe a la variada configuración del circo glacial en términos del paisaje, dado que dichos ambientes son muy poco extendidos en el área, se localizan en sitios particulares, donde se desarrollan procesos ambientales completamente distintos a los sucedidos en las laderas de soliflucción.

Los resultados de la configuración espacial de las unidades de paisaje, permitieron detectar y exhibir en mayor detalle, las fuertes variaciones de la geomorfología y la vegetación asociada, en un paisaje de origen glacial. Este resultado corrobora lo señalado por Etter (1991), el cual manifiesta que los análisis estructurales del paisaje, complementan diversas aplicaciones, facilitan la toma de decisiones metodológicas, y generan en paisajes claramente reconocibles, escenarios espaciales y temporales de las unidades de paisaje.

Por otra parte, las 11 comunidades vegetales representadas en el mapa de vegetación (Fig. 6) del páramo de Las Cruces, contrastan con las 15 comunidades de vegetación zonal y las 8 comunidades de vegetación azonal, figuradas en el mapa de vegetación de los páramos de La Aguada, La Fría y Espejo, elaborado por Berg y Suchi (2001). Estas diferencias pudieran ser el resultado de la localización geográfica de los tres páramos en la Sierra Nevada de Mérida; de la extensión que ocupan, 1.426 ha aproximadamente, un valor que cuadriplica el área del páramo de las Cruces, que tan solo es de 351 ha; del amplio margen altitudinal tomado, entre los 3.400 y 4.675 msnm; de la composición florística, y del método utilizado para el análisis de vegetación, que siguió la escuela fitosociológica de Braun-Blanquet, que es menos rigurosa que la seguida por

nosotros. Cabe resaltar, que algunas especies de las comunidades señaladas por Berg et al., (2001) se encuentran en el páramo de Las Cruces.

5.2 MICROCLIMA

Dentro de los elementos formadores y transformadores del paisaje se encuentra el microclima; para el área de estudio, se observó alternancia térmica contrastante y periodos nocturnos bajo 0 °C, en las tres exposiciones (Fig. 9 y 10), un comportamiento que puede tener su explicación en el déficit de agua producto de la entrada de la época de sequía, que trae como resultado marcadas variaciones térmicas, días despejados con fuerte radiación y noches despejadas con enfriamiento nocturno producto de la radiación de onda larga que se disipa (Alvizu, 2004). Opuestamente, a lo que sucede en el periodo húmedo, donde las temperaturas no alcanzan valores tan bajos, son más homogéneas durante el día y atenuadas a todos los niveles, con mínimas más altas y máximas más bajas (Azócar y Monasterio 1980b, Estrada 1983, Monasterio 1983, García y Rada 2003, Alvizu 2004 y Azócar 2006).

Detallando el comportamiento de la temperatura entre la época seca (Fig. 9 y 10) y la época húmeda (Hernández, 2006), se observa que para la época seca, existen mayores variaciones de la temperatura que para la época húmeda. Según Azócar et al., (1980b), esto se debe, a que durante la época seca, el rango de variación diaria de la temperatura es mayor, en comparación a la época húmeda que sucede lo contrario. El anterior patrón en las variaciones térmicas, puede tener su explicación en la intensa radiación que llega al suelo y a la alta reirradiación nocturna durante los periodos de cielo despejado, que permite una mayor liberación de energía y determina la existencia de un termoperiodismo anual.

Al comparar las oscilaciones de la temperatura media mínima y la temperatura media máxima de las tres exposiciones, se observa una amplia variabilidad térmica para mediciones a nivel de suelo. Estos resultados coinciden con lo señalado por Azócar et al., (1980b), quienes manifiestan, que la temperatura del suelo sigue el mismo curso que la temperatura del aire, pero con la diferencia en la temperatura mínima del suelo, que suele ser mayor unas decimas de grados y durante la mayor parte del ciclo diario. Sin embargo, a 5 cm de profundidad se presenta una inversión, durante la noche la temperatura del aire es más alta que en la superficie, y durante el día es más baja. Al respecto, Walter y Medina (1969) destacan que en regímenes climáticos de oscilaciones diarias, las variaciones

térmicas del aire son notables en el suelo solo hasta 30 cm de profundidad, en donde la temperatura del suelo permanece constante durante todo el año y similar a la temperatura promedio del aire.

En relación a la frecuencia y ocurrencia de heladas, resalta que durante los 100 días de registro, ocurrieron 92 eventos. El resultado confirma que las heladas son un fenómeno frecuente y recurrente durante los meses secos, y más de la mitad de los días tienen heladas (Azócar et al., 1980b), lo cual condiciona, debido a la pendiente, soliflucción notoria en el manto de geliflucción y en el horizonte ocrico. Al respecto, Malagón (1982) señala que es de vital importancia conocer el ritmo de heladas y distribución de la temperatura en el perfil, ya que permite explicar los fenómenos de dinámica de vertientes, procesos erosivos, estabilidad estructural, densidad y génesis de los suelos. Igualmente, Azócar et al., (1980b) mencionan que el fenómeno de las heladas podría representar el factor limitante para el desarrollo de ciertas especies, e incluso periodos prolongados con heladas podrían influir en la supervivencia de los individuos. Sin embargo, según Alvizu (2004), dentro de los parches de vegetación en el paramo altiandino se establece un efecto aislante que permite que la frecuencia de temperaturas congelantes desaparezca o se reduzca de manera significativa.

Un resultado interesante en este trabajo, es el fenómeno de inversión térmica, descrito por Fariñas y Monasterio (1980), y Azócar et al., (1980b), como un efecto topográfico, ocasionado por el movimiento de aire frío hacia el fondo del valle, que desplaza el aire caliente y origina mesoclimas más fríos en las partes más bajas. Los registros térmicos del fondo de valle, corroboran que este fenómeno se hace evidente y frecuente en la parte media del circo glacial, en donde ocurren las condiciones más extremas, con mínimas más bajas y máximas más altas.

En cuanto al régimen de precipitaciones, el páramo de Las Cruces recibe un promedio anual de 987 mm y presenta una gran variabilidad interanual, lo que según Monasterio (1983), apoya la idea de periodos favorables para la instalación y supervivencia de plántulas, lo cual implica un reclutamiento diferencial a lo largo del tiempo de nuevos individuos a las poblaciones de plantas que integran las formaciones vegetales del páramo altiandino.

Azócar et al., (1980a), señalan que los factores más desfavorables para el crecimiento y para el desarrollo vegetal son: temperaturas medias bajas durante todo el año; heladas y temperaturas mínimas más bajas, concentradas en una época del año. Esto significa que para el área de estudio, existe una época netamente desfavorable y limitante para el crecimiento vegetal, que corresponde a la estación seca de diciembre a marzo. Igualmente, las autoras señalan que las variaciones topoclimáticas, resultan de primordial importancia en la diferenciación de hábitats y de nichos ecológicos para las especies de alta montaña tropical.

5.3 FACTORES AMBIENTALES

De acuerdo al ordenamiento de las muestras superficiales de suelo, hay dos marcados y evidentes gradientes, el primero que se manifiesta a través de la altitud, la fertilidad y la disponibilidad hídrica. Y el segundo que se manifiesta a través del drenaje externo e interno y del almacenamiento de materiales minerales producto del lavado (Fig. 11).

En términos generales, las características físicas y químicas de los suelos del área de estudio están asociadas al contenido de Materia Orgánica y no al de Arcilla. Este resultado podría tener su explicación en un proceso generado por la actividad Periglacial, denominado por Malagón (1982) como selección de material en forma vertical, el cual consiste en el escogimiento de partículas gruesas que se translocan hacia arriba (elevación por efecto del aumento de volumen causado por el hielo), principalmente arena, y de partículas finas que se translocan hacia abajo (clastos que descienden y recubren estructuras ovoides de filitas laminares), principalmente arcilla. Este proceso, genera la acumulación in situ de arcillas en el horizonte A y B, por efecto de los mecanismos de alteración física (formación del manto de gelifluxión, solifluxión, gelifracción y crioturbación) que conllevan a la desagregación de las arcillas, sin ser translocadas a zonas más profundas, es decir, las arcillas son resultantes de procesos de herencia más que de síntesis (Malagón, 1982).

En estos sitios se encuentra un manto de gelifluxión, poroso e inestable estructuralmente debido al efecto de las agujas de hielo, que migra fácilmente por la pendiente dominante (40%) y la textura más arcillosa del horizonte subyacente (A). Tal movimiento, genera que el material grueso, como la arena y los materiales minerales, como

Magnesio, Calcio y Sodio, se han transportados y depositados en las zonas más bajas. Este proceso denominado por Malagón (1982) como pérdida o substracción de cationes por lavado, se desarrolla en un medio de alteración química de mayor acidez, especialmente en superficie, consecuencia del buen drenaje externo, que genera mayor lavado y por tanto mayor acidez.

Igualmente, la asociación de la Materia Orgánica con algunos factores físico-químicos e hídricos del suelo, puede tener su explicación en la evolución orgánica, dado que la evolución de los materiales orgánicos se lleva a cabo en un medio ácido, no hidromórfico y desaturado (Malagón, 1982 y 2002), tal como ocurre en los sitios de menor altitud, en donde la fracción orgánica del suelo es responsable de la mayoría de la capacidad de intercambio catiónico, y por ende de los procesos de humificación y su relación con el aporte de elementos para la vegetación.

En cuanto a la retención de agua, se sugiere la influencia notable de los materiales orgánicos sobre dicha retención, además del marcado y evidente gradiente hídrico expresado en el drenaje, con mayor incidencia en sitios de alta pendiente y sobre suelos de clase textural de tipo Fa y af que pueden aumentar los regímenes ústicos. Malagón (1982), determina que el régimen de humedad del suelo del pico del águila está entre ústico en transición a údico, es decir, que predominan condiciones de humedad mínima en la época de sequía y pasa a humedad máxima en la época de lluvias.

Los resultados del pH y de las bases intercambiables, reflejan que los suelos se desarrollan en dos medios, el primero de alteración química de mayor acidez, con baja desaturación de bases, y el segundo de alteración química de menor acidez, con alta desaturación de bases. Este hecho puede asociarse con las bajas cantidades de Ca, Na y K, y las relativamente mayores cantidades de Mg, que son producto de la baja cantidad de minerales que poseen estos elementos como plagioclasas, micas, anfíboles y piróxenos; y con la alta cantidad de minerales ferromagnesianos como biotita (Malagón 1982 y 2002). Las relaciones entre dichos cationes, el pH y el balance hídrico, parecen ser las determinantes de dichas cantidades, especialmente en el proceso de pérdida por lixiviación, ya que en el caso del perfil del Águila, los cationes no son retenidos, sino eliminados por lavado (Malagón, 1982).

Como consideración final, Malagón (1982) manifiesta que estos suelos se caracterizan por su bajo nivel evolutivo, fundamentalmente por las condiciones periglaciales asociadas a fluctuaciones diarias de congelamiento-descongelamiento en los primeros centímetros, lo cual condiciona, debido a la pendiente, gelifluxión notoria.

5.4 COMPOSICIÓN FLORÍSTICA Y FISONOMÍA

En la región paramuna de Venezuela se han registrado 112 familias y 1.400 especies de plantas vasculares (Azócar y Fariñas, 2003), y en la región paramuna de Colombia se han registrado 116 familias, 562 géneros y 3.433 especies (Rangel, 2000). Las semejanzas florísticas a nivel de espermatofitos son mayores entre las áreas del núcleo central de paramos (Colombia, Venezuela y Ecuador), ejemplo de ello son las 226 especies, 121 géneros y 51 familias que comparten Colombia y Venezuela.

En el piso altiandino venezolano, Ricardi et., al (1997) identifican 234 especies pertenecientes a 119 géneros agrupados en 38 familias, mientras en el superpáramo colombiano, Rangel (2000) identifica 443 especies pertenecientes a 136 géneros agrupados en 42 familias. El resultado adquiere interés cuando se conoce que la mayor afinidad florística se presenta entre los superpáramos de Colombia y Venezuela, con 148 especies compartidas, de las cuales destacan *Acaena cylindristachya*, *Agrostis toluensis*, *Agrostis breviculmis*, *Arcytophilum nitidum*, *Baccharis tricuneata*, *Bidens triplinervia*, *Castilleja fissifolia*, *Galium hypocarpium*, *Hypericum laricifolium*, *Lachemilla aphanoides*, *Lobelia tenera*, *Luzula racemosa*, *Pernettya elliptica*, *Plantago rígida*, *Rhizocephalum candollei*, *Rumex acetosella*, *Senecio funkii*, *Senecio formosus* y *Tricetum irazuense*.

La anterior afinidad florística, es el resultado de la naturaleza andina de las respectivas floras, la cual puede explicarse por patrones biogeográficos de sus elementos y por las altitudes de sus montañas que permiten el establecimiento de superpáramos o formaciones vegetales semejantes (Ricardi et al., 1997). Así mismo, los autores señalan que la flora del superpáramo venezolano comparte especies pertenecientes a todos los elementos fitogeográficos únicamente con Colombia, Ecuador y Perú.

Sin embargo, las dos regiones de superpáramo presentan taxones restringidos, para Venezuela resaltan las especies *Arenaria venezulena*, *Coespeletia moritziana*, *Coespeletia spicata*, *Coespeletia timotensis*, *Espeletia batata*, *Espeletia semiglobulata*, *Espeletia*

schultzii, *Geranium meridense*, *Gnaphalium meridanum*, *Hieracium venezuelanum* y *Lupinus meridanus*; y para Colombia destacan *Culcitium Canencens*, *Diplosthepium columbiabum*, *Draba litamo*, *Draba pennell-hazenii*, *Espeletia pycnophylla*, *Espeletia lopezii*, *Espeletia hartwegiana*, *Espeletiopsis colombiana*, *Loricaria colombiana*, *Lupinus columbiense* y *Senecio isabelis*. Según Ricardi et al., (1997), el superpáramo venezolano florísticamente se diferencia de los colombianos por la presencia de *Coespeletia*, y su rasgo dominante es la modernidad de los taxones que conforman su flora.

Al respecto, Ricardi et., al (1997) indican que los géneros *Lachemilla*, *Coespeletia*, *Espeletia*, *Hinterhubera*, *Oritropphium* y *Lucilia* son netamente americanos, muy característicos del superpáramo y representan los elementos de más reciente diferenciación (entre lo neotropical paramuno y lo neotropical montano), los cuales se encontrarían aún en pleno proceso de radiación adaptativa.

Al comparar fisonómicamente las dos regiones, se observa una clara diferencia en el número de formaciones, para el páramo Altiandino, Monasterio (1980c) señala 3 formaciones vegetales y 11 asociaciones. En constaste, Rangel (2000) señala para el superpáramo 69 formaciones vegetales con sus respectivas especies características y asociadas. Este hecho puede estar relacionado principalmente por el método empleado para el análisis de la vegetación, en el cual difieren; y por la mayor superficie de superpáramos que ocupa Colombia, en relación al amplio número de zonas con altitudes superiores a 4.000 msnm. Sin embargo, las dos regiones comparten únicamente un solo grupo fisonómico, el Rosetal de caulirrósulas. Este evento, se explica por la amplia gama de repuestas fisiológicas y morfológicas de la tribu *Espeletinae*, que le confieren un gran éxito ecológico en un ambiente tan contrastante y hostil (Cuatrecasas, 1989).

Las Hierbas (H), los Arbustos Enanos (Are), las Plantas Arrosetadas (PA) y las Plantas en Macolla (PM), son las bioformas mas importantes en el área de estudio (Fig. 14). Este resultado, coincide con lo señalado por Santana (1995) y Alvizu (2004), lo cuales manifiestan, que la bioforma herbácea es la más importante numéricamente en relación al porcentaje de cobertura, pese al amplio espectro de formas de vida que se pueden encontrar en el páramo andino y altiandino.

Por último, destaca que las 107 especies de plantas vasculares identificadas en el circo glacial, pueden considerarse como una muestra representativa de la riqueza

específica, si la comparamos con las 234 especies registradas para el páramo altiandino venezolano (Ricardi et al., 1997), las 169 especies de plantas señaladas por Ricardi et al., (1987) para el Páramo de Piedras Blancas, las 119 especies de plantas señaladas por Santana (1995) para el páramo de la Culata, y las 126 especies de plantas señaladas por Berg et al., (2001) para el páramo de Pico Espejo.

5.5 CLASIFICACIÓN Y DIVERSIDAD

Las 11 comunidades vegetales señaladas (Fig. 15), difieren de con las principales formaciones y asociaciones vegetales definidas por Monasterio (1980c) para el páramo altiandino. Este resultado es producto de la escala de análisis, las cuales difieren, ejemplo de ello se observó en una morrena que aparentemente estaba ocupada por un Rosetal de *Coespeletia timotensis*, pero al cuantificar la cobertura de las especies, se descubrió que la importancia numérica era ejercida por herbáceas, lo que condujo a redefinir la formación como un Herbazal Rosetal. Sin embargo, si en la misma morrena se cuantificara la biomasa, y no la cobertura, las rosetas caulescentes serían más importantes numéricamente que las herbáceas, de tal manera que la formación sería un Rosetal propiamente dicho.

Entre las comunidades identificadas, resaltan el Herbazal Rosetal, el Rosetal, el Rosetal Herbazal y el Desierto Periglacial porque pueden coexistir según la intensidad con que se manifieste la morfogénesis Periglacial, de tal manera se presenta principalmente un mosaico en el orden anterior. Sin embargo, estos mosaicos pueden ser inestables en el tiempo, produciéndose un cambio en la ocupación del espacio (Monasterio, 1980c), en donde el Herbazal Rosetal puede destruirse o modificarse y dar origen a un Rosetal, a un Rosetal Herbazal e incluso a un Desierto Periglacial.

En el circo glacial se identificó la comunidad de Desierto Periglacial, con la asociación de *Draba*, *Pentacalia* y *Laennesia*, en contraste, Monasterio (1980c) en el páramo de Piedras Blancas, señala para esta formación, una asociación dominada por *Arenaria* y *Agrostis*. No obstante, es importante resaltar que las dos comunidades comparten algunas especies como *Draba chionophila* y *Mona meridensis*, y que tal diferencia se debe a la importancia numérica de las especies características y asociadas cada comunidad.

En cuanto a la relación de las comunidades vegetales y los factores físicos del ambiente, los resultados indican que la pendiente y la altitud, son dos factores que están influyendo directamente en la disposición espacial de las comunidades, en contraste, la exposición al sol parece no ser un factor probablemente importante en dicha distribución. Del mismo modo, las unidades geomorfológicas parecen no estar incidiendo directamente sobre la vegetación y sus especies, sino en conjunto, con los otros factores en la configuración de las características ambientales de cada sitio.

Con respecto a la diversidad del circo glacial (Gama) y la diversidad comunitaria (alfa), los valores obtenidos por los Números de Hill, podrían considerarse de la siguiente manera: el valor de N_0 como alto, ya que según Magurran (1983) el número de especies se incrementa cuando el valor de N_0 es alto. El valor de N_1 de acuerdo a Margalef (1981), varía entre 1,5 y 3,5, y rara vez sobrepasa 4,5, por lo que podemos considerar que tanto el circo glacial como las comunidades sujetas a estudio presentan altos valores en el número aparente de especies muy dominantes, dominantes y medianamente dominantes. Los valores de N_2 según Krebs (2000), van de 0 (diversidad baja) hasta un máximo de 1 (diversidad alta), por lo que los valores pueden ser considerados altos, en comparación con el valor real relativo de la diversidad. Así mismo, la longitud de 4,0 Desviaciones Estandar obtenida en el primer eje de ordenamiento del ACL, indica alta diversidad beta y expresa que no habría especies en común entre los extremos del gradiente.

Los Números de Hill para las comunidades presentes en el área de estudio, son muy semejantes a los establecidos por Alvizu (2004) y Ramírez (2005) en varias transectas de un sector del páramo de Piedras Blancas. Sin embargo, los resultados de Ramírez (2005), se diferencian por que la diversidad específica (N_0), tiende a disminuir por el grado de perturbación del sitio.

Otro dato importante, se relaciona con un posible cambio en la diversidad comunitaria al seguir el segundo eje de ordenamiento del ACL, es decir, si consideramos el vector de la variable altitud como eje de referencia, y comparamos la disposición de las comunidades más disimilares en el plano de ordenamiento, se observa que la comunidad menos diversa, representada por el Desierto Periglacial, ocupa los sitios de mayor elevación; caso opuesto de las comunidades más diversas como el Arbustal Herbazal seco,

el Arbustal y el Arbustal Rosetal bajo que ocupan los sitios de menor elevación, específicamente en la transición del Páramo Andino y el Páramo Altiandino.

5.6 ORDENAMIENTO

Para el área de estudio se acepta parcialmente la hipótesis planteada, debido a que la vegetación y sus especies, están respondiendo claramente a patrones edáficos, como lo demuestra la disposición espacial de las especies en el plano de ordenamiento del ACL (Fig. 20), y el número considerable de especies y grupos ecológicos que son sensibles a los factores ambientales considerados en los Perfiles Ecológicos (Tabla 13 y 14).

En consecuencia, la vegetación y sus especies siguen un continuo, que está claramente definido por las características ambientales predominantes de cada sitio. Por el contrario, no es tan clara la asociación de la vegetación y las especies a unidades geomorfológicas, en efecto, en el área de estudio se presentan 8 unidades geomorfológicas, de las cuales tan solo tres presentan una relación específica con el tipo de comunidad, ellas son: cubeta de sobreexcavamiento glaciar que está ocupada por Cojines con Pastizal, el fondo del valle ocupado por la misma comunidad y por el Arbustal Herbazal húmedo, y los microescalones de laderas ocupados por el Pastizal Herbazal y por el Arbustal Herbazal húmedo. Las demás comunidades están localizadas en laderas de soliflucción, taludes de geliflucción, morrenas, derrubios de ladera y aristas.

La anterior consideración nos permite suponer que la vegetación y sus especies indicadoras están siendo influenciadas directamente por los factores físicos del ambiente y los factores edáficos, e indirectamente por la geomorfología, por lo que estas pueden distribuirse en cualquier tipo de unidad, siempre y cuando los sitios reúnan las condiciones ambientales específicas para cada grupo ecológico. Al respecto, Baruch (1984) y Sarmiento (1986) se refieren a las ventajas que poseen los estudios en gradientes de montaña, por observar grandes variaciones ambientales en pequeñas distancias físicas, tal como ocurre en el área de estudio, en donde existe toda una heterogeneidad espacial, que genera un mosaico ambiental que es reflejado por las comunidades vegetales y sus especies.

La variabilidad de la vegetación está asociada por un lado a un gradiente de condiciones físicas por drenaje externo e interno, conjuntamente con un gradiente de acumulación de materiales minerales por lavado; y por otro lado, a un gradiente altitudinal

asociado a la fertilidad del suelo, el cual se expresa en la acumulación de materiales orgánicos.

La anterior consideración permite inferir que el Herbazal Rosetal y el Desierto Periglacial están asociados con los sitios de mayor inclinación y elevación, con mayor contenido de Arcilla y Limo, con alta relación C/N, en donde el drenaje externo es rápido y frecuente, como morrenas, laderas de soliflucción, derrubios de ladera, taludes de gelifración y aristas. Estas características podrían ser consecuencia de la menor estabilidad del perfil edáfico y de la selección de material de forma vertical en el manto de gelifración por efecto del hielo acicular, que conjuntamente con el intemperismo físico, están contribuyendo a lavar material grueso (arena) previamente translocado en la superficie del suelo, y paralelamente el material fino (arcilla) pasa a ocupar estructuras ovoides en el horizonte A (Malagón, 1982).

Caso contrario ocurre con las formaciones de Arbustal Herbazal húmedo, de Pastizal Herbazal y de Cojines con Pastizal que se localizan en sitios menos inclinados como fondos de valle, cubetas de sobreexcavamiento y microescalones de ladera. En estas unidades las condiciones imperantes no son tan marcadas, es decir, donde el proceso del lavado o substracción es mínimo, y lo que se está presentado es la acumulación de material gravoso y de nutrientes minerales como Magnesio, Sodio y Calcio. Según Malagón (1982), este tipo de suelos se desarrollan en un medio de alteración química de menor acidez, dado los altos valores de pH, especialmente en superficie.

El Herbazal Rosetal, el Rosetal, el Rosetal Herbazal y el Desierto Periglacial se localizan en sitios altos con buen drenaje interno, y sujetos a procesos morfogénicos asociados a condiciones periglaciales, que se manifiestan por congelamiento nocturno de la capa superficial del suelo o del manto de gelifración, el cual genera un movimiento descendente por las laderas, muy característico, al fundirse ese hielo. Durante este movimiento bien sea por soliflucción, gelifración o reptación, el manto de gelifración se desplaza como una película móvil que arrastra materiales orgánicos del sustrato, y los deposita en las partes planas del relieve. Este proceso se puede explicar porque los censos de estos sitios presentan bajos valores de nitrógeno, materia orgánica, baja capacidad de intercambio catiónico, baja capacidad de campo y bajo punto de marchites permanente, lo

cual se traduce en poca capacidad del suelo de proveer nutrientes esenciales y condiciones estructurales adecuadas, para el establecimiento de otras formaciones.

En contraste, el Arbustal, el Arbustal herbazal seco y el Arbustal Rosetal bajo estas asociados principalmente a sitios con baja elevación, con mayor contenido de Nitrógeno total, de Materia Orgánica, con mayor Capacidad de Intercambio Catiónico, un Punto de Marchitez más elevado y una mayor disponibilidad de Agua útil, tales como laderas de solifluxión y morrenas. La mayoría de estas características podrían ser consecuencia del mayor aporte de biomasa, hecho por los arbustales en sitios inclinados y medianamente inclinados, que contribuyen a mejorar la estabilidad estructural del perfil y en consecuencia disminuyen los procesos erosivos. Así mismo, la biomasa aumenta la retención de humedad, lo cual mejora el balance hídrico de las comunidades; y permite aumentar el aporte de elementos para la vegetación por procesos de humificación. Resalta que los arbustales se desarrollan en sitios con temperaturas altas, contrariamente a las formaciones de Herbazales Rosetales y Desierto Periglacial que lo hacen en temperaturas más bajas. Estos resultados coinciden con lo señalado por Baruch (1984), quien manifiesta que a medida que se asciende en el gradiente altotérmico, decrece la temperatura, la precipitación, la fertilidad del suelo, la capacidad de campo y la cobertura de las plantas.

Por otra parte, destaca de los resultados la independencia de la Pendiente en estos sitios, es decir, el Arbustal, el Arbustal Herbazal seco y el Arbustal Rosetal bajo se localizan en cualquier tipo de pendiente, posición topográfica y unidad geomorfológica, siempre y cuando se mantengan por debajo de los 4.000 m de altitud.

Como consideración final, Santana (1995) en el páramo de la Culata señala que la Pendiente, la Materia Orgánica, el Magnesio, el Potasio y la Temperatura, son las variables más relevantes en la separación de 9 comunidades distribuidas en 3 formaciones vegetales que se interdigitan y configuran un continuo. El autor señala que las especies presentan su óptimo en diversos espacios ecológicos y responden no a uno sino a varios factores lo cual permite formar grupos transicionales.

5.7 RESPUESTA DE LAS ESPECIES A FACTORES AMBIENTALES

En cuanto a la respuesta ecológica, los perfiles de las 15 variables analizadas, indican que solo 7: Altitud, Pendiente, Punto de Marchites Permanente, Magnesio, Calcio,

Materia Orgánica y Nitrógeno, mostraron un número considerable de especies que son sensibles a ellas, entre 36 % y 24 %. El análisis de la Altitud y la Pendiente generó 5 grupos ecológicos para cada variable, el Punto de Marchitez Permanente, el Magnesio y la Materia Orgánica generaron 7 grupos ecológicos en cada variable, el Calcio generó 6 grupos ecológicos y el Nitrógeno generó 6 grupos ecológicos. Resalta la importancia de las variables Altitud y Pendiente que son las más activas dada la mayor cantidad de asociaciones, dichas variables presentan la mayor correlación con los ejes de ordenamiento y permitieron definir los dos gradientes ambientales previamente señalados. Este hecho corrobora que los dos factores ambientales están actuando directamente en el comportamiento de los grupos ecológicos, sin embargo, es evidente que las demás variables también están operando en conjunto con las dos primeras.

Como se mencionó en los resultados, los factores ambientales más activos son la Altitud, la Pendiente, el Punto de Marchitez Permanente y el Magnesio, y las especies más reactivas son *Gentiana sedifolia*, *Draba chionophila*, *Gentianella nevadensis*, *Azorella sp*, *Rhizocephalum candollei* y *Carex amicta*. Con la intención de establecer comparaciones que permitan integrar y sobre todo fortalecer la descripción del comportamiento ecológico, se discute en función de los factores más activos y las especies más reactivas.

En cuanto a la Altitud, resalta que de las 6 especies más reactivas, tan solo *Draba chionophila* respondió a algún estado del factor. Esta especie, se ubica en el extremo superior del gradiente altitudinal, puesto que es más frecuente de lo esperado a mayores altitudes, y es menos frecuente y ausente en valores intermedios y bajos de altitud. Este hecho puede estar asociado con su comportamiento ecofisiológico, ya que la especie presenta alta capacitancia y cierre estomático a potenciales hídricos bajos (Squeo et al., 1991 y Azócar et al., 2000), y a su vez experimenta una sequía por congelación y posee una deshidratación controlada que le permite sobrevivir, que junto a cambios a nivel bioquímico traen una aclimatación al frío.

La Pendiente es un factor ambiental que controla la escorrentía y la infiltración del agua (Fariñas, 1996), esto se aprecia en los taludes de gelifracción, en las laderas de solifluxión, en las morrenas y en los derrubios de ladera en donde es mayor, y a medida que se desciende para las partes planas, como fondos de valle, microescalones de ladera y cubetas de sobreexcavamiento, se ocasiona una disminución del drenaje externo, por la

disminución de la Arcilla, pero aumenta el drenaje interno, por los altos contenidos de arena. Este proceso es la causa de que en las parte bajas la cantidad de agua sea mayor. En este sentido, las especies *Gentiana sedifolia*, *Gentianella nevadensis*, *Azorella sp*, *Rhizocephalum candollei* y *Carex amicta* son más frecuentes de lo esperado en pendientes bajas, y menos frecuentes de lo esperado en pendientes altas. Esta consideración se debe a que la frecuencia de dichas especies, está asociada a las partes bajas, lo cual sugiere que su presencia es favorecida por sitios con poco drenaje externo, y alto drenaje interno, además, estos sitios son los más fríos del circo glacial, y podría pensarse que las especies son afectadas por las bajas temperaturas nocturnas registradas en el fondo del valle.

Con respecto al Punto de Marchitez Permanente (PMP), Malagón (2002) menciona que los valores varían de 5 a 82 %, y forman parte de las constantes de humedad en suelos como criterios utilizados principalmente para el manejo agrícola. Estas constantes se basan en la habilidad que debe tener el sistema radical de una planta para vencer la tensión con la cual el agua es retenida en el suelo y así poder satisfacer sus requerimientos. En este sentido la especie *Draba chionophila* responde a valores bajos, por lo que es menos frecuente cuando la tensión generada por la pérdida de agua es menor. Esta especie debe estar adaptada a los períodos de déficit hídrico, especialmente en la época de sequía, de modo que la poca disponibilidad del agua, genera potenciales hídricos considerablemente negativos en la especie, lo cual sugiere que la especie exhibe un control estomático para evitar pérdidas por transpiración, y en consecuencia, presenta menor asimilación de CO₂ para satisfacer los procesos fotosintéticos. En contraste, la frecuencia de *Gentiana sedifolia* y *Gentianella nevadensis*, es mayor en altos valores de PMP, por lo que las especies mantienen potenciales hídricos considerablemente positivos, especialmente en la época de lluvias, de allí su asociación con el fondo de valle y los microescalones de ladera, donde existe la mayor humedad y en consecuencia una mayor capacidad de retención de agua.

Las cantidades de Magnesio (Mg) se diferencian significativamente de acuerdo a la posición topográfica, donde el lixiviado de los nutrientes es mayor en las partes más inclinadas, y de forma contraria sobre las más bajas. Al respecto, Dutil (1987), señala que la lixiviación del Calcio es mucho más fuerte que la del Magnesio, y Sosa (1999), acota que los contenidos de los cationes básicos cambiables en los horizontes superficiales siguen la siguiente secuencia: Ca > Mg > K > Na. En relación a esto, se puede observar en los

resultados, que los contenidos de magnesio son mayores que los del Ca, K y Na. Este hecho puede asociarse con la Capacidad de Intercambio Catiónico (CIC), como factor indicador de bases intercambiables en el suelo, ya que a mayor CIC mayor capacidad potencial de suministro y reserva de bases intercambiables (Salamanca, 1984). En este sentido, las especies *Gentiana sedifolia*, *Gentianella nevadensis*, *Azorella sp*, *Rhizocephalum candollei* y *Carex amicta* son más frecuentes de lo esperado en altos contenidos de Mg, es decir, en suelos más salinos, dado que las sales solubles del suelo provienen principalmente de los cationes Na, Ca y Mg (Malagón, 2002).

Como consideración final, el método de los perfiles ecológicos, es una poderosa herramienta para aproximar el comportamiento de la vegetación en un área natural, que permite deducir la dinámica de las condiciones ambientales bajo estudio, y además de las posibles inferencias acerca del comportamiento de una o más especies en otra localidad. En este sentido, destaca lo señalado por Guisan y Zimmermann (2000), quienes manifiestan que la relación entre especies y ambiente es un herramienta de gran interés para el control en la distribución de comunidades y especies, y/o para establecer prioridades de conservación.

CONCLUSIONES

La composición espacial de las unidades de paisaje en el circo glacial, reveló dos aspectos importantes, el primero, que los parches se encuentran dispersos, en diferentes sitios del espacio físico, indicando que buena parte de los parches no están distantes de fuentes de semillas; y el segundo, en relación al efecto que tiene el tamaño de los parches sobre la diversidad de especies, en este sentido, se observó que los parches amplios generalmente contenían más especies que los parches pequeños.

Los registros microclimáticos de los tres sensores demostraron que en el área de estudio se presenta alternancia térmica contrastante y períodos nocturnos prolongados bajo 0 °C, que oscilan entre 5 y 6 horas, un comportamiento microclimático que está en función de las fuertes variaciones diarias de las temperaturas mínimas y máximas, especialmente en la época de sequía. Así mismo, se concluye que en el fondo del valle se presentan las mayores oscilaciones diarias de la temperatura, con máximas más altas y mínimas más bajas, estos sitios están ocupados por Arbustales Herbazales húmedos de *Hypericum juniperinum*, *Carex amicta* y *Potentilla heterosepala*.

La pendiente y la altitud son los factores más importantes en la separación de los grupos florísticos, ya que influye en el resultado de diversos factores físicos y químicos del suelo, y de manera consecuente en una diferenciación de hábitats, que están condicionados principalmente por las diferencias entre las condiciones hídricas y los procesos de escurrimiento e infiltración, lo cual viene dado por la cantidad de materia orgánica, la textura y el constituyente litológico.

En los suelos estudiados, existe un predominio de los procesos físicos de alteración sobre los procesos de naturaleza química, es decir, los procesos de degradación física de filitas, como la pérdida de cohesión, disminución de la densidad y expansión en laminas, se presentan en mayor proporción, en contraste, la transformación y selección intempérica de los minerales integrantes de las filitas es casi nula, y los minerales se encuentran intactos en la superficie y a diferentes profundidades.

El Arbustal Herbazal seco de *Hypericum laricifolium*, *Valeriana parviflora*, *Oxylobus glanduliferus*, *Rumex acetosella* y *Castilleja fissifolia* localizado en laderas de soliflucción, morrenas, taludes de gelifracción y aristas, representa la comunidad con mayor diversidad (**No = 70** y **N1 = 22**), mientras el Desierto Periglacial de *Rumex acetosella*,

Coespeletia timotensis, *Pentacalia imbricatifolia*, *Arenaria musciformes*, *Achiachne acicularis* y *Agrostis breviculmis* distribuido en taludes de Gelifracción, laderas de soliflucción y morrenas, representa la comunidad con menor diversidad (**N₀ = 28 y N - 00 = 258**). Asimismo la comunidad de Pastizal Herbazal de *Agrostis breviculmis*, *Potentilla heterosephala*, *Carex amicta* y *Rhizocephalum candollei*, representa la comunidad con mayor numero de especies dominantes (**N + 00 = 6**).

La variabilidad de la vegetación está en función de un gradiente de drenaje externo y de acumulación de materiales minerales por lavado, y de un gradiente altitudinal asociado a condiciones de fertilidad, por lo que se concluye que en el circo glacial se presentan comunidades transicionales, sin la presencia de comunidades discretas, hecho que fue detectado en el Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL). Del mismo modo, los resultados obtenidos por la técnica de Cluster y el método de ACL mostraron una gran correspondencia en términos generales, pero la clasificación arrojó mayor poder de resolución.

Pese a que el procedimiento matemático del método de Perfiles Ecológicos es completamente opuesto al Análisis de Correspondencia Linealizado, los 15 perfiles ecológicos de las variables analizadas, mostraron gran correspondencia con los resultados del ordenamiento, por lo que se concluye que en el circo glacial todos los factores ambientales están condicionando la segregación espacial de los grupos ecológicos, en especial las variables que presentaron mayor número de especies sensibles como la Altitud, la Pendiente, el Punto de Marchitez Permanente, el Magnesio, el Calcio, la Materia Orgánica y el Nitrógeno. Del mismo modo las especies presentan su óptimo en diferentes sitios del espacio ecológico y responden principalmente a conjuntos de factores.

BIBLIOGRAFIA

- ALVIZU, P. (2004). Complejidad y Respuesta Funcional de la Vegetación de Páramo a lo largo de Gradientes Altitudinales. Tesis DOCTORAL en Ecología Tropical. ICAE. Mérida, Venezuela. Universidad de los Andes. 106 p.
- ARZAC, A. (2008). Distribución espacial de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico en los Andes Tropicales. Tesis de grado de Lic. en Biología. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 109 p.
- ATAROFF, M y L. SARMIENTO. (2003). Diversidad en los Andes de Venezuela. "Mapa de Unidades Ecológicas del Estado de Mérida. Insitito de Ciencias Ambientales y Ecológicas, ICAE. Medio Magnético.
- AUSTIN, M. P. (1985). Continuum concept, ordination methods and niche teory. *Ann. Rev. Ecol. Sist:* 16:35-45
- AUSTIN, M. P. (1987). Models for the analysis of species, response to environmental gradients. *Vegetatio* 69:35-45.
- AUSTIN, M. P y T. M. SMITH. (1989). A new model for the continuum concept. *Vegetation* 83: 35-47.
- AZÓCAR, A y M. MONASTERIO. (1980a). Caracterización ecológica del clima en el páramo de Mucubají. En M. Monasterio (Ed): Estudios Ecológicos en los Paramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida, pp 207-223.
- AZÓCAR, A y M. MONASTERIO. (1980b). Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el Páramo de Mucubají. En M. Monasterio (Ed): Estudios Ecológicos en los Paramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.
- AZÓCAR, A; C. GARCÍA y F. RADA. (2000). Aspectos ecofisiológicos para la conservación de ecosistemas tropicales contrastantes. *Bol. Soc. Bot. México* 65:89-94.
- AZÓCAR, A y FARIÑAS, M. (2003). Páramos. En: Aguilera, M., Azócar, A., González-Jiménez, E. (Eds): Biodiversidad en Venezuela. Tomo II. FONACIT-Fundación Polar, Caracas, pp 716-733.
- AZÓCAR, C. (2006). Relación entre anatomía foliar, forma de vida y mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en diferentes especies en el Páramo de Piedras Blancas. Tesis de grado de Lic. en Biología. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 74 p.

- BARUCH, Z. (1979). Elevational differentiation in *Espeletia Schultzii* (Compositae), a giant rosette plant of the Venezuelan páramos. *Ecology* 60:85-98.
- BARUCH, Z. (1984). "Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan páramos". *Vegetatio* 55: 115-126.
- BERG, A. y S. SUCHI. (2001). La Vegetación de los Paramos La Aguada, La Fría y Espejo en los Andes Venezolanos. *Plántula* 3(1): 47-64.
- BRAAK, C. J. y I. PRENTICE. (1988). *Theory of Gradient Analysis. Advances in Ecological Research. Vol 18.* ISBN 0-12-013918-9. Academic Press Inc. (London) Limited.
- BRICEÑO, B y G. MORILLO. (2002). Catálogo de las Plantas con Flores de los Páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliosida). *Acta Bot. Venez.* 25 (1): 12-62.
- BRICEÑO, B y G. MORILLO. (2006). Catálogo de las Plantas con Flores de los Páramos de Venezuela. Parte II. Monocotiledoneas (Liliopsida). *ACTA BOT. VENEZ.* 29 (1):89-134.
- CUATRECASAS, J. (1986). Speciation and radiation of the Espeletinae in the Andes. En: Villeumieur, F. y M. Monasterio, eds. *High altitude biogeography.* Oxford University Press, pp 267-303.
- CUATRECASAS, J. (1989). Frailejónal, típico cuadro de la vegetación den los páramos andinos. *Perez-Arbelaezia.* Vol (2). No (8): 285-292.
- DUTIL, P. (1987). La Caliza en los Suelos: Calcio y Magnesio. En M. Bonneu y B. Souchier, *Edafología: Constituyentes y Propiedades del Suelo.* Barcelona: Editorial Masson, s.a.
- ESTRADA, C. (1983). Dinámica del crecimiento y reproducción de *Espeletia* en el Páramo Desértico. Tesis de MAESTRIA en Ecología Tropical. Postgrado en Ecología Tropical. ICAE. Mérida, Venezuela. Universidad de los Andes. 88 p.
- ESTRADA, C., G. GOLDSTEIN y M. MONASTERIO. (1991). Leaf dynamics and water relations of *Espeletia spicata* an *E. timotensis*, two giant rosettes of the desert Páramo in the tropical Andes. *Acta Oecologica* 12(5). 603-616.
- ETTER, A. (1991). *Introducción a la Ecología del Paisaje.* Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Subdirección de docencia e investigación. Unidad de levantamientos rurales. Bogotá. 81 p.
- FARIÑAS, M. R. (1987). *Etudes sur la Structure de La Végétation des Páramos des Hautes Andes Tropicales de Venezuela.* These d'Etat. Universidad de Montpellier. 164 p.
- FARIÑAS, M. R. (1975). Análisis de la vegetación del páramo: Ordenamiento y correlación con factores edáficos-climáticos. Facultad de Ciencias, Grupo de Ecología Vegetal. Mérida, Universidad de los Andes. 164 p.

- FARIÑAS, M. (1996) Análisis de la vegetación y de sus relaciones con el ambiente mediante métodos multivariantes de ordenamiento. Trabajo de ascenso. Postgrado en Ecología Tropical. ICAE. 182 p.
- FARIÑAS, M. y M. MONASTERIO. (1980). La Vegetación del Páramo de Mucubají. Análisis de Ordenamiento y su Interpretación Ecológica. En M. Monasterio (Ed): Estudios Ecológicos en los Paramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.
- FARIÑAS, M. y M. MONASTERIO. (1998). Ecología de *Espeletia schultzii* WEDD (Asteraceae) en el valle fluvio-glacial del páramo de Mucubají. Actual. Biol. 20 (68): 5-11.
- FORMAN, R y M. GODRON. (1986). Landscape Ecology. John Wiley and Sons: New York, USA.
- FORMAN, R. T. T. (1995). Land Mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press. Cambridge UK.
- FLOREZ, A. (2002). Movilidad altitudinal de páramos y glaciares en los andes colombianos. Memorias Tomo I. Simposio Cambio Climático. Congreso Mundial de Paramos. Paipa. Colombia.
- GARCIA, S. y F. RADA. (2003). Freezing avoidance mechanisms in juveniles of giant rosette plants of the genus *Espeletia*. Acta Oecologica. 24: 165-167.
- GAUCH, H.G. (1982). Multivariate analysis in community ecology. Cambridge University Press. U.S.A
- GOLDSTEIN, G. y F. MEINZER. (1983). Influence of insulating dead leaves and low temperature on water balance in an andean giant rosette species. Plant Cell Environ. 6:649-656.
- GOLDSTEIN, G., F. MEINZER y M. MONASTERIO. (1984). The role of capacitance in the water balance of an andean giant rosette. Plant Cell Environ. 7:179-186.
- GOLDSTEIN, G., F. RADA y A. AZÓCAR. (1985). Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in andean giant rosette species. Oecologia 68:147-152.
- GOUNOT, M. (1969). Methodes D`étude Quantitative de le Vegetacion. Masson Paris, pag. 314.
- GREIG-SMITH, P. (1983). Quantitative Plant Ecology. Tercera Edición. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- GUISAN, A. y N. ZIMMERMANN. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. Rev. Eco. Mod. 135: 147-186.
- HALLE, F., R.A.A. OLDEMAN y P.B. TOMLINSON. (1978). Tropical trees and forest. Springer-Verlag, Berlin-New york.

- HERNANDEZ, L. (2006). Posible efecto del cambio climático sobre la distribución de seis especies vegetales en el páramo de Mérida. Tesis de grado de Lic. en Biología. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 125 p.
- HOFSTEDTE, R.; SEGARRA, P.; Y VÁSCONEZ P. (2003). Los Páramos del mundo. Proyecto Atlas Mundial de lo Páramos. Unión Mundial para la Naturaleza / Global Peatland Initiative/ Ecociencia. Quito.
- HOKCHE, O., BERRY, P y HUBER, O. (2008). Nuevo Catalogo de la flora vascular de Venezuela. Editores fundacion Instituto Botanico de Venezuela Dr. Tobias Lasser. Caracas, Venezuela, pp 589.
- ITC. (1997). ILWIS Reference Guide. ILWIS Department, ITC, Enschede.
- KOVISARS, L. (1972). Geología de la parte norte-central de los andes venezolanos. Bol. Geo. Publ, Esp 5, 2: 817-860. Caracas.
- KREBS, C. (2000). Diversidad de Especies. Ecología: Estudio de la Distribución y la Abundancia. Segunda edición, Oxford University Press Mexico, S.A. de C.V
- LAZARO, N. (2005). Análisis del comportamiento de la vegetación del valle fluvio-glacial del Páramo de Mucubají. Estado de Mérida. Tesis de Licenciatura en Estudios Ambientales. Universidad de Yacambú. Barquisímeto. Venezuela. 195 p.
- LUTEYN, J. (1999): A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. Memoirs of the New Cork Botanical Garden. Vol. 84.
- MAGURRAN, A. (1983). Ecological Diversity ans its measurement. Cambridge University Press. Great Britain.
- MALAGON, D. (1982). Evolución de suelos en el Páramo Andino (NE del Estado de Mérida, Venezuela). Serie Suelos y Clima. CIDIAT. 222 p.
- MALAGON, D. (2002). Los suelos de las regiones Paramunas de Colombia y Venezuela. Memorias. Tomo I. Simposio Historia Natural y Aspectos Biogeográficos del Páramo. Congreso Mundial de Páramos. Paipa. Colombia.
- MARGALEF, R. (1981). Ecología. Ed. Planeta. Barcelona, España. 253 pag.
- MARQUEZ, J; M. FARIÑAS; B. BRICEÑO y F. RADA. (2004). Distribución de gramíneas a lo largo de un gradiente altitudinal en un páramo de Venezuela. Revista Chilena de Historia Natural. 77:649:660
- MEINZER, F y G. GOLDSTEIN. (1985). Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. Ecology 66:512-520.

- MONASTERIO, M. (1979). El Páramo Desértico en el Altiandino de Venezuela. En M. Salgado-Labouriau (Ed): El Medio Ambiente Páramo. Actas del seminario de Mérida – Venezuela. Ediciones centro de estudios avanzados.
- MONASTERIO, M. (1980a). Los Paramos Andinos como Región Natural “Características Biogeográficas Generales y Afinidades con Otras Regiones Andinas”. En M. Monasterio (Ed): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.
- MONASTERIO, M. (1980b). Los páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. En M. Monasterio (Ed): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.
- MONASTERIO, M. (1980c). Las formaciones vegetales de los Paramos de Venezuela. En M. Monasterio (Ed): Estudios Ecológicos en los Paramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.
- MONASTERIO, M. (1983). Adaptación de especies al Trópico Frió: el caso Espeletia en el Páramo Desértico. Trabajo de Ascenso Profesor Titular. ULA, Mérida, Venezuela. 109 p.
- MONASTERIO, M. y S. REYES. (1980). Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los andes Venezolanos. En M. Monasterio (Ed): Estudios Ecológicos en los Paramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.
- MONASTERIO, M. y L. SARMIENTO. (1991). Adaptive radiation of *espeletia* in the cold andean tropics. Reprinted from Trends in Ecology an Evolution. Vol. 6, No. 12.
- MONASTERIO, M y MOLINILLO, M. (2003). Venezuela. En: HOFSTEDE, R., P. SEGARRA y P. MENA V. (Eds). 2003. Los Paramos del Mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Paramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia. Quito. 205-236 p.
- ORLOCI, L. (1978). Multivariate analysis in Vegetation Research. JUNK. La Haya.
- PEREYRA, J. y J. CASTILLO. (1975). Manejo de los suelos en los Andes Venezolanos. Sociedad Venezolana de las Ciencias del Suelo. 1 er Seminario Nacional de Manejo de Suelos. Barquisimeto, pag 35. Mimeografiado.
- PIELOU, E. (1975). Ecological diversity. Wiley-interscience: New York.
- PIELOU, E. (1984). The Interpretation of Ecological Data: A Primer in Classification and Ordination. Wiley, N.Y.

- PIRELA, M. (2006). Análisis funcional de la comunidad de Plantas en Tres Unidades Geomorfológicas del Páramo de Mucubají. Tesis de grado de Lic. en Biología. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 93p.
- RADA, F., G. GOLDSTEIN, A. AZÓCAR y F. MEINZER. (1985). Freezing avoidance in andean giant rosette plants. *Plan Cell Environ.* 8:501-507.
- RADA, F., G. GOLDSTEIN, A. AZÓCAR y A. TORRES. (1987). Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia Schultzii*, a caulescent giant rosette species. *J. Exp. Bot.* 188:491-497.
- RAMIREZ, J. (2005). Estudio de la fitodiversidad de localidades sometidas a un proceso de intervención como consecuencia de la disposición final de desechos sólidos en el Estado de Mérida. Tesis de grado de Lic. en Biología. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 84p.
- RANGEL, O. (2000). "Diversidad Biótica III: La Región de Vida Paramúna". Editorial unibiblos. Bogota, Colombia. 902 Pág.
- RICARDI, M., B. BRICEÑO y G. ADAMO. (1987). Sinopsis de la Flora Vasculare del Páramo de Piedras Blancas, Venezuela. *Ernestia* 1 (2): 4-14.
- RICARDI, M., J. GAVIRIA y J. ESTRADA. (1997). La Flora del Superpáramo Venezolano y sus relaciones Fitogeográficas a lo largo de los Andes. *Plántula* 1(3): 171-187.
- SALAMANCA, R. (1984). Suelos y fertilizantes. Bogotá: Universidad Santo Tomas, Centro de Enseñanza Desescolarizada. 345 Pág.
- SANTANA, B. (1995). Análisis cuantitativo de la vegetación de páramo en un sector de La Culata. Tesis de MAESTRÍA Postgrado en Ecología Tropical. ICAE. Mérida, Universidad de los Andes: 178. p.
- SARMIENTO, G. (1986). Ecological Features of Climate in High Tropical Mountains. In: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (Eds.) *High Tropical Biogeography*. Oxford University. New Cork, U. S. A.
- 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 no publicado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Escuela de Geografía, Mérida.
- SCHUBERT, C. (1979). La Zona del Páramo. Morfología glacial y periglacial de los Andes de Venezuela. En M. Salgado-Labouriau (Ed): *El Medio Ambiente Páramo*. Actas del seminario de Mérida-Venezuela. Ediciones centro de estudios avanzados.

- SCHUBERT, C. (1980) Aspectos geológicos de los Andes Venezolanos: Historia, breve síntesis, el cuaternario y bibliografía. En: Estudios ecológicos de los paramos andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.
- SCHUBERT, C y L. VIVAS. (1993). El Cuaternario de la Cordillera de Mérida. Andes de Venezuela. Universidad de los andes. Mérida – Venezuela. 345p.
- SMITH, A. (1974). Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an Andean rosette plant. *Biotropica* 6:263-266.
- SQUEO, F. A., F. RADA., A. AZÓCAR y G. GOLDSTEIN. (1991). Freezing tolerante and avoidance in high tropical andean plants: Is it equally represented in species with different plant height?. *Oecologia* 86: 378-382.
- VARESCHI, V. (1970). Flora de los Páramos de Venezuela. Ediciones del rectorado. Universidad de los Andes. Mérida. 425 p.
- VILLOTA, H. (1991). Geomorfología aplicada a los levantamientos edafológicos en zonas rurales. Tomo I. CIAF, Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Vol. 15 No 1. Santa Fe de Bogota. pp 83-117.
- VILLOTA, H. (1997). Una nueva aproximación a la clasificación fisiográfica del terreno”. En: Revista CIAF, Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Vol. 15 No 1. Santa Fe de Bogota. pp 83-117.
- VIVAS, L. (1992). El Cuaternario. Universidad de los Andes. Consejo de publicaciones. Mérida, Venezuela. 14-35p.
- WALTER, H y E. MEDINA. (1969). La temperatura del suelo como factor determinante para la caracterización de los pisos subalpino y alpino en los Andes de Venezuela. *Bol. Soc. Ven. Cienc. Nat.* 28 (115-116): 201-210.
- WHITTAKER, R.H., (1967). Gradient analysis of Vegetation. *Biological Reviews* 49:207-264.
- WHITTAKER, R. H, S. A. LEVIN y R. B. ROOT. (1973). Place, hábitat, y ecotipe. *Naturalista Americano* 107: 321-338.
- YANEZ, P. (1997). Análisis de la estructura en un gradiente páramo-selva nublada en el Parque Nacional Sierra Nevada: Introducción al conocimiento de la distribución altitudinal de las especies. Tesis de Maestría Postgrado de Ecología Tropical. ICAE. Mérida, Venezuela. Universidad de los Andes. 118 p.
- ZONEVELD, I.S. (1989). The land unit: A Fundamental Concepts in Landscape Ecology and its Applications. *Landscape Ecology*. 3 (2): 67-86.
- ZONEVELD, I.S. (1995). *Lands Ecology. An Introduction to Landscape Ecology as a Base for land Evaluation, Land management and Conservation*. SPB Academic Publishing,