

¿ES LA ORIENTACIÓN DE LA PENDIENTE UN FACTOR MODIFICADOR DE LA ESTRUCTURA FLORÍSTICA EN LA ALTA MONTAÑA TROPICAL ANDINA?

IS SLOPE ORIENTATION A MODIFYING FACTOR OF FLORISTIC STRUCTURE IN THE HIGH TROPICAL ANDES?

Eloy Torres², Teresa Schwarzkopf^{1,3}, Mario R. Fariñas¹ y Anairamiz Aranguren¹

¹ Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE),

² Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
Tel/Fax 58 274 2401255. ³E-mail: tschwarzkopf@gmail.com

RESUMEN

En el presente trabajo comparamos comunidades de páramo dominadas por *Espeletia schultzii* en laderas con orientación opuesta en dos exposiciones y durante las épocas seca y lluviosa. Instalamos 30 unidades muestrales aleatoriamente en laderas con exposición Este y Oeste. En cada unidad muestral realizamos un censo florístico y estimamos la cobertura específica mediante el método del cuadrado puntual. Se hicieron registros de temperatura y radiación en ambas orientaciones. En las diferentes situaciones (orientación y época), las especies dominantes son coincidentes: *Espeletia schultzii*, *Hypericum laricifolium*, *Acaena cylindristachia* y *Orthachne erectifolia*. La cobertura de especies leñosas es mayor en la ladera Oeste que en la Este, además de otras diferencias en la composición específica y la estructura florística. En la época húmeda hubo aumento del número de especies en ambas laderas: seis especies en la ladera Oeste y cinco en la Este. Además, hubo cambios en la cobertura de algunas especies, aunque la mayoría son perennes. Concluimos que la exposición y la estacionalidad son factores modificadores de la estructura florística de la vegetación del páramo. En consecuencia, estos efectos tienen importantes implicaciones en la definición de estrategias para el muestreo y conservación de los ecosistemas de páramo.

Palabras clave: Alta montaña tropical, Comunidad de plantas, Estacionalidad, Exposición, Orientación de la pendiente, Vegetación

ABSTRACT

We compared páramo communities dominated by *Espeletia schultzii* contrasting E and W facing slopes, and rainy and dry seasons. Thirty sampling units were randomly established at each orientation. We determined all species present in each sampling unit and estimated the cover of each species using the point intercept method. Additionally, temperature and radiation were recorded at each orientation. In all the different situations (orientations and seasons), four species were consistently dominant: *Espeletia schultzii*, *Hypericum laricifolium*, *Acaena cylindristachia* and *Orthachne erectifolia*. In addition to differences in species composition and floristic structure, woody species cover was larger at the W facing than at the E facing slope. Species number increased during the rainy season, six and five at the W and E facing slopes, respectively. In spite that most species are perennial, some changed their cover between seasons. We conclude that slope orientation and seasonality modify the floristic structure of the páramo vegetation. These effects should be considered when establishing sampling and conservation strategies for páramo ecosystems.

Key words: Aspect, High tropical mountain, Plant community, Seasonality, Slope, Orientation, Vegetation

INTRODUCCIÓN

La comprensión de los procesos y factores que determinan la dinámica de la vegetación, y de los ecosistemas en general, reviste especial relevancia en los ecosistemas neotropicales de montaña por la susceptibilidad de éstos frente a los cambios que resultan de la actividad antrópica, por la especificidad de su biota y por los servicios ambientales que prestan a la creciente población humana que coexiste con estos ecosistemas (Azócar y Fariñas 2003). Su indudable importancia por sus elevadas tasas de endemismo, con 60% de especies vasculares endémicas, y biodiversidad, con la flora más rica en géneros y especies de las altas montañas del mundo (Luteyn 1992), y por las adaptaciones morfológicas y funcionales de éstas a las condiciones ambientales de alta montaña (Azócar y Rada 2006), pone en evidencia la necesidad de comprender a fondo los procesos que modulan la dinámica de estos ecosistemas, especialmente considerando su fragilidad (Sklenar *et al.* 2005). El páramo es el ecosistema de alta montaña más importante de Los Andes del Norte y, de acuerdo con Azócar y Fariñas (2003), es la región natural de los Andes húmedos ecuatoriales que ocupa el piso altitudinal comprendido entre el límite inferior de crecimiento arbóreo continuo, ó límite superior de la selva nublada, y el límite inferior de las nieves perpetuas. Este ecosistema está distribuido dentro de la zona húmeda de los Andes Ecuatoriales entre 11° N y 8° S de latitud, formando un corredor interrumpido entre la Cordillera de Mérida en Venezuela hasta Perú (Azócar y Fariñas, 2003). El clima de los páramos se caracteriza por la baja temperatura media del aire, cuyas mayores variaciones son diurnas, acentuándose en la época seca y con la altitud, con oscilaciones entre 0°C y 30°C (Sarmiento 1986). La baja temperatura, la radiación ultravioleta intensa, los cambios rápidos en la insolación, la sequedad fisiológica y el daño físico por congelamiento, granizo y algunas veces por nieve, son condiciones propias de este ambiente (Azócar y Rada 2006; Sklenar *et al.* 2005). Por otra parte, el clima del páramo no es homogéneo, pues está condicionado por la topografía y su impacto sobre la radiación incidente, la nubosidad, el gradiente térmico altitudinal, los vientos locales y la precipitación (Hofstede *et al.* 2003), generando diferentes tipos de páramos (Azócar y Monasterio 1980a; Fariñas 1975).

La vegetación en la alta montaña del Norte de los Andes, ha sido diferenciada para Venezuela por Monasterio (1980) en dos tipos: El Piso Andino, el cual corresponde a la franja altitudinal entre 3000-4000 msnm, y, el Piso Altiandino, el cual abarca desde los 4000 msnm hasta la línea inferior de los glaciares. La primera es de poca altura y elevada en cobertura, heterogénea en su espectro de formas biológicas las cuales incluyen arbustos, rosetas, cojines, hierbas, y graminoides, formando diversos tipos fisonómicos (Monasterio 1980; Fariñas 1975); la última, en cambio, es más pobre en cobertura, pero puede presentar rosetas cercanas a los 3 m de altura.

En el valle de Mucubají, a 3550 msnm en el Piso Andino, las especies vasculares se distribuyen en el espacio siguiendo un gradiente de humedad en el suelo y un gradiente de temperatura (Fariñas y Monasterio 1980). Las variaciones en la composición y cobertura de las especies en las diferentes posiciones geomorfológicas de dicho valle guardan relación con la sensibilidad de las especies al déficit hídrico, además, las tasas fotosintéticas tienden a ser mayores en especies que dominan los sitios con mayor disponibilidad de agua (Pirela 2006).

La orientación de la pendiente es un factor que puede modificar localmente variables esenciales para el funcionamiento de las plantas como la cantidad y calidad de radiación incidente, las temperaturas y la frecuencia de heladas. En condiciones tropicales, las laderas con exposición Este reciben mayor radiación durante todo el año, como consecuencia de una mayor insolación durante las horas de la mañana, en tanto que las laderas orientadas hacia el oeste, que deberían recibir mayor radiación durante la tarde, no la obtienen debido a la mayor nubosidad durante estas horas vespertinas. A este respecto, Smith (1977) en Mt. Wilhelm en Papua Nueva Guinea en altitudes similares a las de nuestro estudio, encontró que las especies tienden a alcanzar mayores altitudes en laderas de exposición Este en contraste con laderas orientadas hacia el Oeste y que las temperaturas máximas son mayores en las primeras. Azócar y Monasterio (1980b) en el Páramo de Mucubají, en los Andes Venezolanos, encontraron que la temperatura media en la ladera de exposición Oeste fue de 3,2 °C, mientras que en la ladera con exposición Este alcanzó 6,1 °C y la diferencia en la mínima mensual entre dichas laderas durante la sequía puede llegar a 10 °C. Así

mismo, en la ladera Oeste el número de heladas registradas en un año fue de 230, alcanzando apenas la mitad en la ladera Este. Todas estas variaciones resultan sin duda de primordial importancia en la diferenciación del hábitat y los nichos ecológicos en los páramos.

Los posibles impactos de la exposición sobre la vegetación en el páramo sugieren una diferenciación en cuanto a las formas de vida (Arzac 2008, Arzac *et al.* 2011) y en la respuesta de las diferentes especies (Fariñas y Monasterio 1989, Fariñas *et al.* 2008). De hecho, la altura y forma de vida de las especies guarda relación con las formas de resistencia al congelamiento, donde las especies de mayor altura suelen presentar mecanismos de aislamiento que evitan el congelamiento, mientras las que crecen en contacto con el suelo son tolerantes (Squeo *et al.* 1991). Sin embargo, el impacto de las diferencias de temperatura, resultado de la exposición de las laderas sobre la estructura florística de las comunidades que en ella crecen, aún se desconoce. Por otra parte,

Pirela (2006) reporta diferencias en la estructura florística de la comunidad entre las épocas seca y húmeda en el páramo de Mucubají. Resulta, por lo tanto de interés analizar la respuesta diferencial de la vegetación en cuanto a la topografía y la estacionalidad.

Mediante análisis de la vegetación en las laderas internas de las morrenas izquierda y derecha del valle de Mucubají, con exposición Este y Oeste, respectivamente, sometimos a prueba las siguientes hipótesis:

1. Las diferencias de temperatura y frecuencia de heladas entre laderas con exposición Este y Oeste, producto de la insolación diferencial, deben ejercer un efecto importante sobre las especies de plantas en el páramo, toda vez que las diferencias de temperatura se dan alrededor de rangos críticos para muchas especies. En consecuencia, la estructura florística de la comunidad de plantas debe diferir entre las laderas con exposición Este y Oeste.
2. Dado que las diferencias estacionales en



Figura 1. El valle fluvio-glacial de Mucubají (Foto Fariñas 2006).

precipitación y temperaturas mínimas son apreciables, que la disponibilidad hídrica es el principal factor determinante de la composición de las comunidades y que la estructura florística de las comunidades varía entre la época seca y la época húmeda, la composición y abundancia relativa de las especies deben presentar cambios estacionales diferenciales en laderas con exposiciones Este y Oeste.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El páramo de Mucubají se encuentra en la Sierra de Santo Domingo, en la Cordillera de Mérida, formando un valle fluvio glacial cuyo fondo se encuentra a 3.500 msnm, 8° 47' 50,56" N y 70° 49' 25,25" W. Mucubají es un valle glacial relleno con sedimentos de origen fluvial, que forma parte del mayor núcleo de páramo existente en Venezuela (Monasterio 1980), el núcleo Norte del complejo Sierra Nevada. El complejo morrénico de Mucubají está constituido por dos morrenas laterales y una morrena terminal que bordean la laguna de Mucubají. La ladera interna de la morrena lateral izquierda está orientada al Este, y la ladera interna de la morrena derecha está orientada al Oeste (Figura. 1). El valle tiene una longitud aproximada de tres kilómetros y presenta tres morrenas transversales que cortan perpendicularmente al valle e indican el retroceso glacial. Estas morrenas fueron depositadas en la última glaciación andina denominada Glaciación Mérida y poseen una edad que oscila entre los 18.000 y 10.000 años (Schubert 1970).

Los suelos se desarrollan sobre depósitos de la era Cuaternaria caracterizados por till morrénico, conformado por sedimentos heterométricos no estratificados y por sedimentos fluvio glaciales (Schubert 1980).

La temperatura media anual se encuentra alrededor de los 5,9 °C (estación MOP-MARNR-ULA, Serial 3062, para los años 1970-1983). La precipitación (basado en datos de la misma estación 1969-1995) tiene un patrón biestacional con una media anual de 932 mm concentradas entre marzo y octubre (Figura 2), con el número de meses secos variando entre cero y tres cuando se consideran los años individualmente. De acuerdo al climadiagrama no se observa período de déficit hídrico, sin embargo, Fariñas (1975), usando datos de humedad del suelo tomados por

Azocar (1974), encontró que, en algunos años, el contenido de agua en el suelo cae por debajo del punto de marchitez permanente por lo menos dos veces en un año.

Localmente, el topoclima del valle de Mucubají presenta características particulares, entre las que destacan las diferencias en temperatura de las caras internas de las morrenas mencionadas previamente, donde la ladera orientada al Este presenta temperaturas medias superiores a la ladera orientada al Oeste. Por otro lado, la condición de valle de alta montaña rodeado por morrenas genera fenómenos de inversión nocturna de temperatura, especialmente en la época de menores precipitaciones, cuando la incidencia de los vientos es baja y las noches son despejadas (Azócar 1974). Como consecuencia de este fenómeno, en el fondo de valle y parte baja de las laderas no hubo supervivencia de pinos en plantación establecida hace aproximadamente 50 años (Figura 1).

En el páramo de Mucubají la vegetación presenta una variación local entre varios tipos fisonómicos. En las partes húmedas del fondo del valle se implantan comunidades herbáceas bajas dominadas por gramínoformas y sobre las morrenas se localiza el rosetal-arbustal (Fariñas y Monasterio 1980). Las familias botánicas con mayor cantidad de especies en el valle morrénico de Mucubají (rosetal-arbustal) son Asteraceae, Poaceae y Cyperaceae (Vivas 1999). La vegetación presenta varios estratos, con una cobertura cerca al 100%, encontrándose muy poco suelo desnudo (Monasterio 1980).

Mucubají se encuentra en el Parque Nacional Sierra Nevada y es el área del parque que tiene mayor afluencia anual de turistas, la cual continúa en aumento (Rincón *et al.* 2007; <http://www.mucubaji.com/index.html>). Aunque el impacto de esta afluencia no ha sido medido, es probable que éste sea significativo en las áreas con tránsito regular de personas y caballos. El pastoreo vacuno es extensivo, al igual que en el resto del páramo. Se estima que el impacto del ganado es menor en las áreas de muestreo por estar alejado de los senderos y del fondo de valle donde ocurren pastizales. Además, se observa bajo impacto de ramoneo y escasa presencia de deposiciones de estos animales.

Muestreos en el campo

En las laderas internas del valle de Mucubají seleccionamos dos áreas de muestreo, una

expuesta al Este (ladera Este), y otra en la ladera del frente expuesta al oeste (ladera Oeste). Con la finalidad de aislar el efecto ejercido por la exposición, se ubicaron las parcelas en sitios de pendiente y altitud similares en ambas morrenas. De esta forma se reducen posibles sesgos por erosión y efectos de inversión nocturna de la temperatura. En cada área de muestreo se ubicaron 30 unidades muestrales (UM) rectangulares de 5m x 2m, usando números aleatorios como coordenadas cartesianas. En cada UM aplicamos el método del cuadrado puntual (Greig-Smith 1964, 1983) y elaboramos el correspondiente censo florístico. Dentro de cada UM realizamos 98 cuadrados puntuales mediante una varilla metálica de 4 mm de diámetro, distribuidos regularmente en la parcela, y en cada punto registramos las especies que tocaron la varilla. El número de veces que una especie toca la varilla permite obtener un estimado insesgado de su cobertura (Greig-Smith 1964, 1983). Realizamos dos muestreos: uno en marzo del 2007, al final de la época seca, y el otro en octubre del 2007, al final de la época húmeda. Se colectaron las especies y se depositaron en el herbario MER de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad de Los Andes con los números Aranguren y Torres No. 39-66. Se empleó la nomenclatura vigente en Missouri Botanical Garden (APG II) (<http://www.tropicos.org/>). Las parcelas fueron marcadas y geo-referenciadas mediante un sistema de geoposicionamiento global (GPS) con la finalidad de facilitar su localización y garantizar el muestreo en el mismo lugar en las dos fechas mencionadas.

En ambas laderas, en sitios de pendiente y altitud equivalentes colocamos dispositivos automáticos para registro de temperatura y radiación fotosintéticamente activa (RFA). Los sensores de RFA se instalaron sobre una varilla a 1,2 m del suelo. La temperatura se midió a ras del suelo. Los sensores se programaron para registrar cada cinco minutos estas variables ambientales durante seis días consecutivos en los meses de marzo y octubre. Con la finalidad de descartar posibles efectos de variaciones locales de humedad en las laderas durante la época húmeda, en cada una de las 60 parcelas se tomó una muestra de suelo. Estas muestras fueron trasladadas al laboratorio en envases apropiados para determinación de contenido relativo de humedad mediante el método gravimétrico.

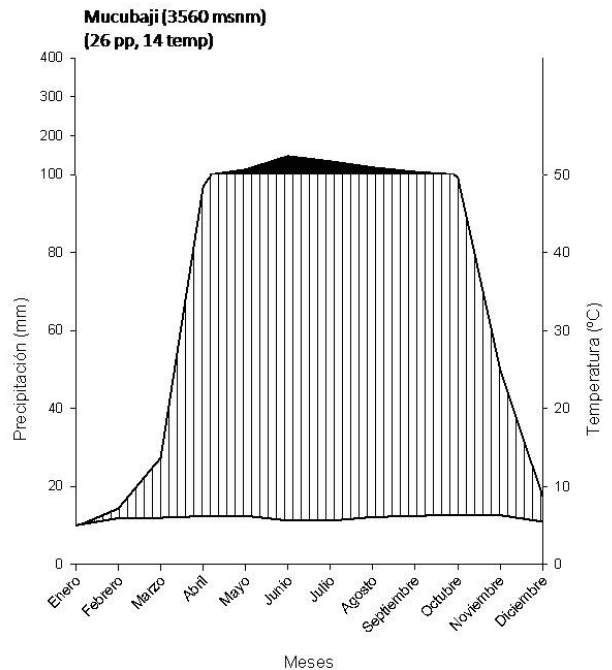


Figura 2. Climadiagrama de Gausson de acuerdo al método modificado de Walter y Medina (1971) (Torres 2008).

Análisis de datos

Con los datos de los censos florísticos construimos la curva de acumulación de especies, mediante remuestreo por aleatorización (McCune y Mefford 1999) y con los datos de cobertura estimamos los índices de diversidad de Shannon-Wiener (H'), Simpson (D) y Equidad de Pielou (E) usando el programa P-CORD 4 (Pielou 1975, McCune y Mefford 1999, Moreno 2001, Magurran 2004, Villarreal *et al.* 2006). La diversidad de las comunidades presentes en ambas laderas, en época húmeda, la comparamos a través del índice de Shannon-Wiener calculado para el conjunto de UM reunidas, aplicando la prueba t para dos índices de diversidad (Hutchenson, 1970, Zar 1984, Villarreal *et al.* 2006).

La diversidad por unidad muestral la comparamos mediante el contraste de las medias o medianas de los diferentes índices de diversidad, según el caso. Para los valores de H' , D y E utilizamos el t no paramétrico de Mann-Whitney (Statistix 7) y para la riqueza de especies utilizamos el test de la mediana por tratarse de una variable discreta. Para comparar la similitud florística de ambas laderas calculamos el índice de Sørensen cuantitativo.

Con los datos de cobertura de las especies construimos matrices de vegetación (UM

por especies) que exploramos mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP) partiendo de matrices de correlación, dado que nos interesaba observar la variación de la composición florística. Por otro lado, para estimar el cambio de cobertura de la UM entre las épocas de lluvia y sequía calculamos el ACP partiendo de matrices de varianza y covarianza,

dado que este tipo de matriz permite resaltar la variabilidad propia de cada especie. La significación estadística de los autovalores del ACP la estimamos mediante la aleatorización de la estructura de las matrices (McCune y Mefford 1999). Partiendo de los resultados de los ordenamientos analizamos la disposición de las UM en ambas laderas en ambas épocas, y el

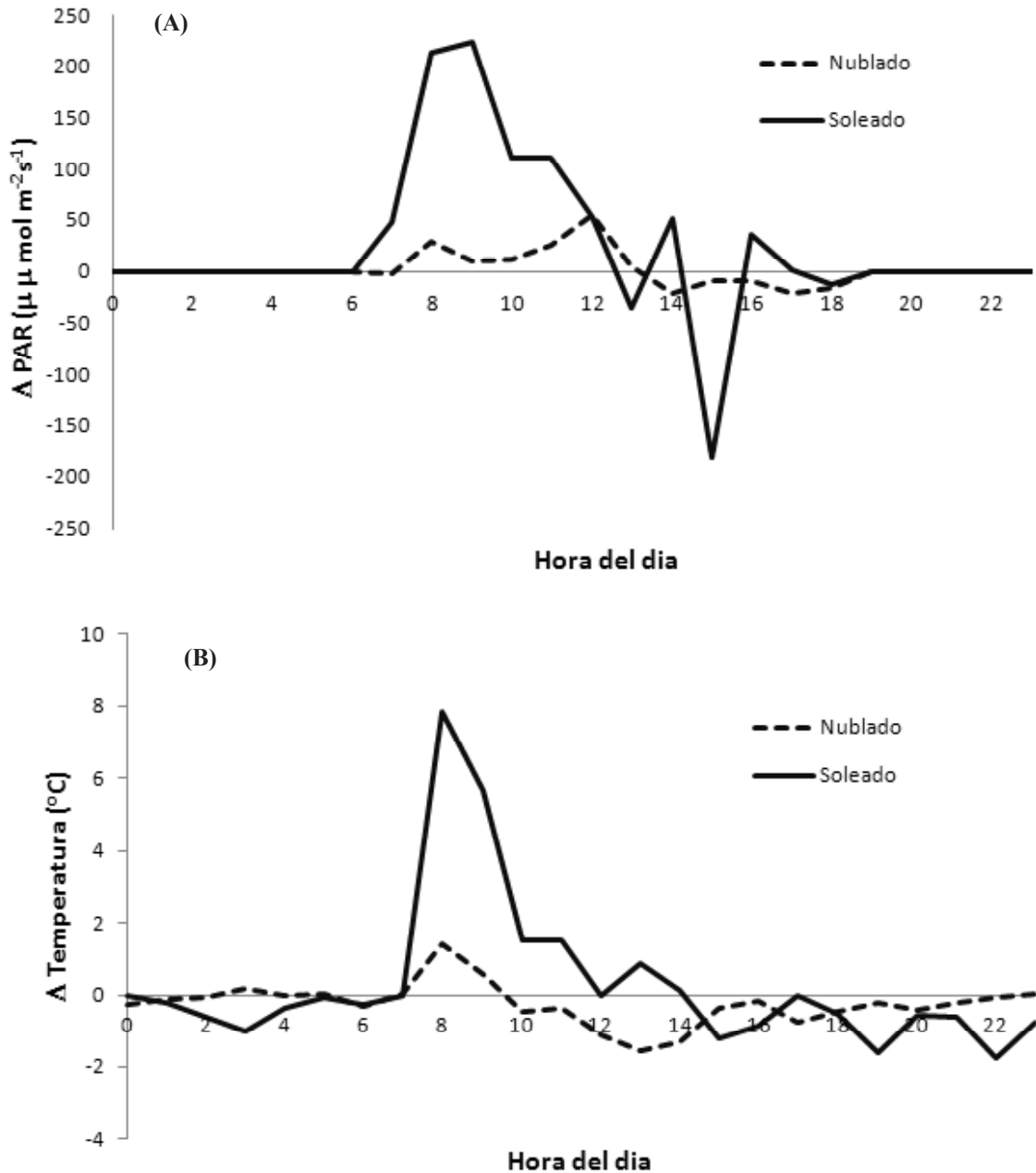


Figura 3. Curso diario de diferencias (ladera Este menos ladera Oeste) en radiación fotosintéticamente activa (PAR) (A) y de temperatura del suelo (B) durante un día nublado y un día despejado.

desplazamiento de las UM en ambas épocas en cada ladera; en el primer caso fue mediante una simple comprobación visual, y en el segundo mediante el cálculo de la distancia euclidiana entre la posición de cada UM en ambas épocas.

RESULTADOS

En la Figura 3 se muestran las diferencias en radiación y temperatura del aire entre exposiciones durante un día nublado y un día despejado escogidos de entre los seis días registrados. La mayor radiación y temperatura en la ladera Este se evidencian por los valores de Δ claramente superiores y positivos durante la mañana del día soleado. Por su parte, los Δ de ambas variables para el día nublado presentan oscilaciones mucho menores y alrededor de cero. Cabe destacar que los dos días seleccionados corresponden al patrón típico de nubosidad en el valle de Mucubají donde los llamados días soleados lo son hasta horas del mediodía.

En la ladera Oeste se encontraron 31 especies y 32 especies en la ladera Este (Tabla 1). La riqueza y la diversidad entre las diferentes orientaciones no mostraron diferencias estadísticamente significativas, ni en conjunto. El número promedio de especies por parcela por épocas y exposiciones osciló entre 25 y 32 especies, pero las diferencias

no fueron estadísticamente significativas. La similaridad en la composición florística entre épocas en la ladera Oeste (0,85) es mayor que en la Este (0,76).

Es notable el aumento de la cobertura en la época húmeda de algunas especies como *Agrostis trichodes* y *Lobelia tenera*, así como la disminución de la dominancia de *E. schultzei* con respecto a *H. laricifolium* en la época seca (Tabla 2). Por otra parte, algunas especies de baja cobertura como *Oxalis spiralis* y *Sisyrinchium tinctorium*, mostraron los mayores incrementos de cobertura en la época húmeda. También se evidencia en la misma tabla que en ambas laderas el número de especies que aumentó la cobertura en la época húmeda supera unas cinco veces el número de especies que aumentó su cobertura en la época seca. También cabe destacar que de las ocho especies arbustivas, tres están en ambas laderas y cinco sólo están presentes en la ladera Oeste.

Las Figuras 4 y 5 presentan resultados de los análisis de componentes principales (ACP), mostrando la segregación de las unidades muestrales según su orientación y destacándose su desplazamiento con relación a las épocas húmeda y seca. La Figura 4 muestra en ambos ordenamientos la separación entre las unidades muestrales de las laderas Este y Oeste, en época seca y húmeda, respectivamente, donde las parcelas orientadas hacia el Este

Tabla 1. Valores de riqueza de especies, índices de diversidad del conjunto y promedio de similitud; (d.e.) desviación estándar. Los valores del índice de Shannon del conjunto y por unidad muestral no son estadísticamente diferentes, a $t_{0,05}$. Igualmente el complemento del índice de Simpson no mostró diferencias estadísticamente significativas.

	Ladera Oeste		Ladera Este	
	Época seca	Época húmeda	Época seca	Época húmeda
Riqueza	25	31	27	32
No. especies/UM (d.e.)	11,07 (1,89)	15,07 (2,18)	12,93 (2,07)	15,57 (2,47)
Shannon ladera	2,26	2,48	2,33	2,55
Complemento Simpson	0,86	0,88	0,86	0,87
Shannon promedio (d.e.)	2,23 (0,11)	1,98 (0,14)	2,02 (0,22)	2,17 (0,21)
Complemento Simpson Promedio (d.e.)	0,83 (0,02)	0,86 (0,02)	0,82 (0,06)	0,83 (0,05)
Sørensen	0,85		0,76	

ORIENTACIÓN DE LA PEND. Y ESTRUCT. FLORÍSTICA EN ALTA MONTAÑA TROPICAL ANDINA

Especies	F.V	LO			LE			LO-LE Época hum.
		E. seca	E. húm.	E. h./ D	E. seca	E. húm.	E. h./ D	
<i>Acaena cylindristachya</i> Ruiz & Pav.	Hie	13,70	21,80	0,59	4,30	5,90	0,37	15,90
<i>Aciachne acicularis</i> Lægaard	Hie	4,30	4,90	0,14	3,60	3,20	-0,11	1,70
<i>Agrostis trichodes</i> (Kunth) Roem. & Schult.	Hie		1,60			1,90		-0,30
<i>Arcytophyllum</i> sp	Arb	0,10	0,10					0,10
<i>Arenaria muscifformis</i> Triana & Planch.	Hie	0,30	0,50	0,67	1,80	2,20	0,22	-1,70
<i>Baccharis tricuneata</i> (L. f.) Pers.	Arb	2,30	0,60	-0,74	0,13	0,14	0,08	0,46
<i>Bidens triplinervia</i> Kunth	Hie					0,90		-0,90
<i>Bromus carinatus</i> Hook. & Arn.	Hie				0,50	2,20	3,40	-2,20
<i>Calamagrostis pittieri</i> Hack.	Hie		0,14		7,40	2,20	-0,70	-2,06
<i>Carex amicta</i> Boott	Hie	6,30	8,60	0,37	11,20	12,40	0,11	-3,80
<i>Draba</i> sp	Arb	0,03	0,14	3,67				0,14
<i>Espeletia schultzii</i> Wedd.	Ros	34,20	48,20	0,41	42,30	45,20	0,07	3,00
<i>Gaultheria myrsinoides</i> Kunth	Arb	3,40	3,30	-0,03	2,30	2,80	0,22	0,50
<i>Geranium chamaense</i> Pittier	Hie				0,60	1,50	1,50	-1,50
<i>Geranium multiceps</i> Turcz.	Hie	7,00	9,40	0,34	6,80	7,60	0,12	1,80
<i>Gnaphalium caeruleocanum</i> Steyerm.	Hie	0,07	0,50	6,14	0,10	0,20	1,00	0,30
<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.	Arb	2,00	2,60	0,30				2,60
<i>Hieracium frigidum</i> Wedd.	Hie		0,20			0,07		0,13
<i>Hypericum laricifolium</i> Juss.	Arb	23,50	24,40	0,04	26,00	33,30	0,28	-8,90
<i>Hypochoeris setosa</i> (Wedd.) Rusby	Hie	0,20	1,60	7,00	0,50	0,90	0,80	0,70
<i>Lachemilla hirta</i> (L.M. Perry) Rothm.	Hie	3,30	2,40	-0,27	7,60	7,40	-0,03	-5,00
<i>Lachemilla polylepis</i> (Wedd.) Rothm.	Arb	0,80	0,10	-0,88				0,10
<i>Lachemilla verticillata</i> (Fielding & Gardner) Rothm.	Hie		0,13		1,40	1,53	0,09	-1,40
<i>Lobelia tenera</i> Kunth	Hie		1,00			0,07		0,93
<i>Nassella mexicana</i> (Hitchc.) R.W. Pohl	Hie	4,90	11,20	1,29	12,50	10,60	-0,15	0,60
<i>Nassella</i> sp	Hie	0,10						0,10
<i>Niphogeton dissecta</i> (Benth.) J.F. Macbr.	Hie				0,50	0,70	0,40	-0,70
<i>Ortachne erectifolia</i> (Swallen) Clayton	Hie	20,20	11,60	-0,43	19,40	17,40	-0,10	-5,80
<i>Oxalis spiralis</i> Ruiz & Pav. ex G. Don	Hie	0,03	0,60	19,00	0,03	0,30	9,00	0,30
<i>Poa petrosa</i> Swallen	Hie	1,30	2,90	1,23	0,80	1,30	0,63	1,60
<i>Potentilla heterosepala</i> Fritsch	Hie				0,14	0,60	3,29	-0,60
<i>Ruilopezia floccosa</i> (Standl.) Cuatrec.	Ros				0,60	0,80	0,33	-0,80
<i>Ruilopezia floccosa</i> (Standl.) Cuatrec.	Hie	2,10	2,00	-0,05	2,30	3,80	0,65	-1,80
<i>Senecio formosus</i> Kunth	Hie	0,03	0,20	5,67	0,30	0,34	0,13	-0,14
<i>Stachys venezuelana</i> Briq.	Hie		0,30					0,30
<i>Sisyrinchium tinctorium</i> Kunth	Hie	0,90	6,70	6,44	0,07	2,30	31,86	4,40
<i>Trisetum irazuense</i> (Kuntze) Hitchc.	Hie		4,30			1,20		3,10
<i>Valeriana parviflora</i> Miégev.	Arb		0,24					0,24

Tabla 2. Porcentaje de cobertura de las especies en ambas laderas (LO y LE) y por épocas (secay húmeda). F. V. = forma de vida (Arb = arbusto; Hie = hierba; Ros = roseta) E. h/D representa el cociente de la cobertura en época húmeda y la diferencia entre épocas (E. húm – E. seca). LO-LE E. húmeda representa la diferencia en cobertura entre las laderas en época húmeda.

predominan en el sector izquierdo del plano, mientras las parcelas de la ladera Oeste dominan en el sector derecho en ambos ordenamientos. Las parcelas de ambas laderas muestran cambios apreciables en su posición en el ordenamiento entre las dos épocas (Figuras 5A y 5B), en especial las parcelas de exposición Oeste, las cuales presentan una distancia euclidiana media entre ellas de 19,53. En cambio, aquellas de exposición Este presentan una distancia euclidiana media de 6,17 con una diferencia estadísticamente significativa ($p < 0,0001$). Cabe destacar que no se observó separación de las parcelas en los ordenamientos con relación a su posición en las laderas con respecto al fondo del valle, descartándose un posible impacto diferencial de la inversión nocturna de la temperatura, en la zona donde se realizaron los muestreos.

El contenido de agua en el suelo en la época de lluvias fue superior en la ladera de exposición Este (81,4 % contra 55,3%; Kruskal-Wallis=19,67 $p < 0,0001$), diferencia que se debe principalmente a la presencia de pequeños cursos de agua en dicha ladera.

DISCUSIÓN

Los resultados presentados en este estudio (Figura 3) confirman los obtenidos por Azócar y Monasterio (1979), acerca del efecto diferencial que la mayor frecuencia de nubosidad durante las tardes ejerce sobre la radiación directa y la temperatura y, en consecuencia, sobre la vegetación de las laderas con exposición Este y Oeste en el valle de Mucubají (Azócar y Monasterio, 1980b). Nuestro estudio muestra que no hay diferencia en la riqueza de especies entre exposiciones. Smith (1977) en Papua Nueva Guinea obtiene el mismo resultado a la misma altitud (3500 m.s.n.m.), mientras que a 3720 m s.n.m. las laderas con exposición Este son más ricas en especies. Sin embargo, nuestro estudio muestra diferencias en la importancia relativa de las especies y, en menor grado, en su composición. De hecho, hay siete especies que no están presentes en la ladera Este y cinco ausentes en la ladera Oeste, haciendo una diferencia en composición de 12 especies, es decir, el 31% del total de las especies. Por otra parte, hay una mayor riqueza de especies arbustivas en la ladera de exposición Oeste, evidenciada por la presencia en dicha ladera de las ocho especies arbustivas registradas, mientras sólo tres de ellas

se registraron en la ladera Este. Además, dos de estas tres especies presentaron una menor cobertura en la ladera Este. Estas diferencias son la principal causa de la separación de los censos en los ordenamientos de acuerdo a la orientación de la ladera (Figura 4A y 4B). Estudios previos indican resultados similares a los reportados en este estudio, tal es el caso de Lázaro (2005) quien encontró en el páramo de Mucubají que cuatro especies son sensibles a la exposición, por lo que son más o menos frecuentes de lo esperado, bajo la hipótesis de repartición aleatoria, en las exposiciones Este u Oeste. Por otra parte, Fariñas *et al.* (2008) mostraron que *Hypericum laricifolium* es más frecuente en la exposición Este y menos frecuente en la exposición Oeste. Las diferencias en cobertura y composición pudieran ser el resultado de la diferencia de temperatura media entre laderas, cercana a 3 °C (Azócar 1974, Azócar y Monasterio 1980b), diferencia que, teóricamente, pudiera corresponder a una diferencia altitudinal de unos 500 m, si aceptamos que el gradiente altotérmico en los Andes es de 0,6 °C por 100 m (Silva, 2002). En tres valles en la alta montaña tropical de Papua Nueva Guinea Smith (1977) encontró que especies en su límite altitudinal superior de distribución predominan en la ladera Este, mientras especies que alcanzan altitudes mayores son más frecuentes en las laderas con exposición Oeste y sugirió que ello es consecuencia de la menor radiación y, por ende, menor temperatura en estas últimas, resultado de la frecuente nubosidad vespertina. Las diversas evidencias mencionadas sugieren que este fenómeno podría ser un patrón característico de las altas montañas en el trópico.

Es de esperar que la ladera Este tenga un mayor déficit hídrico durante la época seca, como resultado de la mayor evapotranspiración, consecuencia de mayores temperaturas y radiación, presumiendo la similitud edáfica por su idéntico origen geológico y geomorfológico. Sin embargo, el desplazamiento de las unidades de muestreo de ambas exposiciones en el plano de ordenamiento (Figura 5A y 5B.), fue mayor en las unidades ubicadas al Oeste (distancia euclidiana=19,53 al Oeste contra 6,17 en la exposición Este). Esto indica, contrario a lo esperado, que los cambios estacionales de precipitación tuvieron un mayor efecto en la morrena Oeste. Cabe recordar que la ladera Este presentó mayor contenido relativo de humedad

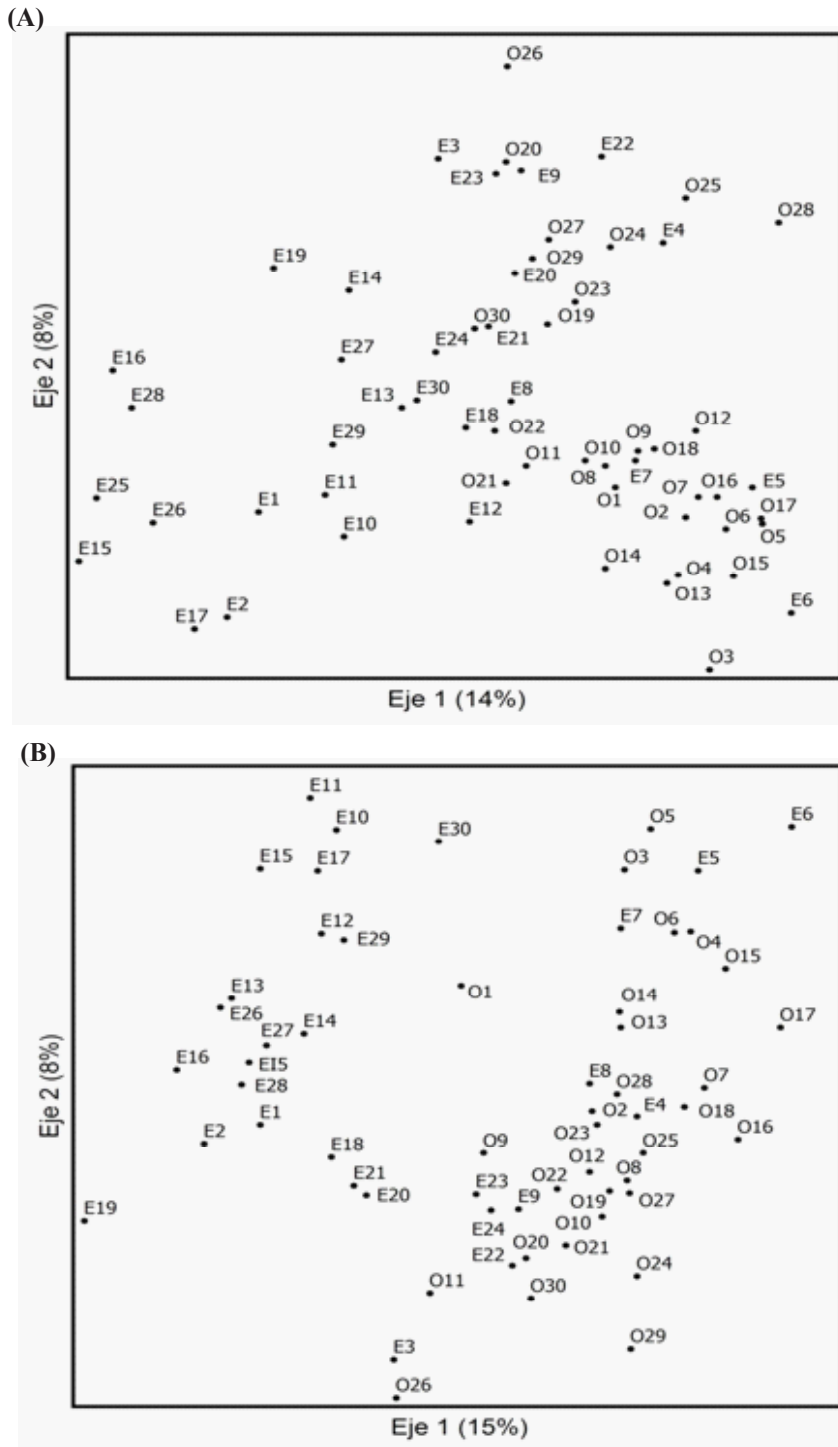


Figura 4. (A) Ordenamiento de ACP de las parcelas en época seca. (B) Ordenamiento de ACP de las parcelas en época húmeda. Códigos se refieren a parcelas donde O y E corresponden a sus orientaciones. Porcentajes indican % de varianza explicada por los respectivos ejes. Todos los ejes son significativos ($p < 0,05$), excepto eje 2 del gráfico (A) (época seca) de acuerdo con prueba de aleatorización.

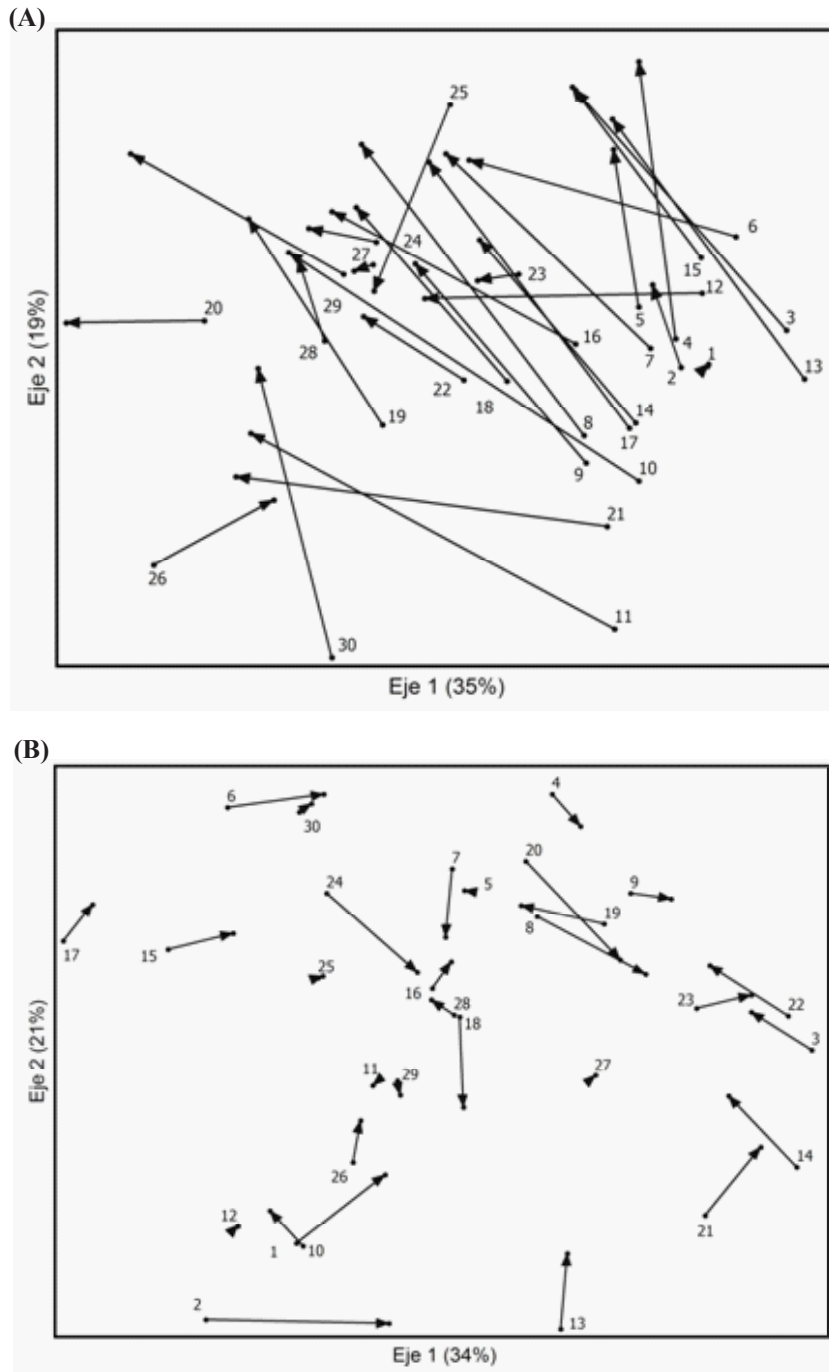


Figura 5. (A) Ordenamiento de ACP mostrando los cambios de posición estacionales de las parcelas en la ladera Oeste. (B) Ordenamiento de ACP indicando los cambios de posición estacionales de las parcelas en la ladera Este. Las etiquetas corresponden al número de la parcela y las flechas indican como origen la época seca y el destino la época húmeda. Todos los ejes son significativos ($p < 0,05$), excepto eje 2 del gráfico (B) (Este), de acuerdo con prueba de aleatorización.

en el suelo producto de aportes freáticos no observados en la ladera Oeste.

El efecto de la orientación de la ladera sobre la importancia relativa de los arbustos con respecto a las otras formas de vida observado en este estudio también fue reportado por Arzac (2008) para una localidad cercana en los Andes Venezolanos. Dicho autor comparó la vegetación en laderas con orientación Noroeste y Oeste y encontró mayor abundancia de leñosas en la primera. Así mismo, Arzac *et al.* (2011) reportan una segregación de los arbustos de hoja más pequeña hacia las laderas Oeste. En la alta montaña tropical en Ecuador, Bader y Ruijten (2008) encuentran que la línea superior del bosque se sitúa a mayor altitud en las laderas con exposición Oeste, comparada con las laderas de exposición Este. En este caso la mayor cantidad de radiación recibida por la ladera de orientación Este limitaría el establecimiento de especies leñosas del bosque preparamero, las cuales son más sensibles a la alta radiación, como se ha demostrado para Ecuador y Venezuela (Bader *et al.* 2007; Puentes 2010). También en los Andes Venezolanos se sugiere que los bordes de bosque más sombreados, producto de la exposición, favorecen el avance de las especies leñosas en el límite superior del bosque (Rodríguez *et al.* 2011). Queda abierta la interrogante si en el páramo las especies arbustivas sólo presentes en la ladera Oeste también están limitadas en su establecimiento por la radiación. Otros factores como temperaturas óptimas de fotosíntesis y requerimientos de temperatura y radiación para la reproducción merecen ser considerados en futuros estudios sobre este tema que adquiere especial relevancia pues las especies leñosas del páramo enfrentan barreras para la colonización en zonas perturbadas, requiriendo asistencia para garantizar su conservación (Llambí *et al.* En prensa).

La fenología de las especies afecta de manera sensible la estructura florística de la comunidad del páramo andino. Por un lado, el aumento en la detección de 6 y 5 especies en las laderas O y E, respectivamente y, por otra parte, los cambios importantes en la cobertura de algunas especies (Tabla 2), contribuyeron al cambio estacional de la estructura de la comunidad reflejado en los respectivos ordenamientos para cada ladera (Figura 5, A y B). Aunque las diferencias en la estructura florística entre laderas y épocas del año en el páramo de Mucubají son evidentes, también es necesario destacar que las especies dominantes

no cambian, prevaleciendo *E. schultzei*, *H. laricifolium*, *A. cylindrostachia* y *O. erectifolia*. De las anteriores, las tres primeras aumentan su cobertura en la época húmeda mientras la última disminuye su cobertura en dicha época. Sus coberturas son similares entre laderas, con la excepción de *A. cylindrostachia*, que tiene mayor cobertura en la ladera Oeste. Sin embargo, a pesar de la relativa estabilidad de la comunidad en cuanto a las especies dominantes y, a pesar de que la mayoría de las especies del páramo son perennes, los cambios de cobertura de las especies a lo largo del año limitan la comparabilidad de muestreos realizados en diferentes épocas del año.

Nuestros resultados también ofrecen información importante para la definición de criterios para la conservación de la biodiversidad del páramo, pues se ha puesto en evidencia el papel de la topografía en la heterogeneidad espacial de las comunidades vegetales y la sensibilidad de las especies menos abundantes a cambios ambientales estacionales y locales.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al CDCHTA-ULA por financiar esta tesis de pregrado del Departamento de Biología, bajo el proyecto C-1513-07-01-F, y a Gabriel Sánchez por su apoyo incondicional en el campo.

LITERATURA CITADA

- ARZAC, A. 2008. Distribución espacial de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico en los Andes Tropicales. Tesis de Licenciatura Departamento de Biología, Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela.
- ARZAC, A., E. CHACÓN-MORENO, L. D. LLAMBÍ y R. DULHOSTE, 2011. Distribución de Formas de Vida de Plantas en el Límite Superior del Ecotono Bosque Paramo en Los Andes Tropicales. *Ecotropicos* 24(1): 26-46.
- AZÓCAR, A. 1974. Análisis de las características de diferentes hábitats en las formaciones de páramo. Trabajo de ascenso. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- AZÓCAR, A. y M. MONASTERIO 1979. Variabilidad ambiental en el páramo de Mucubají. pp. 149-156. En M.L. Salgado-Labouriau (Ed.) *El Medio Ambiente Páramo*. Ediciones CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas. Venezuela.

- AZÓCAR, A. y M. MONASTERIO 1980a. Características ecológicas del clima en el páramo de Mucubají. pp. 207-223 En M. Monasterio (Ed). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.
- AZÓCAR, A. y M. MONASTERIO 1980b. Estudio de la variabilidad meso y micro climática en el páramo de Mucubají. pp. 225-262. En: Monasterio, M. (Ed.). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- AZÓCAR, A. y M. FARIÑAS 2003. Páramos. pp. 716-733. En: Aguilera, M., Azócar, A., González-Jiménez, E. (Eds.). Biodiversidad en Venezuela. Tomo II. FONACIT- Fundación Polar, Caracas, Venezuela.
- AZOCAR, A. y F. RADA 2006. Ecofisiología de Plantas de Páramo. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes.
- BADER, M., I. VAN GELOOF y M. RIETKERK 2007. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology* 191(1): 33-45.
- BADER, M. Y., y J. J. A. RUIJTEN 2008. A topography-based model of forest cover at the alpine tree line in the tropical Andes. *Journal of Biogeography* 35(4): 711-723.
- FARIÑAS, M. 1975. Análisis de la vegetación del páramo, ordenamiento y correlación con factores edáficos-climáticos. Trabajo de Ascenso. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- FARIÑAS, M. y M. MONASTERIO 1980. La vegetación del páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. En: Monasterio, M. (Ed.) Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de los Andes, Mérida.
- FARIÑAS, M. R. y M. MONASTERIO 1989. Comportamiento ecológico de *Espeletia schultzii* Wedd (Asteraceae) en el valle fluvio-glacial del páramo de Mucubají, Mérida, Venezuela. *Actualidades Biológicas* 20(68): 5-11.
- FARIÑAS, M. R., N. LÁZARO, y M. MONASTERIO 2008. Ecología comparada de *Hypericum laricifolium* Juss. y de *H. juniperinum* Kunth en el valle fluvio-glacial del páramo de Mucubají, Mérida, Venezuela. *Ecotropicos* 21(2): 75-88.
- GREIG-SMITH, P. 1964. *Quantitative Plant Ecology*. 2da edition. Butterworths, Londres.
- GREIG-SMITH, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. 3ra edition. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- HOFSTEDE, R., P. SEGARA, y P. MENA 2003. Los Páramos del Mundo. Global Peatland Initiative. Ecuador.
- HUTCHENSON, C. 1970. A test for comparing diversities base on the Shannon formula. *J. Theor. Biol.* 29: 151-154
- LÁZARO, N. 2005. Análisis del comportamiento de la vegetación autóctona del valle fluvio-glacial de Mucubají, en el estado Mérida. Trabajo especial de grado. Universidad de Jacambu. Barquisimeto. Lara.
- LLAMBÍ, L. D., M. FARIÑAS, J. K. SMITH, S. M. CASTAÑEDA y B. BRICEÑO. En prensa. Diversidad de la vegetación en dos páramos de Venezuela: un enfoque multiescalar con fines de conservación. En: Cuesta, F., Sevink, J., Llambí, L.D., Maldonado, G. y De Bievre, B (Eds.). *Investigación para la Conservación en los Páramos Andinos*. Proyecto Páramo Andino (PNUMAGEF-CONDESAN), Quito, Ecuador.
- LUTEYN, J. 1992. Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature. *Memoirs of the New York Botanical Garden*; v. 84. New York.
- MAGURRAN, A. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- MCCUNE, B. y M. J. MEFFORD. 1999. *PC-ORD for Windows*. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon.
- MORENO, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *Manuales y Tesis de La Sociedad Entomológica Aragonesa*. CYTED-UNESCO-ORCYT (Eds.). Vol. 1. España.
- MONASTERIO, M. 1980. El páramo de Mucubají dentro del cuadro general de los páramos venezolanos. En M. Monasterio (Ed.). *Estudios Ecológicos en los Páramos andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- PIELOU, E. 1975. *Ecological Diversity*. Jhon Wiley & Sons. Inc.
- PIRELA, M. 2006. Análisis Funcional de la Comunidad de Plantas en tres unidades geomorfológicas del Páramo de Mucubají. Trabajo especial de grado. Universidad de los Andes. Mérida.

- PUENTES, J. 2010. Patrones y mecanismos de establecimiento de especies leñosas en la transición entre el bosque paramero y el páramo en los Andes Tropicales. Tesis de Maestría, Mérida, Venezuela: Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- RODRÍGUEZ, E., T. SCHWARZKOPF, L. E. GÁMEZ, W. DUGARTE y R. DULHOSTE 2011. Canopy Structure and Woody Species Distribution at the Upper Treeline in the Venezuelan Andes. *Ecotropicos* 24(1):47-59.
- RINCÓN, J. F. MATOS, E. SULBARÁN, G. ZAMBRANO 2007. Parques Nacionales del Estado Mérida. Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT). Caracas, Venezuela.
- SARMIENTO, G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. pp. 11-45. En Vuilleumier, F., Monasterio, M. (Eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*, Oxford University Press, Oxford.
- SCHUBERT, C. 1970. Glaciation of the Sierra de Santo Domingo, Venezuelan Andes. *Quaternaria* (13): 225-246.
- SCHUBERT, C. 1980. Aspectos geológicos de los Andes venezolanos: historia, breve síntesis El cuaternario y bibliografía. En M. Monasterio (Ed.). *Estudios Ecológicos en los Páramos andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- SILVA, G. 2002. Clasificaciones de pisos térmicos en Venezuela. *Revista Geográfica Venezolana* 43(2): 311-328.
- SKLENAR, P., J. LUTEYN, C. ULLOA, P. JORGENSEN y M. DILLON 2005. Flora Genérica de los Páramos. Guía ilustrada de las plantas vasculares. The New Botanical Garden. New York.
- SMITH, J. M. B. 1977. Vegetation and microclimate of East- and West- facing slope in the grassland of Mt. Wilhelm, Papua New Guinea. *J. Ecol.* 65: 39-53.
- SQUEO, F.A., F. RADA, A. AZÓCAR y G. GOLDSTEIN 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: is it equally represented in different life forms? *Oecologia* 86: 378-382.
- TORRES, J. E. 2008. Cambios en la estructura florística de las morrenas laterales del Valle de Mucubají. Tesis de la Licenciatura en Biología. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- VILLAREAL, H., M. ÁLVAREZ, S. CÓRDOBA, F. ESCOBAR, G. FAGUA, F. GAST, H. MENDOZA, M. OSPINA y A. M. UMAÑA 2006. Manual de Métodos para el Desarrollo de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Programa Inventarios de Biodiversidad. Grupo de Exploración y Monitoreo Ambiental. Bogotá, Colombia.
- VIVAS, Y. 1999. Flórua vascular del valle morrénico de Mucubají. Trabajo especial de grado. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- WALTER, H. y E. MEDINA. 1971. Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Boletín Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*. 29(119-120): 211- 240.
- ZAR, J. 1984. *Biostatistical analysis*. Englewood Cliffs, New Jersey.

Recibido 10 de mayo de 2013; revisado 20 de septiembre de 2013; aceptado 24 de noviembre 2013