

**ECOLOGÍA COMPARADA DE *HYPERICUM LARICIFOLIUM* JUSS. Y DE
H. JUNIPERINUM KUNTH EN EL VALLE FLUVIOGLACIAL DEL
PÁRAMO DE MUCUBAJÍ. MÉRIDA, VENEZUELA**

COMPARED ECOLOGY OF *HYPERICUM LARICIFOLIUM* JUSS. AND
H. JUNIPERINUM KUNTH IN THE FLUVIOGLACIAL VALLEY OF
PÁRAMO MUCUBAJÍ. MERIDA, VENEZUELA

Fariñas, M.R.¹, Lázaro, N.² y Monasterio, M.¹

¹Postgrado en Ecología Tropical, ICAE, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes,
Mérida 5101, Venezuela. Fax 58-274-2401255, E-mail: mfarinas@ula.ve

²Universidad Yacambú, Dirección actual Parque Zoológico y Botánico Bararida,
Barquisimeto, Edo. Lara, Venezuela.

RESUMEN

Hypericum laricifolium e *Hypericum juniperinum* son dos arbustos esclerófilos muy abundantes en hábitats parameros. Ambas especies suelen observarse coexistiendo, pero *H. juniperinum* parece ocupar microhábitats más húmedos que *H. laricifolium*. En el presente trabajo caracterizamos el microhábitat y las asociaciones interespecíficas de ambas especies, en el valle fluvio-glacial de Mucubají, investigando sus relaciones con factores ambientales, mediante Perfiles Ecológicos, así como su asociación con otras especies, mediante Tablas de Contingencia de 2x2. Los Perfiles Ecológicos de *H. laricifolium* y *H. juniperinum* muestran que ambas especies ocupan preferencialmente hábitats contrastantes. *H. laricifolium* es más frecuente de lo esperado en las laderas de las morrenas, donde hay suelos poco profundos, texturas gruesas, y buen drenaje, mientras que *H. juniperinum* es más frecuente de lo esperado en el fondo del valle, con materiales finos, pendiente menor y suelos más profundos y húmedos. *H. laricifolium* se puede designar como una especie indicadora de condiciones de buen drenaje, principalmente de morrena, mientras que *H. juniperinum* se puede calificar como una especie indicadora de condiciones mediocres de drenaje. Ambas especies presentan una asociación estadística negativa altamente significativa. Concluimos que aunque, en el páramo de Mucubají, *H. laricifolium* e *H. juniperinum* parecieran estar juntos, en realidad, están segregados espacialmente.

Palabras clave: especie indicadora, Hypericum, páramo, perfiles ecológicos

ABSTRACT

Hypericum laricifolium and *Hypericum juniperinum* are two very abundant sclerophile shrubs in páramo habitats. Both species usually are observed coexisting, but *H. juniperinum* seems to occupy more humid microhabitats than *H. laricifolium*. The objective of our work were to characterize the microhabitat and the interspecific association of both species, in the fluvio-glacial valley of Mucubají. The relations species-environmental factors was analyzed by means of Ecological Profiles, and the association with other species, by means of contingency tables of 2x2. The Ecological Profiles of *H. laricifolium* and *H. juniperinum* show that both species are more frequent than expected in opposite habitats. *H. laricifolium* is more frequent in slopes of moraines, where soils are sandy, shallow and with good drainage, whereas *H. juniperinum* is more frequent, than expected, in the valley bottom, with thin soil materials, lower slope and more humid conditions. *H. laricifolium* can be designated as an indicator species of good drainage conditions, mainly from moraines, whereas *H. juniperinum* can be described as an indicator specie of low drainage conditions. A negative statistical association, highly significant, is shown by both *Hypericum* species. We concluded that although, in páramo Mucubají, *H. laricifolium* and *H. juniperinum* seemed to be growing together, in fact, they are spatially segregated.

Key words: ecological profiles, Hypericum, indicator species, páramo

INTRODUCCIÓN

El páramo andino, en general, presenta dos rasgos ambientales que en conjunto son característicos: isoterminia anual y microtermia. La primera típicamente tropical, y la segunda conferida por la altitud (Fariñas y Monasterio 1998). En efecto, en los trópicos las regiones altas son las únicas en las que predominan las bajas temperaturas (Sarmiento 1986), en especial a mayores altitudes, donde las oscilaciones térmicas diarias se hacen más importantes y ocurren heladas nocturnas frecuentemente, característica que Hedberg (1964) resaltó como un clima donde “es verano cada día e invierno cada noche”, y que Monasterio (1980) calificó como una ecología totalmente original: “el trópico húmedo frío”. Bajo este clima de “invierno cotidiano” (Fariñas 1987) la actividad fisiológica se iniciaría cada día en los lugares que reciben los primeros rayos solares, dándole una particular importancia a la exposición.

El ambiente único del páramo ejerce una fuerte presión selectiva sobre las plantas, a tal punto que predominan unas cinco formas de vida, a saber: rosetas caulescentes, rosetas acaules, arbustos, hierbas y graminoides. De éstas, las rosetas caulescentes, de la subtribu Espeletiinae poseen un conjunto de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que las hace particularmente exitosas en el ambiente extremo de Alta Montaña Tropical (Monasterio y L. Sarmiento 1991), un buen ejemplo de éstas es *Espeletia schultzei* Wedd, especie considerada por Fariñas y Monasterio (1998) la “más exitosa de los páramos merideños”.

Hypericum laricifolium Juss. y *H. juniperinum* Kunth son dos arbustos esclerófilos de amplia distribución en los páramos de la cordillera de Mérida, así como en Colombia y Ecuador (Luteyn 1999), y aunque ambas especies carecen del arsenal de adaptaciones de las rosetas, son también muy exitosas en los páramos. *H. laricifolium*, en la mayoría de los casos integra el rosetal arbustal y el arbustal rosetal, formaciones vegetales muy extendidas en el páramo andino (Fariñas y Monasterio 1980; Monasterio 1980; Monasterio y Molinillo 2003) mientras que *H. juniperinum* aparece asociado a pastizales. Pirela (2006) en un estudio comparativo, en el páramo de Mucubají, encuentra que los individuos de *H. laricifolium* son más altos que los de *H. juniperinum* (80 cm vs 50 cm), que el área foliar específica, AFE, de

H. laricifolium es mayor que la de *H. juniperinum* (0,36 m²/g vs 0,23 m²/g) y que la Eficiencia de Uso Intrínseco de Agua, EUIA, en *H. laricifolium* es mayor que en *H. juniperinum* (1,38 mmol/m²s vs 0,71 mmol/m²s). *H. laricifolium* es una especie evasora del congelamiento (Squeo *et al.* 1991, Azócar 2006, Pirela 2006), con una alta EUIA, al igual que *E. schultzei* (Llambí *et al.* 2003, Pirela 2006).

Ambas especies suelen observarse coexistiendo, pero cuando se detalla su distribución espacial, *H. juniperinum* parece distribuirse hacia lugares más húmedos que *H. laricifolium*, lo que aparentemente constituiría una segregación espacial. En el presente trabajo nos proponemos caracterizar el microhábitat de *H. laricifolium* y *H. juniperinum*, investigando sus relaciones con algunos factores ambientales, así como sus asociaciones con otras especies, con miras a caracterizar, de manera comparativa, su comportamiento ecológico en el valle fluvio-glacial de Mucubají, y constatar si efectivamente presentan segregación espacial. Si las dos especies presentaran segregación espacial, lo cual correspondería a una segregación de sus microhábitats, entonces deberían presentar una asociación negativa estadísticamente significativa entre sí, asociación que además, se reflejaría en sus respuestas a los factores ambientales estudiados.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El páramo de Mucubají se encuentra situado en la Sierra de Santo Domingo, cordillera de Mérida, Venezuela, en la parte más alta de la carretera que conduce de la ciudad de Barinas a la ciudad de Mérida, a partir de 3.500 m s.n.m., (8° 47' N y 70° 48' W). El valle fluvio-glacial de Mucubají es un típico valle en forma de U, enclavado en un complejo morrénico constituido por dos morrenas laterales, una morrena terminal y cuatro pequeñas morrenas de retroceso, que cortan el valle transversalmente, depositadas durante la última glaciación andina denominada “glaciación Mérida” (Figura 1), (Schubert 1979, 1980; Schubert y Vivas 1993).

El clima de Mucubají se caracteriza por una temperatura media de 5,4°C, y una precipitación media anual de 968,8 mm respectivamente, con una estación seca de tres meses (diciembre a marzo), durante la cual las heladas nocturnas se



Figura 1. Valle fluvio glacial de Mucubají visto desde el norte (sierra de La Culata). En el fondo del valle se observan, de manera perpendicular, tres de las morrenas de retroceso, y adelante la morrena terminal. En la parte trasera, al sur, se observa el pico Mucuñuque.

hacen frecuentes (Azócar y Monasterio 1980a). Las mayores oscilaciones térmicas ocurren en el fondo del valle, cerca del suelo, siendo la exposición al sol y la insolación determinantes para los valores que alcanza la temperatura (Azócar y Monasterio 1980b); refieren estas autoras, que en un año de observación registraron 230 heladas, al ras del suelo, en el fondo del valle y en la morrena derecha. El valle está orientado prácticamente, en dirección sur-norte, por lo que la ladera interna de la morrena izquierda presenta una exposición muy cercana al este, con temperatura media de 6,1°C, mientras que la ladera interna de la morrena derecha presenta una exposición muy cercana al oeste, y su temperatura media es de 3,2°C (Azócar y Monasterio 1980b).

Los suelos del valle fluvio glacial de Mucubají son jóvenes, de menos de 50 cm de profundidad en las morrenas y de hasta más de 150 cm en el fondo del valle, entre extremada y fuertemente ácidos (pH: 4,0-5,6), de texturas medias a gruesas, con valores elevados a muy elevados de materia orgánica

(MO%: 6-59) y de nitrógeno total (N: 0,24-1,83), valores de bajos a altos de saturación de bases (%SB: 1-52) y capacidad de intercambio catiónico (CIC: 10-70), valores de muy bajos a medios de fósforo soluble (P: 1,2-26,0), relación Carbono-Nitrógeno (C/N: 6-28) (Fariñas y Monasterio 1980, 1998; Malagón 1982; Sosa 1999).

La vegetación del valle está constituida principalmente por un rosetal arbustal con rosetas de *Espeletia schultzei*, arbustos de *Hypericum*, y gramíneas como *Calamagrostis effusa* y *Ortachne erectifolia* sobre las laderas de las morrenas y sobre otros depósitos de material morrénico. En la base de las morrenas aflora su nivel freático, y desde lo alto descienden pequeños cursos de agua intermitentes, dándole al fondo del valle una característica de mosaico de comunidades herbáceas asentadas sobre sitios húmedos, en mayor o menor grado, que alternan con depósitos de material morrénico bien drenado. En la época seca las corrientes intermitentes desaparecen y solamente persisten lugares permanentemente húmedos en el fondo del

Tabla 1. Perfiles ecológicos de *Hypericum juniperinum* con respecto a la pendiente dividida en tres estados, en 50 censos florísticos.

	Pendiente en porcentaje			
	0%-5% (baja)	5%-30% (media)	>30% (alta)	
Perfil de presencias	11	4	2	17
Perfil de ausencias	6	13	14	33
Perfil de U. muestrales	17	17	16	50
Perf. Frec. Rel. Observadas	0,65	0,24	0,13	0,34 (1)
Perf. Frec. Corregidas	1,91	0,71	0,38	(2)
Información Recíproca	6,65	0,88	3,89	11,42 (3)
Ji Cuadrado	3,84	3,84	3,84	5,99 (4)
Respuesta de la especie	+	0	-	(5)

1. Frecuencia Relativa Esperada **FRE=17/50=0,34**

2. Frecuencia Corregida FC=FRO/FRE ej. 0,65/0,34=1,91

3. Contenido de Información de los estados y de la tabla

4. Valor de χ^2 con el cual se compara el contenido de Información

5. Respuesta de la especie

+ especie más frecuente de lo esperado

0 especie indiferente al factor

- especie menos frecuente de lo esperado

H. juniperinum es más frecuente de lo esperado en el fondo del valle (pendientes <5%), y menos frecuente de lo esperado sobre las partes más inclinadas de las laderas de las morrenas (pendiente >30%). En cambio es indiferente a lugares de pendientes entre 5% y 30%.

valle, donde llegan incluso a haber turberas (Fariñas y Monasterio 1980, Vivas 1999, Pirela 2006).

La toma de datos

Realizamos 50 censos florísticos en unidades muestrales, UM, rectangulares de 10 m² (2m x 5m), dispuestas en forma perpendicular a la pendiente, en las laderas internas de las morrenas y en el fondo del valle, lo que nos proporcionó información sobre laderas de exposición contrastante. Cada UM fue localizada mediante coordenadas generadas aleatoriamente en una calculadora de bolsillo. En cada UM anotamos características ambientales como la altura relativa sobre el fondo del valle, pendiente y exposición, y tomamos una muestra de suelo de los primeros 10 cm de profundidad para realizar análisis rutinarios en el Laboratorio de Suelos del Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales de la Universidad de Los Andes. Asimismo, registramos la profundidad

del perfil y el porcentaje de material mayor de 2 mm de diámetro en superficie y a 40 cm de profundidad, que llamaremos grava. Los factores ambientales, principalmente edáficos, estudiados fueron: profundidad del perfil en cm, altura relativa al río en porcentaje, exposición, pendiente en porcentaje, porcentaje de arena, porcentaje de grava superficial y en profundidad (40 cm), punto de marchitez permanente, pH en agua, conductividad eléctrica: mmhos/cm, porcentaje de materia orgánica, porcentaje de nitrógeno, relación carbono/nitrógeno, fósforo soluble: ppm, magnesio: meq/100g, calcio: meq/100g, sodio: meq/100g, potasio: meq/100g, capacidad de intercambio catiónico: meq/100g, y porcentaje de saturación de bases. La nomenclatura botánica sigue a Vareschi (1970) y a Luteyn (1999).

Tratamiento de los datos

La asociación estadística de 39 especies vegetales con los 20 factores ambientales la estimamos

Tabla 2. Respuesta de las dos especies de *Hypericum* a las variables físicas del ambiente y al componente físico del suelo.

		<i>H. laricifolium</i>	<i>H. juniperinum</i>
Profundidad cm	<40	+	-
	40-50	0	0
	>50	-	+
Altura relativa %	0-1	-	+
	1-40	+	0
	40-100	+	-
Exposición	este	+	0
	oeste	0	0
	plano	-	0
Pendiente %	<5	-	+
	5-30	+	0
	>30	+	-
Arena %	<50	-	0
	50-60	+	-
	>60	0	0
Grava superficial %	<0,1	0	+
	0,1-10	0	0
	>10	+	0
Grava en profundidad %	<1	-	+
	1-50	0	0
	>50	+	-
PMP %	<20	0	0
	20-30	+	-
	>30	-	+

mediante el método de los Perfiles Ecológicos (Gounot 1969; Guillerm 1971; Dagét y Godron 1982; Fariñas 1985, 1987, 1996), método que ha sido usado exitosamente en los páramos por Fariñas (1985, 1987), Fariñas y Monasterio (1998), Santana (1995) y por Lázaro (2005). Este método, simple pero poderoso, consiste en tomar cada variable ambiental por separado y dividirla en clases, denominadas estados, para luego repartir el conjunto de UM en las clases, según el estado que en ellas tome el factor (alto, medio, bajo, por ejemplo). Una vez distribuidas las UM en grupos, según su estado (Perfil de UM), se calcula para cada una de las especies la Frecuencia Relativa Observada (FRO) en cada estado del factor ($FRO = \text{Número de presencias en el estado} / \text{Número de UM en el estado}$), y se compara

con la Frecuencia Relativa Esperada (FRE) bajo la hipótesis nula de independencia especie-factor ($FRE = \text{Número total de presencias} / \text{Número total de UM levantadas}$).

Estadísticamente el método consiste en comparar la homogeneidad de varias proporciones (frecuencias relativas observadas) mediante una tabla de contingencia de dos filas por el número de estados en que se descomponga el factor (Orloci 1978; Ezcurra y Montaña 1984; Fariñas 1985, 1987, 1996), realizando la prueba de G o del Logaritmo de la Máxima Verosimilitud (Sokal y Rohlf 1998) En el método original se calcula la "Información Mutua Especie-Factor" (Gounot 1969; Guillerm 1971; Dagét y Godron 1982), pero el valor obtenido carece de significación estadística, por lo que Ezcurra y Montaña (1984) y

Fariñas (1985), independientemente, modificaron el método para calcular lo que Fariñas (1985) denominó “Información Recíproca Especie-Factor”, que es igual al doble de la información contenida en una tabla de contingencia, contenido de información que se distribuye como un χ^2 .

El método de los Perfiles Ecológicos se basa en que si una especie no es afectada por un factor ambiental, su Frecuencia Relativa Observada (FRO) será la misma en todos los estados del factor, y aproximadamente igual a la Frecuencia Relativa Esperada (FRE), la especie se considera indiferente, por lo que la tabla de contingencia será homogénea, y la Frecuencia Corregida (FC), que resulta de dividir la FRO, en cada estado, entre la FRE, tendrá un valor cercano a 1, valor esperado bajo la hipótesis nula de independencia especie-factor, $[FC=(FRO/FRE)\approx 1]$. Si por el contrario, una especie presenta asociación estadística con el factor, será más o menos frecuente de lo esperado en ese estado, y las frecuencias relativas comparadas no serán iguales, la tabla de contingencia será heterogénea, su Frecuencia Relativa Observada en ese estado será estadísticamente diferente a la Frecuencia Relativa Esperada, y su Frecuencia Corregida será diferente de 1; consideramos entonces que la especie es sensible al factor y responde a éste. El contenido de Información de la tabla de contingencia (especie-factor, $2I=G$), se puede descomponer en los contenidos de Información Especie-Estados del Factor, en una prueba a posteriori, contenidos que se comparan con el valor de χ^2 con un grado de libertad (Orloci 1979); de esa manera se puede conocer a cuál o a cuáles estados del factor es sensible una especie. Cuando la Información Recíproca Especie-Estado del Factor es estadísticamente significativa ($G_i \geq \chi^2_{0,05;1gl}$), y el valor observado de la Frecuencia Corregida es inferior a 1, se dice que la especie es menos frecuente de lo esperado en ese estado del factor. Cuando la Información Recíproca especie-estado del factor es estadísticamente significativa ($G_i \geq \chi^2_{0,05;1gl}$), y el valor observado de la Frecuencia Corregida es superior a 1, se dice que la especie es más frecuente de lo esperado en ese estado del factor. Cuando la Información no es estadísticamente significativa ($G_i < \chi^2_{0,05;1gl}$), se dice que la especie es independiente del estado del factor (se considera indiferente). La tabla 1 muestra un ejemplo de perfil ecológico de *H.juniperinum* con respecto a la pendiente. En el apéndice 1 se presentan las fórmulas para el cálculo de perfiles ecológicos. En el

presente estudio dividimos los factores en solamente tres estados dado el tamaño relativamente pequeño de la muestra.

La asociación estadística entre las 38 especies estudiadas, tomadas por pares, la estimamos mediante tablas de contingencia de dos por dos (Greig-Smith 1983, Legendre y Legendre 1998), calculando el Coeficiente de Correlación de Punto $\Phi = \sqrt{(\chi^2/N)}$, y el Ji cuadrado con la corrección de continuidad de Yates, así podemos obtener la significación y el signo de la asociación. Según Sokal y Rohlf (1998) la corrección de Yates sería conservadora y subestima el valor de χ^2 , por lo que parecería innecesaria aun con muestras relativamente pequeñas como $n=20$, sin embargo, el hecho de que sea conservadora asegura que cuando se detecte una asociación ésta sea realmente significativa. El método se basa en comparar el número observado de coexistencias de ambas especies con el número esperado, bajo la hipótesis nula de independencia entre especies. La significación estadística solamente indica que dos especies coexisten, en una unidad física del tamaño y la forma de la unidad de muestreo, un número de veces mayor o menor, según el caso, que el esperado si estuvieran repartidas de manera aleatoria uniforme, sin prejuizar sobre el tipo de relación entre las mismas.

RESULTADOS

Relaciones Ambientales

H. laricifolium y *H. juniperinum* están asociados estadísticamente a la mayoría de los 20 descriptores ambientales analizados (serían sensibles a éstos), *H. laricifolium* solamente resultó indiferente a la capacidad de intercambio catiónico (CIC) y al contenido de materia orgánica (%MO), mientras que *H. juniperinum* solamente resultó indiferente a la exposición. En la tabla 2 se muestran las respuestas de ambas especies a las variables físicas del ambiente y al componente físico del suelo, y la tabla 3 muestra las respuestas de ambas especies al componente químico.

H. laricifolium es más frecuente de lo esperado en lugares bajos, medios y altos de las morrenas, de pendiente media y alta, de suelo poco profundo, con porcentaje medio de arena y alto de grava en superficie y en profundidad, de pH entre 4,5 y 5,0, con punto de marchitez permanente (PMP) entre 20% y 30%, con contenido de materia orgánica

ECOLOGÍA DE DOS HYPERICUM

Tabla 3. Respuesta de las dos especies de *Hypericum* al componente químico del suelo.

		<i>H. laricifolium</i>	<i>H. juniperinum</i>
pH (H ₂ O)	<4,5	0	0
	4,5-5,0	+	-
	>5,0	-	+
Conductividad eléctrica mmhos/cm	6-15	+	0
	15-18	0	0
	>18	-	+
Materia Orgánica %	<9	0	0
	9-10	0	-
	>10	0	0
Nitrógeno %	<0,5	0	0
	0,5-0,7	0	-
	>0,7	-	+
Relación C/N	<15	-	+
	15-17	0	0
	>17	0	0
Fósforo soluble ppm	<5	+	0
	5-10	0	0
	>10	-	+
Calcio meq/100g	<0,3	+	-
	0,3-1,5	0	0
	>1,5	-	+
Magnesio meq/100g	<0,15	+	-
	0,15-0,50	0	0
	>0,50	-	+
Sodio meq/100g	<0,06	+	-
	0,06-0,07	0	0
	>0,07	-	0
Potasio meq/100g	<0,2	0	0
	0,2-0,4	0	0
	>0,4	-	+
Saturación de bases %	<4,5	+	-
	4,5-15	0	0
	>15	0	+
CIC meq/100g	<20	0	0
	20-25	0	0
	>25	0	+

+ especie más frecuente de lo esperado
0 especie indiferente al factor
- especie menos frecuente de lo esperado

(MO) entre 15% y 18%, con bajo porcentaje de saturación de bases (%SB), y en la ladera de la morrena expuesta al este. Contrariamente, es menos frecuente de lo esperado en sitios planos del fondo del valle, de suelo profundo, de bajo porcentaje de arena y de grava en profundidad, de pH superior a 5,0, con MO > 18%, con PMP superior a 30%, con contenido alto de nitrógeno, y de potasio, y donde la relación C/N es <15. Por otro lado, es más frecuente de lo esperado en lugares con contenido muy bajo de fósforo, calcio, magnesio y sodio, y simultáneamente, es menos frecuente de lo esperado en lugares con contenido alto de estos mismos elementos y con niveles de sodio >0,07.

Por su parte, *H. juniperinum* es más frecuente de lo esperado en el fondo del valle, en sitios planos y de suelo profundo, con bajo porcentaje de grava en superficie y en profundidad, de pH superior a 5,0, con PMP superior a 30%, con alta CIC, porcentaje SB >15%, contenido de materia orgánica > 18%, y alto contenido de nitrógeno, fósforo, potasio, calcio y magnesio. Por el contrario, es menos frecuente de lo esperado en lugares con bajo porcentaje de saturación de bases, con bajo contenido de calcio, magnesio y sodio, con porcentaje medio de materia orgánica, nitrógeno y arena, y porcentaje alto de grava en profundidad, en sitios altos y de pendiente alta, con suelo poco profundo, de pH entre 4,5 y 5, con PMP entre 20% y 30%. Además, es más frecuente de lo esperado en lugares con relación C/N >17.

Asociaciones Interespecíficas

Las asociaciones interespecíficas de *Hypericum laricifolium* y *H. juniperinum* son muy interesantes. Ambas especies presentan una asociación negativa entre sí altamente significativa ($p < 0,001$). *H. laricifolium* presentó además, asociaciones estadísticamente significativas con 16 de 38 especies (42%), de las cuales 13 fueron positivas y 3 negativas, de estas, 4 asociaciones fueron altamente significativas ($p < 0,001$). *H. juniperinum* presentó 12 asociaciones significativas (32%), 6 positivas y 6 negativas, de las cuales 4 fueron altamente significativas. La figura 2 muestra esquemáticamente las asociaciones interespecíficas de ambas especies. Seis especies muy importantes numéricamente, mostraron asociaciones significativas y altamente significativas simultáneamente con ambas especies, positivas con *H. laricifolium* y negativas con *H. juniperinum* (Figura 2), estas son:

Espeletia schultzei, *Ortachne erectifolia*, *Aciachne acicularis*, *Acaena cylindrostachya*, *Luzula racemosa* y *Rumex acetosella*, otras dos mostraron también asociaciones significativas y simultáneas pero negativas con *H. laricifolium* y positivas con *H. juniperinum*, estas son *Carex jamesonii* y *Carex albolutescens*. Adicionalmente, *H. laricifolium* presentó asociaciones positivas estadísticamente significativas con *Agrostis fasciculatum*, *Sisyrinchium bogotense*, *Poa trachyphyla*, *Agrostis trichodes*, *Geranium chamaense*, *Bidens humilis* y *Sisyrinchium micranthum*, a su vez, *H. juniperinum* mostró asociaciones positivas significativas con *Muhelebergia ligularis*, *Rhizocephalum candollei*, *Lucilia radians* y una Cyperaceae no identificada. Finalmente, *Carex bomplandii* sólo se asocia con *H. laricifolium* de manera negativa.

DISCUSIÓN

Relaciones Ambientales

Los Perfiles Ecológicos de ambas especies indican que los microhábitats de *H. laricifolium* y de *H. juniperinum* son diferentes, mostrando que ambas especies son más frecuentes de lo esperado en hábitats contrastantes. En efecto, *H. laricifolium* es más frecuente de lo esperado en las laderas de las morrenas, donde los suelos son poco profundos, de texturas gruesas, y en consecuencia se presenta por lo general en sitios de buen drenaje externo e interno, mientras que *H. juniperinum* es más frecuente de lo esperado en el fondo del valle donde los suelos son profundos, con materiales más finos, de menor pendiente y más húmedos. Los microhábitats de ambas especies son, sin lugar a dudas, contrastantes. En este contexto, la presencia de *H. laricifolium* se ve favorecida por las mejores condiciones físicas del suelo, que a su vez son químicamente menos favorables, mientras que la presencia de *H. juniperinum* se ve favorecida en los lugares de peores condiciones físicas, de esta manera, la posición topográfica y el gradiente hídrico, parecen determinar procesos físico-químicos del suelo y otras variables físicas del ambiente, que fraccionan el hábitat de las especies. Por lo antes expuesto, *H. laricifolium* se puede señalar como una especie indicadora de condiciones de buen drenaje, y por ende de morrena, mientras que *H. juniperinum* se puede calificar como una especie indicadora de

condiciones mediocres de drenaje, lo que ocurre generalmente en el fondo de valle. Sin embargo, *H. juniperinum* no se observa creciendo dentro de las turberas, ni de micro depresiones de humedad permanente, ni dentro de los cursos de agua, sino en sus bordes, lo que sugiere que tampoco tolera condiciones de humedad excesiva (Fariñas y Monasterio 1980). Es importante, además, agregar que *H. laricifolium* sería favorecido, no solamente, por las condiciones de mejor drenaje, sino que también se vería beneficiado por las mejores condiciones térmicas de la exposición este, que de acuerdo con Azócar y Monasterio (1980b) es la exposición menos fría, *H. juniperinum*, en cambio, sería indiferente a estas condiciones térmicas. Lo anterior no es un condicionante único de la distribución de las especies (Lázaro 2005), por tanto no implica que *H. laricifolium* esté ausente en el fondo del valle, ni que *H. juniperinum* lo esté de las morrenas, por el contrario, *H. laricifolium* puede encontrarse en el fondo del valle sobre depósitos de material morrénico y otros lugares bien drenados, mientras que *H. juniperinum* puede estar presente en las morrenas en lugares donde afloran cursos de agua, o en su parte media donde aflora el nivel freático, por lo que algunas unidades muestrales incluyen ambas especies.

Asociaciones Interespecíficas

La asociación estadística entre pares de especies es una estimación dependiente de la forma y el tamaño de las UM, así como de la abundancia y el patrón de distribución de las especies en cuestión (Juhász-Nagy y Podani 1983, Greig-Smith 1983, Wiens 1989, Dale *et al.* 1991, Dale 1999, Bartha *et al.* 2004, Ricotta y Anand 2004), por lo que los resultados obtenidos con un solo tamaño de UM deberían ser tomados con prudencia, sin embargo, el hecho de que las mismas especies esten asociadas simultáneamente a los dos *Hypericum* con altos niveles de significación refuerzan nuestros resultados. Un estudio más detallado permitiría determinar la escala física de la asociación entre especies, pero se necesitaría un diseño de muestreo que incluyera unidades muestrales de diferentes áreas (Juhász-Nagy y Podani 1983, Bartha *et al.* 2004).

La asociación negativa y altamente significativa entre las dos especies estudiadas refuerza la idea de segregación ambiental de ambas, implicando que ambas coexisten mucho menos de lo esperado, bajo la hipótesis nula de independencia (Greig-Smith 1983, Legendre y Legendre 1998, Sokal y

Rohlf 1998), no podemos, sin embargo, concluir nada sobre el tipo de relación que se genera o es generadora de esta asociación estadística sin un estudio a mucho mayor detalle.

Por otra parte, la existencia de 8 especies asociadas simultánea y fuertemente a ambas especies estudiadas, refuerza la idea de la segregación de microhábitats, en efecto, dado que cada especie de *Hypericum* es indicadora de condiciones diferentes, la existencia de especies asociadas simultáneamente y en forma contraria a cada una de aquellas sugiere que estas 8 especies estarían respondiendo de manera similar a las condiciones del microhabitat, a las cuales responden ambas especies de *Hypericum*. Es de resaltar a *Espeletia schultzii*, especie considerada por Fariñas y Monasterio (1998) como “la más exitosa de los páramos merideños”, asociada a morrenas y sitios bien drenados del valle de Mucubají, presenta una asociación positiva altamente significativa con *H. laricifolium* y negativa con *H. juniperinum*, de hecho, la más significativa, lo que indica que coexiste mucho más de lo esperado con *H. laricifolium*, y que presentaría sus mismos requerimientos, además, de presentar coincidencias en el comportamiento ecofisiológico como lo señalan Squeo *et al.* (1991), Llambí *et al.* (2003) y Pirela (2006). *H. laricifolium* es más frecuente de lo esperado en lugares donde la cobertura de *E. schultzii* es superior a 30%, al igual que *G. chamaense*, *A. acicularis*, *O. erectifolia*, *R. acetosella* y *Arenaria venezuelana* (Fariñas y Monasterio 1998). No podemos, sin embargo, perder de vista que la relación negativa entre ambas especies de *Hypericum* pudiera ser causada por terceras especies no incluidas en este estudio, o por alguna de la 8 especies mencionadas previamente, *Espeletia schultzii*, por ejemplo. Pudiera pensarse que por estar las dos especies de *Hypericum* asociadas a *E. schultzii*, la relación negativa observada entre ambas no fuese sino aparente; sin embargo, los perfiles ecológicos dejan bien claro que las dos especies presentan sus óptimos en condiciones ambientales contrastantes, y si la respuesta de ambas especies es causada por terceras especies sería muy difícil de demostrar sin experimentación. Lo que queda claro es que ambas especies de *Hypericum* coexisten un número de veces menor al esperado si se distribuyeran de manera aleatoria uniforme en el valle de Mucubají, lo que indica su separación física en el área de estudio.

Las asociaciones interespecíficas estimadas permiten sugerir la existencia de cuatro grupos

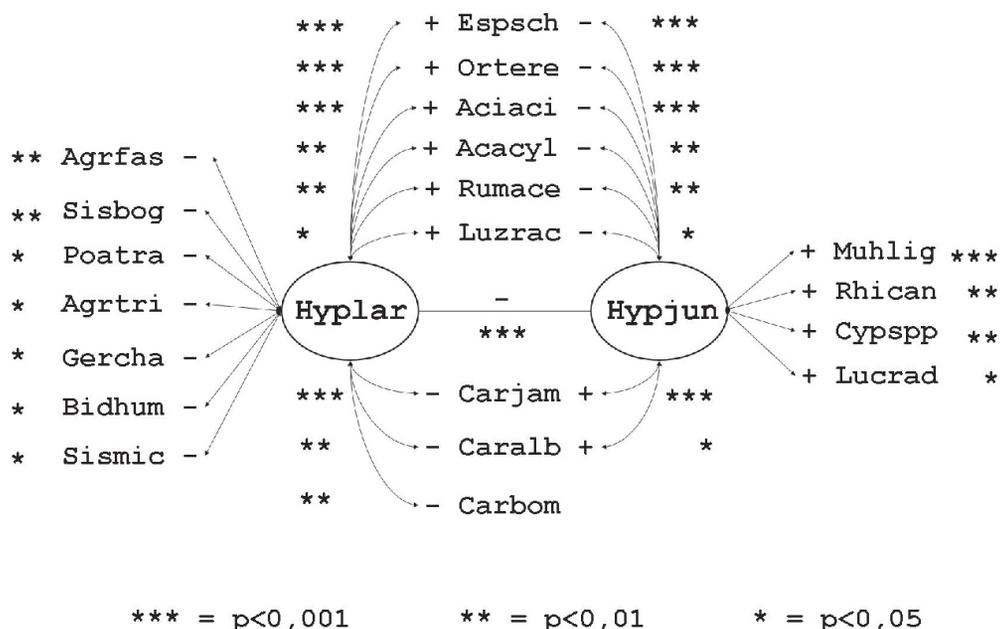


Figura 2. Relaciones sociológicas de ambas especies de *Hypericum*. Se observan claramente los cuatro grupos ecológicos. Los Nombres de las especies aparecen en el apéndice dos.

ecológicos de especies: uno muy cohesionado, que tendría los mismos requerimientos ecológicos de *H. laricifolium*, formado por ésta y las seis especies que están asociadas simultáneamente, pero con signo contrario, con ambas especies de *Hypericum*. Otro grupo también cohesionado, que tendría los mismos requerimientos ecológicos de *H. juniperinum*, formado por ésta y las dos especies de *Carex* que están asociadas simultáneamente a *H. laricifolium* pero de forma negativa. Otro menos cohesionado, lo conforman las 7 especies que solamente están asociadas positivamente a *H. laricifolium*, y un grupo también poco cohesionado, constituido por las 4 especies que están asociadas únicamente a *H. juniperinum*. Por último, *Carex bomplandii* que se asocia exclusivamente y de forma negativa a *H. laricifolium*.

Las siete especies que se asocian positivamente con *H. laricifolium*, pero no están asociadas negativamente con *H. juniperinum*, no poseen exactamente los mismos requerimientos ecológicos de *H. laricifolium*, y pudieran presentar una distribución menos restringida; igualmente las 4 especies que presentan asociación positiva con *H. juniperinum*, pero que no se asocian con *H.*

laricifolium, tendrían una mayor amplitud, en este caso, se puede inferir que estas especies pueden estar presentes en sitios húmedos.

CONCLUSIONES

Concluimos que aunque, en el páramo de Mucubají, *H. laricifolium* y *H. juniperinum* parecieran estar juntos cuando se observa superficialmente, en realidad, ocupan microhábitats contrastantes, por lo que están segregados espacialmente. *H. laricifolium* es una especie predominantemente de morrena y de sitios bien drenados, mientras que *H. juniperinum* es una especie predominantemente de fondo de valle y de sitios de drenaje mediocre, aunque no de sitios anegados.

De los cuatro grupos ecológicos sugeridos, el de 6 especies, uno de los más cohesionados, presentaría los mismos requerimientos ecológicos que *H. laricifolium*, por lo que esas especies estarían compartiendo su microhábitat. De la misma manera, el grupo de 2 especies presentaría los mismos requerimientos ecológicos que *H. juniperinum*, y estaría compartiendo su microhábitat. En ambos casos las especies de *Hypericum* servirían como especies indicadoras de condiciones ambientales

y de la presencia de las especies con las cuales se asocian. Los otros grupos están constituidos por especies de mayor amplitud que las especies de *Hypericum* correspondientes.

AGRADECIMIENTO

Queremos expresar nuestro agradecimiento, en primer lugar al cuerpo arbitral de Ecotropicos por sus valiosos consejos que mejoraron el manuscrito; y en segundo lugar a Alex Nieto, Miguel Pirela y Leonardo Hernández por su apoyo en el trabajo de campo, y a Jhonny Márquez por su apoyo lingüístico.

LITERATURA CITADA

- AZÓCAR, A. y M. MONASTERIO. 1980a. Caracterización ecológica del clima en el páramo de Mucubají. Pp.207-223, in M. Monasterio (ed.): Estudios ecológicos en los páramos andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida.
- AZÓCAR, A. y M. MONASTERIO. 1980b. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el páramo de Mucubají. Pp. 225-262, in M. Monasterio (ed.): Estudios ecológicos en los páramos andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida.
- BARTHA, S., GIANDIEGO C., R. C., BODIS J. y L. MUCINA. 2004. On the importance of fine-scale spatial complexity in vegetation restoration study. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 30:101-116.
- BRICEÑO, B. y G. MORILLO. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledoneas (Magnoliopsida). *Acta Botánica Venezolana*, 25 (1): 1-46.
- DAGÉT, Ph. y M. GODRON. 1982. *Analyse fréquentielle del l'écologie des espèces dans les communautés*. Masson, Paris.
- DALE, M., BLUNDON, D., MacISAAC, D. y A. THOMAS. 1991. Multiple species effects and spatial autocorrelation in detecting species associations. *Journal of Vegetation Science* 2:635-642.
- DALE, M. 1999. *Spatial pattern analysis in plant ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, 336 pp.
- EZCURRA, E. y C. MONTAÑA. 1984. On the measurement of association between plant species and environmental variables. *Ecologia Generalis* 5:21-33.
- FARIÑAS, M.R. 1985. Análisis de la asociación entre especies usando perfiles ecológicos. *Acta Científica Venezolana*. 35:47. Suplemento N°1.
- FARIÑAS, M.R. 1987. *Études sur la structure de la végétation des páramos des hautes Andes tropicales du Venezuela*. Tesis de Estado en Ciencias. Universidad de Montpellier, Francia.
- FARIÑAS, M.R. 1996. Análisis de la vegetación y de sus relaciones con el ambiente mediante métodos multivariantes de ordenamiento. Trabajo de ascenso. ICAE, Postgrado en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Mérida.
- FARIÑAS, M.R. y M. MONASTERIO. 1980. La vegetación del páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. Pp. 263-297. in M. Monasterio (ed.): *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida.
- FARIÑAS, M.R. y M. MONASTERIO. 1998. Ecología de *Espeletia schultzei* Wedd (Asteraceae) en el valle fluvio-glacial del páramo de Mucubají, Mérida, Venezuela. *Actualidades Biológicas*. Medellín 20:5-11.
- GOUNOT, M. 1969. *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris.
- GREIG-SMITH, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3ª Edición. Blackwells, Oxford.
- GUILLERM, J.L. 1971. Calcul de l'information fournie par un perfil écologique et valeur indicatrice des espèces. *Ecologia Plantarum* 6:209-225.
- HEDBERG, O. 1964. Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeografica Suecica*. 49:1-114.
- JUHÁSZ-NAGY, P. y J. PODANI 1983. Information theory methods for the study of spatial processes and succession. *Vegetatio* 51:129-140.
- LÁZARO, N. 2005. Análisis del comportamiento de la vegetación del valle fluvio-glacial de Mucubají en el Estado Mérida. Trabajo especial de grado de Licenciatura en Estudios Ambientales. Universidad Yacambú, Estado Lara, Venezuela.
- LEGENDRE, P. y L. LEGENDRE. 1998. *Numerical ecology*. Second English Edition. Elsevier.
- LLAMBÍ, L. D., M. FONTAINE, F. RADA, B. SAUGIER y SARMIENTO L. 2003. Ecophysiology of dominant plant species during old-field succession in a high tropical andean ecosystem. *Artic, Antarctic and Alpine Research*. 4:447-453.
- LUTEYN, J. 1999. Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature. *Memoirs of The New York Botanical Garden*. Volumen 84.
- MALAGÓN, D. 1982. Evolución de suelos en el páramo andino (NE del Estado Mérida-Venezuela). CIDIAT, Mérida.
- MONASTERIO, M. 1980. Formaciones vegetales de los páramos venezolanos. Pp. 93-153. in M. Monasterio

- (ed.): Estudios ecológicos en los páramos andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida.
- MONASTERIO, M. y M. MOLINILLO. 2003. Venezuela. Pp. 205-236. in R. Hofstede, P. Segarra y P. Vásconez (ed.): Los Páramos del Mundo. Proyecto atlas mundial de los páramos, Unión Mundial para la Naturaleza, Global Peatland Initiative, Ecociencia, Quito.
- MONASTERIO, M. y L. SARMIENTO. 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold andean tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 9:387-391.
- ORLOCI, L. 1978. Multivariate analysis in vegetation research. 2ª ed. Dr Junk. The Hague.
- PIRELA, M.A. 2006. Análisis funcional de la comunidad de plantas en tres unidades geomorfológicas del páramo de Mucubají. Trabajo especial de grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, ICAE. Mérida.
- RICOTTA C. y ANAND M. 2004. Spatial scaling of structural complexity in plant communities. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 30:93-99.
- SANTANA, B. 1995. Análisis cuantitativo de la vegetación en un sector del páramo de La Culata, Mérida-Venezuela. Tesis de maestría en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Postgrado de Ecología Tropical, Mérida.
- SARMIENTO, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. Pp. 11-48. in F. Villeumieur y M. Monasterio (eds.): *High Altitude Biogeography*. Oxford University Press.
- SCHUBERT, C. 1979. La zona del páramo: morfología glacial y periglacial de los Andes de Venezuela. Pp. 11-28. in M.L. Salgado-Labouriau (ed.): *El medio ambiente páramo*. Ediciones Centro de Estudios Avanzados, Mérida.
- SCHUBERT, C. 1980. Aspectos geológicos de los Andes venezolanos. Pp. 29-46. in M. Monasterio (ed.): *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida.
- SCHUBERT, C. y L. VIVAS. 1993. El cuaternario de la cordillera de Mérida: Andes Venezolanos. Universidad de los Andes y Fundación Polar.
- SOKAL, R. y F. J. ROHLF. (1998). *Biometry*. Third Edition. W.H. Freeman and Company.
- 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. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Escuela de Geografía, Mérida.
- SQUEO, F., RADA, F., AZÓCAR, A. y G. GOLDSTEIN. 1991. Freezing tolerance and avoidance in 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. Universidad de Los Andes, Mérida.
- VIVAS, Y. 1999. Flórura vascular del valle morrénico de Mucubají, Mérida. Trabajo especial de grado. Universidad de Los Andes, Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Centro Jardín Botánico, Mérida.
- WIENS, J. A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 4:385-397.

Recibido 23 de abril de 2008; revisado 04 de diciembre de 2008; aceptado 20 de febrero de 2009

APÉNDICE A
Fórmulas para el cálculo de los Perfiles Ecológicos.

Tabla de contingencia para un factor dividido en tres estados

Estados	E ₁	E ₂	E ₃	NE
Presencias	P ₁	P ₂	P ₃	PT
Ausencias	A ₁	A ₂	A ₃	AT
Nº U. muestrales	NUM ₁	NUM ₂	NUM ₃	NTUM

PT = Presencias totales; AT = Ausencias totales; NTUM = Número total de U Muestrales
Información Recíproca Especie-Factor = G

$$G = 2 \left[\left(\sum_{i=1}^{NE} P_i \ln P_i + \sum_{i=1}^{NE} A_i \ln A_i + NTUM \ln NTUM \right) - \left(\sum_{i=1}^{NE} NUM_i \ln NUM_i + PT \ln PT + AT \ln AT \right) \right]$$

Donde:

- P_i = Número de presencias en el estado i
- A_i = Número de ausencias en el estado i
- NTUM = Número total de Unidades Muestrales
- NUM_i = Número de U. Muestrales en el estado i
- PT = Número total de presencias
- AT = Número total de ausencias
- NE = Número de estados (tres en este caso)

Si $G \geq \chi^2_{(0,05, NE-1)}$, la especie está estadísticamente asociada al factor.
 NE - 1 = grados de libertad, 0,05 = valor de χ^2 con el cual se compara

La cantidad de información recíproca se puede descomponer en las cantidades correspondientes a los estados del factor, de esta manera se calcula la Información Especie-Estado del factor, G_i, para cada estado, mediante la siguiente ecuación:

Información Recíproca Especie-Estado del Factor para el estado i

$$G_i = 2 \left[(P_i \ln P_i + A_i \ln A_i + NUM_i \ln NUM_i) - (P_i \ln PT + A_i \ln AT + NUM_i \ln NUM_i) \right]$$

Si $G_i \geq 3,84 (\chi^2_{0,05; 1gl})$, y la Frecuencia Corregida es inferior a 1: la especie es menos (-) frecuente de lo esperado en ese estado del factor.

Si $G_i \geq 3,84 (\chi^2_{0,05; 1gl})$, y la Frecuencia Corregida es superior a 1: la especie es más (+) frecuente de lo esperado en ese estado del factor.

Si $G_i < 3,84 (\chi^2_{0,05; 1gl})$: la especie es independiente (0) en ese estado del factor.

$$\text{Información Recíproca Especie - Factor} = G = \sum_{I=1}^{NE} G_i$$

(Orloci 1978)

APÉNDICE B

Lista de especies estudiadas, y sus asociaciones interespecíficas con las dos especies de *Hypericum*

ESPECIE	SIGLAS	HYPLAR	HYPJUN
Espeletia schultzii Wedd.	ESPSCH	+	-
Hypericum laricifolium Juss.	HYPLAR		-
Aciachne acicularis Laegaard	ACIACI	+	-
Acaena cylindrostachya R. et P.	ACACYL	+	-
Luzula racemosa Desv.	LUZRAC	+	-
Rumex acetosella L.	RUMACE	+	-
Agrostis fasciculata (Kunth) Roem. & Schult.	AGRFAS	+	0
Sisyrinchium bogotense H.B.K.	SISBOG	+	0
Poa trachyphyla Pilg.	POATRA	+	0
Agrostis trichodes Roem. et Schult.	AGRTRI	+	0
Geranium chamaense Pitt.	GERCHA	+	0
Bidens humilis H.B.K.	BIDHUM	+	0
Sisyrinchium micranthum Cav.	SISMIC	+	0
Carex bonplandii Kunth.	CRXBOM	-	0
Carex jamesonii Boot.	CRXJAM	-	+
Carex albolutescens Schw.	CRXALB	-	+
Hypericum juniperinum Kunth.	HYPBRA	-	
Muhlenbergia ligularis (Hack.) Hitchc.	MUHLIG	0	+
Lysipomia laciniata A.DC.	LYSLAC	0	+
Cyperaceae no identificada	CYPERS	0	+
Lucilia radians	LUCRAD	0	+
Hesperomeles pernettyoides Wedd.	HESPER	0	0
Pernettya prostrata (Cav.) Sleumer	PERPRO	0	0
Castilleja fissifolia L.F.	CASFIS	0	0
Calamagrostis effusa Steud.	CALEFF	0	0
Galium hypocarpium (L) Endl. Ex Griseb.	GALHYP	0	0
Stachys venezuelana Briq.	STAVEN	0	0
Gnaphalium paramorun Black.	GNAPAR	0	0
Arenaria venezuelana Briq.	AREVEN	0	0
Carex amicta Boot.	CARAMI	0	0
Acaena elongata L.	ACAELO	0	0
Bromus pitensis H.B.K.	BROPIT	0	0
Azorella julianii Math.	AZOJUL	0	0
Aster marginatus H.B.K.	ASTMAR	0	0
Lachemilla aphanoides L.s.lat.	LACAFA	0	0
Gnaphalium antennaroides DC.	GNAFAN	0	0
Wernera pygmaea Gill.	WERPYG	0	0
Trisetum irazuense Hitch.	TRIZIR	0	0

+ asociación estadística positiva
 - asociación estadística negativa
 0 especies estadísticamente independientes