



Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas
Postgrado en Ecología Tropical



Trabajo de Grado de Maestría

EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL PASTOREO SOBRE HUMEDALES ALTOANDINOS EN LA SIERRA NEVADA DE MÉRIDA.

Trabajo presentado ante la Universidad de Los Andes
como requisito parcial para obtener el Grado de
MAGISTER SCIENTIAE EN ECOLOGÍA TROPICAL

LIC. LEIDA DEL C. VALERO LACRUZ

Tutor: Dr. Dimas Acevedo

Co-Totur: Dr. Luis Daniel Llambí

MÉRIDA - VENEZUELA

DICIEMBRE, 2010

VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **Trabajo de Grado de Maestría** presentado por **Leida del Carmen Valero Lacruz**, realizado bajo la tutoría del Dr. **Dimas Rafael Acevedo Novoa** y la cotutoría del Dr. **Luis Daniel Llambí** presentado como requisito parcial para optar al título de **Magíster Scientiae en Ecología Tropical**, que se titula:

“EFECTO DE LA EXCLUSIÓN DEL PASTOREO SOBRE HUMEDALES ALTOANDINOS EN LA SIERRA NEVADA DE MÉRIDA”

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: que hoy 07 de octubre de 2009 a las 3:30 p.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Dimas Rafael Acevedo Novoa. **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 4:00 p.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado de Maestría presentado a requerimiento del jurado en el Salón A-09 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó a la aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación y discusión, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el Trabajo de Grado de Maestría a nuestra consideración.


Dr. Dimas Rafael Acevedo Novoa
Jurado (Tutor)


Dr. Juan Silva
Jurado


Dra. Lina Sarmiento
Jurado



A Tallo, José Miguel y Pola

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas por su aporte en la formación académica, a través del Postgrado en Ecología Tropical, e institucional, mediante el apoyo logístico y de laboratorio, para el desarrollo de este trabajo de investigación.

Al Consejo de Estudios de Postgrado por su ayuda económica a través del programa de Becarios Académicos.

A la Dra. Maximina Monasterio mi mayor agradecimiento por presentarme lo grande de los habitantes del páramo e introducirme en el terreno de la ecología social.

A la Sra. Ligia Parra, la mujer de las nacientes, que con su amor por la naturaleza se encargó de reproducir y extender el incremento de capacidades (saberes y haberes) a nivel de las comunidades.

Al Dr. Dimas Acevedo por su valor, dedicación y paciencia para guiarme particularmente en los estudios de suelo, y para que este trabajo de investigación llegara a su feliz término.

Al Dr. Luis Daniel Llambí por su apoyo incondicional y comentarios asertivos que significó la adquisición de nuevos conocimientos y una ganancia en el contenido del manuscrito, creyendo siempre en los frutos del mismo.

A la Dra. Lina Sarmiento y Dr. Juan Silva por sus valiosas orientaciones y correcciones que maduraron la versión final del manuscrito.

A Julia Smith por su ayuda en la elaboración de los mapas y acompañamiento al campo, pero más importante por la amistad que creció en mi transitar por este postgrado.

A Maya Rodríguez que compartió conmigo infinitos momentos de infortunio y regocijo, por su amistad y compañía.

Y un agradecimiento muy especial a mis compañeros(as) y amigos(as) que colaboraron en el laboratorio, en el campo, en lo administrativo y en el día a día para que este trabajo fuera posible que, con temor a omitir algún nombre, prefiero solo decir GRACIAS.

INDICE DE CONTENIDO

	Pág.
INDICE DE FIGURAS	vi
INDICE DE TABLAS	ix
I. RESUMEN	x
II. INTRODUCCIÓN	
II.1. Aspectos generales del ambiente de alta montaña tropical	1
II.2. Los Humedales Andinos y Altoandinos: Ecosistemas estratégicos	7
II.3. El efecto del pastoreo sobre la vegetación	12
II.4. La actividad del pastoreo y su impacto sobre los humedales	19
II.5. Estrategias comunitarias para la conservación de los humedales	22
III. HIPÓTESIS	27
IV. OBJETIVOS	30
V. MARCO METODOLÓGICO	
V.1. Área de estudio: Microcuencas Gavidia y Mixteque	31
Microcuenca de Gavidia	31
Microcuenca de Mixteque	35
V.2. Metodología	
V.2.1. Selección de los humedales y de las unidades de vegetación	38
Microcuenca de Gavidia	40
Microcuenca de Mixteque	42
V.2.2. Análisis de las unidades de vegetación	
V.2.2.1. Muestreo de vegetación	46
V.2.2.2. Determinación taxonómica de especies vegetales	47
V.2.2.3. Biovolumen y abundancia relativa	48
V.2.2.4. Índice de daño (ID)	48
V.2.2.5. Escala de palatabilidad (P)	49
V.2.3. Análisis de procesos hídricos en los humedales	
V.2.3.1. Demanda Evaporativa	50

V.2.3.2. Características hídricas en los suelo	52
V.2.3.3. Datos microclimáticos	55
V.2.4. Análisis de los datos colectados	
V.2.4.1. Riqueza y Diversidad	56
V.2.4.2. Análisis de Correspondencia Linealizado	57
V.2.4.3. Análisis de algunos aspectos del balance hídrico	58
VI. RESULTADOS	
VI.1. Análisis de las unidades de vegetación	60
VI.1.1. Riqueza y Diversidad	60
VI.1.2. Patrones de abundancia relativa en las unidades de vegetación	64
VI.1.3. Estratificación vertical y formas de vida	71
VI.1.4. Respuestas de las especies individuales a la exclusión del pastoreo	81
VI.1.5. Análisis integrado de la estructura de la comunidad en las diferentes situaciones	89
VI.2. Análisis de procesos hídricos en los humedales	
VI.2.1. Demanda evaporativa	99
VI.2.2. Características hídricas en los suelos	101
VII. DISCUSIÓN	108
VII.1. Efecto de la heterogeneidad ambiental y la exclusión del pastoreo sobre la estructura de la vegetación	109
VII.2. Efecto de la exclusión del pastoreo sobre procesos vinculados al balance hídrico	121
VII.3. Limitaciones de este estudio y temas abiertos de investigación	128
VII.4. Implicaciones de este estudio para el manejo y conservación de los humedales altoandinos	132
VIII. CONCLUSIONES	135
IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	137
X. ANEXOS	145

INDICE DE FIGURAS

Fig.	Descripción	Pág.
1	“Curva de optimización de herbívoro” donde la planta muestra tres posibles respuestas a medida que aumenta la intensidad de herbivoría	15
2	Relaciones hipotéticas entre la intensidad de pastoreo y la riqueza de especies	17
3	Esquema de los compartimientos y procesos que pueden verse modificados con la exclusión del ganado dentro de los humedales altoandinos, en los Andes venezolanos	29
4	Ubicación relativa de la cuenca alta del río Chama en el Municipio Rangel del Estado Mérida, señalando el área de estudio en las dos microcuencas: Mixteque y Gavidia	32
5	Mapa de vegetación de la microcuenca de Gavidia	34
6	Mapa de vegetación de la microcuenca de Mixteque	37
7	Humedal “Pantano Grande” escogido en la microcuenca de Gavidia: A) Unidades de vegetación seleccionadas como ensayos de exclusión de ganado. B) Vista panorámica del mismo humedal	41
8	Humedales escogidos en la microcuenca de Mixteque: A) Unidades de vegetación seleccionadas como ensayo de exclusión de ganado. B) Vista panorámica del humedal “Primer Pantano”. C) Vista panorámica del humedal “Segundo Pantano”	44
9	Método del “cuadrado puntual” utilizado para el muestreo de vegetación	46
10	Evaporímetro Piché para medir la demanda evaporativa en las unidades de vegetación con: A) cobertura alta y B) cobertura baja	51
11	Tina de evaporación para determinar la demanda evaporativa de una lámina de agua libre: A) vista general de las réplicas. B) detalle de una tina de evaporación	52
12	Cilindro metálico utilizado en la colecta de las muestras de suelo inalterado, para las características hídricas del mismo: A) cilindro enterrado, B) cilindro extraído para ser empaquetado	53
13	Estación climática básica con sensores utilizada para medir variables climáticas en el humedal	56

Fig.	Descripción	Pág.
14	Valores promedios de Riqueza y Diversidad en diferentes unidades de vegetación de las dos microcuencas estudiadas	62
15	Histogramas de abundancia para los céspedes húmedos del humedal estudiado en la microcuenca de Gavidia	65
16	Histogramas de abundancia para los céspedes secos del humedal estudiado en la microcuenca de Gavidia	66
17	Histograma de abundancia para el césped seco degradado en presencia de pastoreo y la ciénaga en ausencia de pastoreo, del humedal estudiado en la microcuenca de Gavidia	67
18	Histogramas de abundancia para el césped húmedo y la ciénaga de los humedales estudiados en la microcuenca de Mixteque	68
19	Histogramas de abundancia para los céspedes secos de los humedales estudiados en la microcuenca de Mixteque	70
20	Histograma de abundancia para el césped seco degradado sobre morrena lateral del humedal “Primer Pantano”, estudiado en la microcuenca de Mixteque	71
21	Relación porcentual de la distribución vertical de biovolumen para las diferentes unidades de vegetación del humedal “Pantano Grande” en la microcuenca de Gavidia	74
22	Relación porcentual de la distribución vertical de biovolumen para las diferentes unidades de vegetación de los humedales en la microcuenca de Mixteque	75
23	Relación porcentual del biovolumen en las formas de vida presentes en las unidades de vegetación del humedal “Pantano Grande” en la microcuenca de Gavidia	78
24	Relación porcentual del biovolumen en las formas de vida presentes en las unidades de vegetación de los humedales en la microcuenca de Mixteque	80
25	Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) de las unidades de vegetación (76 censos) muestreadas en los humedales estudiados: “Pantano Grande” en la microcuenca de Gavidia y “Primer Pantano” y “Segundo Pantano” en la microcuenca de Mixteque	90

Fig.	Descripción	Pág.
26	Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) de las especies identificadas en los humedales estudiados: “Pantano Grande” en la microcuenca de Gavidia y “Primer Pantano” y “Segundo Pantano” en la microcuenca de Mixteque	92
27	Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) de las seis unidades de vegetación (36 censos) muestreadas en el humedal “Pantano Grande”, microcuenca de Gavidia	94
28	Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) de las especies identificadas en el humedal “Pantano Grande”, microcuenca de Gavidia	95
29	Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) de las seis unidades de vegetación (40 censos) muestreadas en el humedal “Primer Pantano”, microcuenca de Mixteque	97
30	Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) de las especies identificadas en el humedal “Primer Pantano”, microcuenca de Mixteque	98
31	Radiación (W/m^2) y demanda evaporativa (ml/h) medidas con los evaporímetros de Pichet, en el humedal “Pantano Grande” de la microcuenca de Gavidia, durante la época seca	100
32	Capacidad máxima de retención de agua en saturación ($g\ H_2O/100g$ suelo) y densidad aparente (g/cm^3) en los suelos de las distintas unidades de vegetación de los humedales estudiados en las microcuencas de Gavidia y Mixteque	105
33	Esquema general de las unidades de vegetación descritas para el humedal, relacionadas con los posibles cambios ocurridos sobre los procesos vinculados al balance hídrico al excluir el pastoreo	125

INDICE DE TABLAS

Tabla	Descripción	Pág.
1	Unidades de vegetación muestreadas en dos microcuencas de la Cuenca Alta del río Chama. Mérida, Venezuela	45
2	Valores de Riqueza, Diversidad y Abundancia Relativa (%) de la especie más dominante, por unidad de vegetación	61
3	Efecto de la exclusión de pastoreo sobre el biovolumen total de las unidades de vegetación estudiadas en las microcuencas de Gavidia y Mixteque	72
4	Biovolumen, abundancia relativa e índice de daño (ID) calculado para las especies encontradas en las diferentes unidades de vegetación de la microcuenca de Gavidia	85
5	Biovolumen, abundancia relativa e índice de daño (ID) calculado para las especies encontradas en las diferentes unidades de vegetación de la microcuenca de Mixteque	87
6	ANOVA para la demanda evaporativa (ml/h) medida en tinas de evaporación a diferentes niveles topográficos (alto, medio, bajo) en el humedal "Pantano Grande" de la microcuenca de Gavidia	101
7	Capacidad máxima de retención en saturación (CMRS) y densidad aparente (DA) en los suelos de las distintas unidades de vegetación de los humedales en las microcuencas de Gavidia y Mixteque	103
8	Prueba de hipótesis para grupos apareados de CMRS en los suelos de las distintas unidades de vegetación del humedal en las dos microcuencas	104
9	Prueba de hipótesis para grupos apareados de DA en los suelos de las distintas unidades de vegetación del humedal en las dos microcuencas	104
10	ANDEVA para CMRS en los suelos de las distintas unidades de vegetación de los humedales estudiados en las dos microcuenca	107
11	ANDEVA para DA en los suelos de las distintas unidades de vegetación de los humedales estudiados en las dos microcuenca	107

I. RESUMEN

Los humedales altoandinos en los Andes venezolanos están seriamente amenazados, entre otros elementos, por el pastoreo extensivo. Partiendo de esta preocupación, una organización comunitaria (Asociación de Coordinadores de Ambiente del Municipio Rangel) tomó la iniciativa de cercar numerosos humedales en la Sierra Nevada de Mérida y de La Culata. Estos *encierros* limitan el ingreso del ganado bovino y equino, lo que permitió evaluar la respuesta del ecosistema a la exclusión del pastoreo, analizando comparativamente los cambios en la composición y estructura de la vegetación, y el almacenamiento del agua en el suelo en áreas equivalentes fuera y dentro de los cercados; así mismo, se analizó cómo modula esta respuesta la heterogeneidad geomorfológica y topográfica de estos ecosistemas de humedales; y se evaluó desde el punto de vista de su impacto ecológico, la estrategia comunitaria basada en el cercado de los humedales y, de este modo, discutir su aplicabilidad en otros ecosistemas de humedales. Los resultados mostraron que las unidades de vegetación seleccionadas en cada humedal, presentaron alta heterogeneidad espacial y alta diversidad de las comunidades vegetales, donde su estructura depende principalmente de las condiciones hídricas asociadas a diferentes condiciones geomorfológicas y topográficas. También se observó que la exclusión de pastoreo, generó mayor estratificación vertical de la vegetación y de su biovolumen, sugiriendo que mayor cobertura pudiera reducir las pérdidas de agua por evaporación, pero también aumentar las pérdidas por transpiración. También se observaron cambios en la composición florística y abundancia de las diferentes formas de vida, aumentando dentro de la cerca la abundancia de las especies palatables y disminuyendo la de las especies indicadoras de degradación. Igualmente, el cercado eliminó el efecto mecánico que genera el pisoteo de los animales, por lo que se encontró que los suelos de las unidades de vegetación dentro del cercado, presentaron una menor compactación del suelo y una mayor capacidad de almacenamiento de agua, sugiriendo una alta resiliencia de los

suelos de los humedales. Así mismo, el aumento en biomasa aérea y cobertura vegetal, pudiera amortiguar las pérdidas de agua por evaporación de agua libre de la superficie del suelo y reducir la demanda evaporativa. Los cambios en la estructura de la vegetación sobre las parcelas de exclusión (unidades cercadas), muestra que los procesos de degradación observados en la mayor parte de los humedales altoandinos están asociados a la presencia de ganado doméstico. La estrategia del cercado resulta ser una alternativa conservacionista que permite la recuperación de algunos aspectos claves del funcionamiento del ecosistema (ej. almacenamiento de agua); y, como se trata de una estrategia de bajo costo económico y de fácil implementación, se presta para ser reproducida como estrategia comunitaria de conservación de humedales en los Andes. Sin embargo, se hace necesaria la implementación de medidas más integrales que permitan también reducir el impacto del pastoreo fuera de las áreas cercadas.

Palabras claves: humedales altoandinos, exclusión de pastoreo, páramo, estrategia comunitaria, composición y estructura de la vegetación, almacenamiento del agua en el suelo, densidad aparente, capacidad máxima de retención de agua.

II. INTRODUCCIÓN

El término “alta montaña tropical” hace referencia a los ecosistemas montañosos ubicados geográficamente entre los Trópicos de Cáncer y Capricornio, y éstos reciben una determinada denominación de acuerdo con las características fitogeográficas de cada región, esto es: Páramo en los Andes del Norte, Puna en los Andes Centrales, Afro-alpino en las montañas de África Oriental y Alpino-tropical en las montañas de Malasia (Monasterio & Vuilleumier 1986).

Particularmente, la alta montaña tropical andina, llamada también Andes Tropicales, constituye el conjunto cordillerano más extenso dentro del trópico, formando un eje continuo de 3.500 km de longitud, desde los 10° LN en la Cordillera Oriental Colombo-Venezolana hasta los 24° LS en el Norte de Chile-Argentina, que cruza los siete países andinos de Suramérica. Este eje cordillerano, desde un punto de vista biogeográfico y etnohistórico, puede dividirse en puna y páramo (Monasterio & Celecia 1991).

II.1. Aspectos generales del ambiente de alta montaña tropical

La puna, geográficamente continua entre los 8° y 24° LS, ocupa las cordilleras de Perú, Bolivia, y norte de Argentina y Chile, y se caracteriza por un sistema hídrico estacional, régimen térmico diario con heladas nocturnas y condiciones de extrema aridez. Este clima seco y frío está asociado con el desarrollo de las grandes civilizaciones andinas prehispánicas (Tiahuanaco, Aymara e Inca), basadas en una economía agropastoril que permitió la acumulación de productos agrícolas, especialmente tubérculos como la papa (*Solanum tuberosus*) y la domesticación de grandes rebaños autóctonos (llamas, alpacas, vicuñas, guanacos) mediante el pastoreo de la vegetación natural (Monasterio 1980a, Monasterio & Celecia 1991).

Esta compleja interacción entre animales domésticos y seres humanos se ha constituido gradualmente y tuvo sus raíces en el desarrollo cultural temprano de

los Andes Centrales. Así lo señalan estudios arqueológicos realizados en Ecuador, Perú, Bolivia y Chile sobre restos de esqueletos encontrados tanto en refugios temporales o especializados, como en los propios centros poblados (Wing 1986). De hecho, se señalan dos familias de mamíferos que fueron de primordial importancia a través de la historia de la ocupación humana en los Andes Centrales, que han sido: cérvidos y camélidos. Entre los primeros se encuentran el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el huemul (*Hippocamelus antisensis*), el matakán (*Mazama gouazoubira*) y el pudu (*Pudu mephistopheles*), mientras que los camélidos incluyen el guanaco (*Lama guanicoe*) y la vicuña (*Lama vicugna* o *Vicugna vicugna*) silvestres, la llama (*Lama glama*) y la alpaca (*Lama pacos*) domésticas (Wing 1986).

En contraposición, el páramo se presenta geográficamente con una distribución “insular” entre los 11° LN y 8° LS en Venezuela, Colombia, Ecuador y norte de Perú, constituyendo el ambiente más extremo de las montañas septentrionales con alta humedad relativa, abundante precipitación, fuertes nevadas y gran simetría climática entre las estribaciones orientales y occidentales (Monasterio & Celecia 1991, Izurieta 2005). Igualmente, el ambiente páramo contrasta con la puna por el escaso y tardío asentamiento de grupos humanos durante la época precolombina. Sin embargo, hoy día se entremezclan sistemas naturales y agroecosistemas, ofreciendo un mosaico de paisajes culturales.

Este ecosistema no ocupa más del 2% de la superficie de los países donde se localiza. No obstante, se presenta como un ambiente extremadamente diverso comparado con otros ecosistemas de alta montaña en el mundo (Luteyn 1999, Hofstede 2003). Su alta diversidad está relacionada con su distribución “insular” sobre la franja tropical rodeada de ecosistemas de altitudes más bajas que favorecen procesos de colonización y especiación de la flora, así como con las condiciones particulares del clima que contribuyen a la formación de adaptaciones notablemente diferentes a otras regiones (Sarmiento *et al.* 2002).

Los Andes venezolanos se extienden desde el páramo de Tamá (ramal NE) hasta la Sierra de Perijá (ramal N), ubicados geográficamente en las latitudes 07° 30' y

10° 10' N y las longitudes 69° 20' y 72° 50' W. Sin embargo, es de resaltar que la mayor superficie de páramo se ubica en el ramal NE, principalmente sobre los estados Táchira, Mérida y Trujillo, con una superficie de aproximadamente 1.000 km² y por encima de los 3.000 m de altitud, cota sujeta a variaciones locales tanto topográficas como climáticas (Monasterio & Reyes 1980, Monasterio & Molinillo 2003).

En los Andes venezolanos, la variabilidad altitudinal y de patrones climáticos, determina los diversos tipos de ecosistemas naturales y sistemas productivos agropecuarios presentes; los cuales se muestran en pequeñas extensiones que varían como patrones en bandas o cinturones de vegetación, o también exhibiendo una distribución en mosaico o en gradientes ecológicos en el mismo piso altitudinal. No obstante, Monasterio (1980b) define dos pisos altitudinales: el andino, ubicado entre los 3.000 m y 4.000 m de altitud, y el altoandino, por encima de los 4.000 m hasta el límite inferior de los glaciares. En todo caso, estos pisos altitudinales exhiben diferentes tipos de vegetación constituidos por una amplia variedad de asociaciones vegetales (Monasterio 1980b).

La zonación vertical de la agricultura está dada no sólo por el suelo, la precipitación y la temperatura, sino también por los ritmos diarios de la mayoría de las variables ambientales. Se tiene que las heladas nocturnas y su frecuencia determinan, en parte, el límite superior de la zona agrícola. Sin embargo, en la franja agrícola se pueden obtener cosechas en cualquier época del año ya que se dispone de un periodo lluvioso que puede durar unos seis meses por año y un periodo seco con un mínimo de cuatro meses, donde se complementa con el riego. Esto último permite considerar al páramo como ambiente favorable para desarrollar actividades agrícolas (Monasterio 1980a).

Al mismo tiempo, esta región paramera carece de rebaños autóctonos que pudieran haber sido domésticos y no brinda pasto natural como buen recurso forrajero. De ahí que la actividad de pastoreo que se observa no es muy antigua: se estableció a partir del siglo XVI luego que los españoles introdujeron animales (especialmente ganado bovino) traídos desde Europa, y alimentados por forrajes

alternativos de rastrojos y barbechos dejados por cultivos de trigo y papa (Velázquez 2004).

Los estudios arqueológicos señalan que la región andina en Venezuela estuvo poblada en tiempos prehispánicos por aborígenes que utilizaron los Altos Andes más como zona de paso a regiones más bajas, lugares de cacería y escenarios de prácticas religiosas (Monasterio 1980a). Las poblaciones se asentaron en los altos valles y bolsones intermontanos más secos, constituyendo lo que Monasterio (1980a) definió un “*poblamiento discontinuo de carácter insular*”.

En la época colonial ocurre la expansión de la superficie agrícola con el sucesivo proceso de erosión y degradación, agravado por el pastoreo de ganado bovino y equino introducido. En este sentido se comprende que la vegetación de los Altos Andes no estuvo impactada por el pastoreo extensivo de animales, al menos domésticos, sino a partir de este momento. En efecto, aumentó la cría de ganado bovino, equino (caballos, asnos, mulas), ovino y porcino, junto con un amplio comercio de sus derivados (cuero, cebo, jamones, carne salada) (Febres Cordero 1960, Velásquez 2004).

Con la introducción del cultivo de trigo, predominó la agricultura cerealera de secano, marcada por prácticas agrícolas foráneas como el uso de la yunta de bueyes y el arado de madera, las *eras* para trillar y los molinos (Monasterio 1980a). Sin embargo, en estos valles y bolsones intermontanos la agricultura triguera coexistió con la de tubérculos, separados espacialmente por sus diferentes requerimientos ecológicos. Los tubérculos, principalmente la papa (*Solanum tuberosum*), siguieron ocupando los depósitos aluviales de terrazas y abanicos de fondo de valles, mientras que el trigo (*Triticum vulgare*) fue ubicado en las laderas contiguas.

Estos dos cultivos sufrieron cambios en la proporción de las superficies cultivadas desde el auge del trigo en los siglos XVI y XVII con excedentes comerciales y una papa para autoconsumo, hasta el actual cultivo de papa comercial y sólo relictos del cultivo de trigo (Velázquez 2004). Al mismo tiempo, el “*poblamiento*” aumentó en función de su conexión con las rutas de comercio y comunicación terrestre que

convergían a los puertos del Lago de Maracaibo y a los Llanos Venezolanos (Velázquez 1995). Estas rutas de comercio y comunicación las establecieron los españoles aprovechando las rutas conocidas por los indígenas, y como medio de transporte introdujeron la recua (arreas de mulas) que vino a aumentar la carga animal para la región. Sin embargo, la construcción de la Carretera Trasandina, puesta en servicio desde 1926, dejó en desuso estas rutas y la introducción del automóvil desplazó la recua.

Jáuregui (1987) reporta, para lo que correspondía al Distrito Rangel (área de Mucuchíes), un inventario de 3.000 bovinos (vacas, bueyes y terneras) y 13.350 equinos (caballos, yeguas, mulas, burros) entre otros animales, como datos que fueron colectados y ordenados para ser publicados en 1887. Pero, el Censo Agropecuario de 1985 del Ministerio de Agricultura y Cría, para el actual Municipio Rangel, fue de 3.281 bovinos y 498 equinos, mostrando un mantenimiento de los bovinos y una disminución significativa de los equinos. Resulta claro que la densidad del ganado, desde su introducción, ha sufrido fluctuaciones dependiendo de su utilización, y esto históricamente representa una carga animal excesiva que sin duda ha tenido un efecto sobre los ecosistemas de páramo.

En la actualidad los altos valles y los bolsones más secos siguen siendo las zonas más explotadas como agroecosistemas, manteniéndose la misma superposición de los asentamientos humanos (Monasterio 1980a). La ganadería extensiva se continúa practicando hacia los pisos andino superior y altoandino con carácter comunal, esto es, cada agricultor tiene derechos de uso específico sobre estas tierras para el pastoreo de sus animales, para engorde y destinados a la reproducción (Molinillo 1992, Pérez 2000); y, aunque se había reducido la cría de otros rebaños, está apareciendo de nuevo a pequeña escala la dedicación a la cría de ovinos, particularmente en el piso andino, con el propósito de obtener lana para la elaboración de prendas de vestir ofertadas al turismo.

Para el caso de la Sierra Nevada de Mérida, Pérez (2000) señala que en la microcuenca de Gavidia no existen prácticas destinadas a mejoramiento de pastizales, ni rotación de pastos, ni oferta de forraje, para proveer alimento

adicional a los animales durante la época seca, más que afrecho y sal. Esto mismo puede extenderse a la microcuenca de Mixteque donde el uso de la tierra esta destinado en buena parte a una agricultura bastante intensiva, especialmente de papa, donde sólo una pequeña fracción se deja en descanso (Smith *et al.* 2007). Así, se comprende que se trate de dejar el mayor tiempo posible estos animales en los pisos andino y altoandino, por encima de la franja agrícola.

Cabe señalar la actividad turística, creciente hoy día, como otra de las prácticas de uso en la región andina, basada en recorridos a caballo o mula hacia parajes cercanos de belleza escénica y a través de algunos de los antiguos *caminos reales o de recuas* que en la actualidad se han rescatado como rutas turísticas. Esta actividad está estimulando de nuevo la adquisición de caballos y mulas, y origina grandes concentraciones de equinos en sitios turísticos, en las temporadas altas de visita. ¿Dónde son mantenidos estos animales una vez que baja la temporada de turismo? ¿Qué impacto tienen estos recorridos? No se han realizado estudios al respecto. No obstante, Pérez (2000) menciona, para el caso de la dinámica pastoril en el valle de Las Piñuelas en Gavidia, que el ganado ovino se mantiene permanentemente en el piso agrícola; mientras que periódicamente bueyes, toros, caballos, mulas y vacas en estado de gestación y paridas junto a sus becerros, son bajados de los pisos andino superior y altoandino para participar en las labores agrícolas, turísticas, de reproducción y producción de leche, de forma análoga a la dinámica pastoril descrita por Molinillo (1992).

El turismo rural esta avanzando hacia los pisos altoandino y periglacial, donde se encuentra un gran número de humedales únicos, sin conocerse el impacto que puede estar provocando esta nueva actividad.

Para los pobladores de la zona, estas prácticas agrícolas, pecuarias y de turismo constituyen actividades importantes, donde el beneficio de tener ganado (bovino, equino y ovino) se ha convertido en una condición que puede favorecer la economía rural dependiente de la actividad agrícola (Molinillo & Monasterio 2002) y, más recientemente, de la actividad turística. Sin embargo, estas prácticas están causando deterioro y degradación de este ecosistema, siendo la escasez de agua

para consumo y riego en la actividad agrícola intensiva el principal problema que enfrentan los pobladores, lo que pudiera estar ligado a la degradación que genera el sobrepastoreo y la desecación de los humedales presentes en las tierras altas (Molinillo & Monasterio 2005).

II.2. Los Humedales Andinos y Altoandinos: Ecosistemas estratégicos

La puna y el páramo guardan en común, junto con otros ecosistemas del mundo, la presencia de *humedales*. Este término hace referencia a una amplia variedad de hábitats continentales, costeros y marinos que comparten una característica esencial: *sobresaturación de agua*. Generalmente se los identifica como áreas que se inundan temporalmente, donde la capa freática aflora en la superficie o en suelos de baja permeabilidad cubiertos por agua poco profunda. No obstante, la Convención sobre los Humedales los define como “*las extensiones de marismas, pantanos y turberas, o superficies cubiertas de agua, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporales, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluidas las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda de seis metros*” (RAMSAR 1971).

La Convención sobre los Humedales es un tratado intergubernamental aprobado el 02 de febrero de 1971 en la ciudad de Ramsar (Irán), relativo a la conservación y el uso racional de los humedales. A pesar de que el nombre oficial de la Convención de Ramsar se refiere a los humedales de importancia internacional que protege la flora y fauna de estos ecosistemas, especialmente como hábitat de aves acuáticas, con los años su enfoque se ha ampliado y actualmente se utiliza el nombre de *Convención sobre los Humedales* (RAMSAR 1971).

Siguiendo este planteamiento, se quiere proteger los ambientes de páramo y sus humedales considerados de importancia internacional, y para ello la World Wildlife Fund (WWF) propone una nueva forma de llamarlos: “*complejo ecorregional andes del norte, CEAN*”, para orientar su trabajo. Como ejemplo, la Laguna de la Cocha o lago Guamués, mediante el Decreto 698 del 18 de abril de 2000, fue inscrita por Colombia como humedal de importancia internacional dentro del convenio

Ramsar, siendo el primero con esta calificación en la zona andina (RAMSAR 2005).

Así, en los diferentes países Andinos, organizaciones nacionales e internacionales han buscado mejorar la colaboración a nivel interinstitucional para el estudio, conservación y uso racional de los humedales andinos y altoandinos. En la *II Reunión Regional Panamericana* realizada en Guayaquil en julio de 2002, se creó un grupo compuesto por representantes de ocho países: Argentina, Bolivia, Colombia, Costa Rica, Chile, Ecuador, Perú y Venezuela, y por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), World Wildlife Fund (WWF), Wetlands International, BirdLife International, el Grupo Internacional de Trabajo en Páramos (Grupo Páramo) y el Grupo de Conservación de Flamencos Altoandinos (GCFA), que actúan como organizaciones de apoyo para promover acciones para la conservación y uso sostenible de los humedales (RAMSAR 2002).

Por eso la Convención Ramsar ha planteado desarrollar el proyecto “*Corredor de humedales altoandinos estratégicos en el complejo ecorregional andes del norte*”, el cual implementa recomendaciones de la *II Reunión Regional Panamericana* que destaca la importancia de que los humedales de páramo deben ser declarados como humedales importantes dentro de la Convención Ramsar, resaltando que en los distintos países andinos existe un complejo de diferentes áreas estratégicas de páramo, incluyendo algunas que atraviesan fronteras.

Desde el punto de vista biogeográfico, Venezuela es una región neotropical que presenta cuatro provincias biogeográficas definidas: caribeña, andina, guayanés y amazónica, cada una con tipos de humedales acordes a las características geográficas (Rodríguez 1999). De este modo, los humedales presentes en los Andes venezolanos se pueden encontrar en la faja que ocupa los pisos andino (3.000 m a 4.000 m) y altoandino (por encima de 4.000 m) de la Cordillera de Mérida bajo la forma de quebradas, lagunas permanentes o temporales, turberas, ciénagas, pantanos, fangales, esteras y bofedales (Rodríguez 1999, Molinillo & Monasterio 2005). Ocupan superficies no muy extensas que varían entre 5 y 150

ha, y se localizan en fondos de valles glaciales y fluvioglaciales, siguiendo los cursos de agua por encima de los 3.000 m de altitud (Molinillo & Monasterio 2005). Hernández (2004) propone una clasificación de 7 grupos en función de que los humedales se localizan en menor área superficial, mayor pendiente y mayor grado de insularidad, en relación con los humedales de la región de la puna, y a partir de la clasificación de humedales continentales propuesta por la Convención Ramsar (1971), que adaptó Rodríguez (1999) para los humedales de Venezuela:

1. Lagunas de origen glacial
2. Afloramientos de agua permanentes y/o estacionales (nacientes y ojos de agua)
3. Sistemas fluviales permanentes y/o estacionales (quebradas, afluentes y cauces de río)
4. Pantanos permanentes y/o estacionales
5. Ciénagas bajo la influencia de congelamiento diario
6. Turberas
7. Céspedes andinos sobre fondos de valle

La Cordillera de Mérida está constituida por diez grandes cuencas que abarcan aproximadamente 2.730 Km² de área de páramo, de las cuales más del 80 % están protegidas por alguna figura de Área Bajo Régimen de Administración Especial (ABRAE). Sin embargo, Molinillo y Monasterio (2005) señalan que todos estos páramos están sometidos a la acción del pastoreo extensivo de ganado bovino y equino, especialmente los humedales localizados en ambos pisos, andino y altoandino. El ganado se concentra con frecuencia en las partes más húmedas de los fondos de valle. Estas áreas son las que Molinillo (1992) llama “pastizal paramero andino” y las describe como pastizales húmedos compuestos por una asociación de *Calamagrostis-Carex-Muehlenbergia*, que ofrece mayor y mejor forraje que las otras formaciones vegetales del páramo, lo cual favorece el pastoreo ofreciendo recurso forrajero a los animales incluso durante la época seca en que gran parte de la vegetación disminuye su productividad.

A título ilustrativo, en el páramo El Banco, actualmente la agricultura constituye el principal uso de la tierra por debajo de los 3.500 m con cultivos de papa, ajo, zanahoria, cebada y trigo. Molinillo y Monasterio (2005) encontraron que la agricultura intensiva depende de la provisión y regulación hídrica generada principalmente por el 5 % de la superficie total de la microcuenca, que corresponde a humedales, de donde llevan el agua a través de tuberías hasta tanques de almacenamiento comunitario para ser distribuida entre los usuarios.

Por encima de esta cota, los páramos son utilizados de manera comunitaria para el pastoreo extensivo, que se realiza sin control ni rotación alguna; pero con derechos legales de pastoreo que autoriza a los pobladores a tener esencialmente animales bovinos y equinos pastando libremente la mayor parte del año. Los pobladores solo los bajan cuando los requieren para los diferentes periodos de labores agrícolas. Sin embargo, una vez al mes cada dueño sube a reunir sus animales para controlar su estado de salud (Molinillo 1997, Molinillo & Monasterio 2005). Esta forma de tenencia de la tierra son las llamadas *posesiones comuneras* que según relata Velásquez (2004) se remontan a los resguardos de indios durante la colonia:

En este tipo de tierras no existían linderos individuales sino de la propiedad en general. Un grupo de familia detentaba un derecho de propiedad hereditario denominado "derecho de páramo". Estas tierras eran utilizadas para el pastoreo y el cultivo (entrevista al productor Jesús Molina. Mucuchíes, 31.5.1997). Los derechos permitían que otras personas vecinas utilizaran estas tierras sin que pagaran renta alguna....

Molinillo y Monasterio (1997) señalan que la disponibilidad de agua a lo largo del año y la frecuencia e intensidad de pastoreo determinan la composición de la vegetación en los diferentes humedales. Así se tiene que los céspedes anegados están dominados por escasas especies de ciperáceas y son poco visitados por el ganado (bovino y equino), los céspedes estacionalmente inundados son más frecuentados por estos herbívoros y presentan mayor diversidad, en particular en especies de gramíneas y ciperáceas, pero cuando existe un efecto de

sobrepastoreo la dominancia de especies corresponde a familias como malváceas, geraniáceas y asteráceas, incrementando las especies colonizadoras.

Por otra parte, Molinillo y Monasterio (2005) mencionan la importancia de estos humedales como reservorios de agua ya que sus suelos profundos, con abundante materia orgánica y con un microrelieve irregular permiten la retención de grandes cantidades de agua en estas formaciones que se descargan muy lentamente durante la época seca.

De esta manera, el páramo en los Andes venezolanos ha sido señalado como un ecosistema estratégico de conservación por la oferta de bienes y servicios ambientales que ofrece a las poblaciones humanas. Pero, como todos los páramos, es un ambiente con un alto grado de fragilidad ecológica por los crecientes factores antrópicos sostenidos tales como el avance de la frontera agrícola, la ganadería extensiva y el pastoreo asociado a la actividad turística, entre otros. Estas actividades pudieran llegar a causar un deterioro ambiental irreversible que estaría poniendo en peligro la diversidad biológica en general y, concretamente, sus componentes endémicos; así como sus recursos hídricos y paisajísticos.

Se han realizado algunos estudios en torno a los humedales, tales como los trabajos de Molinillo (1992), Hernández (2004), Acevedo *et al* (2006) y Rodríguez (2010), en diferentes microcuencas de la Sierra Nevada de Mérida y de la Sierra de La Culata, que han aportado información importante para comprender su vulnerabilidad, esencialmente a los impactos negativos ambientales y socioculturales de acciones que ocurren dentro y fuera de ellos.

Al respecto, se entiende que entre los componentes más importantes de los humedales están los procesos hidrológicos y ecológicos que en ellos ocurren y la diversidad biológica que sustentan; así como los bienes y servicios que brindan como ecosistemas, entre los que se pueden mencionar la provisión de agua potable, de riego e hidroeléctrica; control de las inundaciones; retención de carbono; y, por otra parte, servicios culturales, educativos y científicos. Es por ello que los humedales se encuentran entre los ecosistemas que están siendo más

amenazados en el mundo, debido a la presión que sobre ellos existe y que puede acentuarse aún más en las próximas décadas por el incremento en el consumo mundial de agua, la pérdida y fragmentación del hábitat, y el cambio climático.

Por tal motivo, la conservación de los humedales debe desarrollarse a través de una utilización sostenible, entendiéndose esto como *"la utilización de componentes de la diversidad biológica de un modo y a un ritmo que no ocasione la disminución a largo plazo de la diversidad biológica, con lo cual se mantienen las posibilidades de ésta de satisfacer las necesidades y las aspiraciones de las generaciones actuales y futuras"* (NACIONES UNIDAS 1992).

II.3. El efecto del pastoreo sobre la vegetación

La herbivoría se puede definir como la relación trófica entre animales y plantas. Pero, en un sentido más preciso, se aplica con frecuencia al consumo de raíces, savia o tejido fotosintético (hojas, brotes y tallos) de las plantas por un animal herbívoro, sea éste invertebrado o vertebrado (Crawley 1983). Sin embargo, la mayor parte de las plantas no son consumidas por la mayoría de los herbívoros, aunque todas son "atacadas" al menos por una especie de ellos.

Desde esta perspectiva, Crawley (1997) señala dos modelos que intentan explicar la dinámica del sistema planta-herbívoro. Uno que plantea que las poblaciones de herbívoros son controladas por depredadores naturales, enfermedades y parásitos (control de "arriba hacia abajo"), y otro que percibe la dinámica planta-herbívoro regulada fundamentalmente por los recursos proporcionados por las plantas (control de "abajo hacia arriba"); es decir, que los herbívoros limitan el consumo de plantas ya sea por un bajo valor nutricional o por la presencia de toxinas y de elementos reductores de la digestibilidad. No obstante, ambos modelos son simples y no muestran la complejidad de los impactos que los herbívoros pueden tener sobre la distribución y la abundancia de las plantas (Crawley 1997).

En todo caso, al considerar el efecto de la herbivoría sobre las plantas se puede reconocer un continuo. En un extremo, el efecto puede ser la muerte inmediata de la planta a causa de todo o casi todo su consumo, mientras que en el otro el efecto

puede ser la eliminación de partes de la planta con daños menores en términos de su supervivencia y fecundidad (Begon *et al.* 1996). Visto de esta forma, se puede distinguir entre estos extremos un amplio espectro de consumidores primarios que estarían clasificados desde verdaderos depredadores hasta herbívoros.

Pero es más frecuente observar herbívoros que se alimentan de hojas o tallos (defoliadores), que depredadores que destruyen totalmente la planta (Begon *et al.* 1996). Así, en sistemas donde dominan las plantas herbáceas y donde los mayores herbívoros son ungulados, el consumo vegetal puede ser muy elevado y la fracción consumida de la biomasa aérea puede permanecer constante de un año a otro o variar considerablemente, dependiendo del sistema (Aber & Melillo 1991).

De manera que una alternativa a la evolución de defensas contra la herbivoría es el desarrollo de respuestas fisiológicas eficaces a ésta. Así, entre los efectos de la defoliación parcial, está la movilización de reservas almacenadas a favor de nuevas hojas a través de la yema de crecimiento; ya que un nuevo crecimiento demanda proteínas, carbohidratos y minerales (elementos de alto valor nutricional requeridos por los herbívoros). Además, estos cambios fisiológicos pueden dar lugar a una modificación en la tasa de crecimiento, que aunado a cambios de comportamiento, pueden determinar en qué medida la planta es capaz de compensar la pérdida de tejido por herbivoría. Esto sugiere que la herbivoría u otros daños, pueden favorecer una fuerte capacidad de compensación siempre que el riesgo y la magnitud de los daños sea alta (Järemo & Palmqvist 2001). Por consiguiente, en respuesta al pastoreo, algunas especies son capaces de aumentar su tasa de crecimiento dando como resultado que las plantas pastoreadas muestran tasas de crecimiento relativamente superiores que las no pastoreadas. Esto depende críticamente de la frecuencia e intensidad del pastoreo, así como de las condiciones de recrecimiento, antes del “ataque”, que tengan las plantas (Crawley 1997).

Este mecanismo es conocido como *crecimiento compensatorio* descrito por McNaughton (1983) como un conjunto de “cualidades adaptativas” de las plantas a

moderados niveles de herbivoría que le permiten alcanzar un desarrollo completo para su mantenimiento y para su interacción con el medio. En este contexto, los análisis teóricos se basan en un enfoque de costo-beneficio donde los rasgos de la planta son evaluados por medio del incremento del *fitness* relativo o absoluto que puede causar.

Por ejemplo, se sabe que las especies que se desarrollan bajo una fuerte presión de pastoreo pueden movilizar más la reserva de carbono y nitrógeno, almacenada en la raíz, hacia el restablecimiento de la planta y su reproducción. En este sentido se comprende que la interacción entre los herbívoros y las especies de plantas dominantes, en los sistemas de pastizales, han evolucionado hasta convertirse en una relación de beneficio mutuo, es decir, se ha medido altas tasas de fotosíntesis en las hojas producidas después de la defoliación así como menores tasas de respiración debido a la reducción de biomasa aérea, menos auto-sombreado de follaje e incluso la posibilidad de que la saliva de los herbívoros contengan sustancias químicas que estimulan el crecimiento de las plantas (Aber & Melillo 1991). Estos efectos se esquematizan en la figura 1 como una “curva de optimización de herbívoro” que describe la producción primaria neta total (tasa de crecimiento) como una función de la intensidad del pastoreo (herbivoría) (Aber & Melillo 1991, Crawley 1997).

En algunos casos, el incremento de la producción primaria neta (PPN) en plantas puede excederse, de este modo la respuesta ha sido descrita como “sobre-compensación” (Fig. 1), en contraste a aquellos en los que la tasa neta se reduce (baja-compensación) (Begon *et al.* 1996). Así, los principales mecanismos de compensación, a través de los cuales las plantas subsanan los efectos de la herbivoría, según Crawley (1997) son:

- Disminución de auto-sombreado para la sobrevivencia del área foliar
- Aumento de la tasa de fijación de carbono a una determinada intensidad de luz
- Mayor disponibilidad de agua y nutrientes para el tejido foliar no consumido
- Retraso en la senescencia
- Aumento en la duración del periodo de crecimiento

- Redistribución de asimilados hacia la producción de nuevas hojas
- Reducción de nuevos brotes de yemas latentes
- Reducción de la tasa de desprendimiento de flores
- Aumento en la producción de semillas con ritmo variable

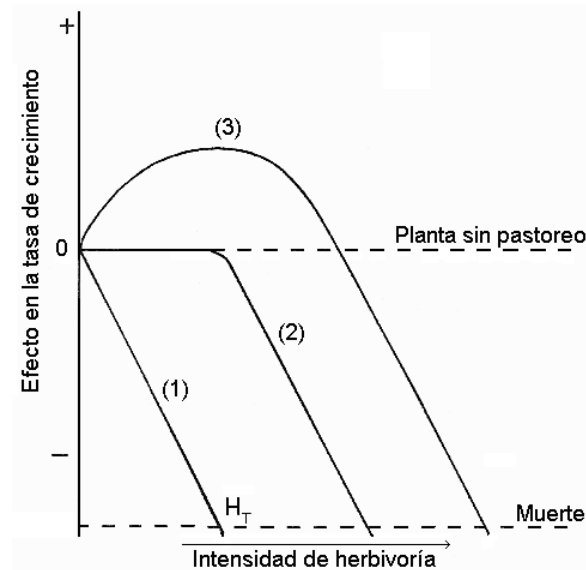


Figura 1. “Curva de optimización de herbívoro” donde la planta muestra tres posibles respuestas a medida que aumenta la intensidad de herbivoría: (1) disminución proporcional directa de la tasa de crecimiento, (2) compensación por bajos niveles de herbivoría, sin pérdida de crecimiento hasta superar un nivel de umbral de herbivoría H_T y (3) sobre-compensación donde los bajos niveles de herbivoría causan un incremento en la tasa de crecimiento. Tomado de: Crawley (1997).

Pero considerar el efecto de la herbivoría sobre las plantas resulta sencillo si se pretende comparar con su efecto sobre la dinámica poblacional de plantas. Sin duda, una de las mayores alteraciones que puede tener efectos drásticos sobre la dinámica poblacional de plantas es el pastoreo de grandes herbívoros, silvestres y/o domésticos, aunque no es fácil de predecir los efectos de ese pastoreo cuando se tiene combinaciones de diferentes eventos de alteración o disturbios como por ejemplo: quemas, extracciones de madera, sequías y defoliación de otros herbívoros como insectos.

Por otra parte, está el papel que tienen los herbívoros en la configuración de las características de los ecosistemas a través del pastoreo, que ha sido bien estudiado en relación con otras importantes interacciones planta-animal, tales como asociaciones microbianas, polinización, depredación de semillas y dispersión de semillas (Archer & Pyke 1991).

El pastoreo es una alteración que modifica la estructura y función de las comunidades vegetales. Estructuralmente, cambia la composición de especies, riqueza, distribución vertical y horizontal, formas de vida, entre otros. Funcionalmente, altera el flujo de energía y el ciclo de los materiales, directamente, a través de la defoliación, el pisoteo y la deposición de heces y orina, y de manera indirecta, a través de la modificación de la composición de especies y las interacciones entre especies (McNaughton 1983, Collins 1987, Altesor *et al.* 2005). En este esquema se incorporan los *disturbios* como un importante agente que afecta la estructura y la dinámica de la comunidad y como un proceso natural que ocurre a diferentes escalas espaciales y temporales, entendiéndose por disturbio cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que altera la estructura de una población, comunidad o ecosistema, y cambia los recursos, la disponibilidad de sustrato o el ambiente físico (Pickett *et al.* 1989).

En efecto, la *hipótesis del disturbio intermedio* ha sido propuesta para explicar el mantenimiento de la diversidad de especies en ambientes terrestres y acuáticos, que propone que la máxima diversidad de una comunidad se alcanza con intensidades medias de disturbio. Cuando los agentes causantes de mortalidad actúan con intensidades intermedias, evitan que las especies más competitivas excluyan a las demás, permitiéndoles permanecer en la comunidad. Si la intensidad del disturbio es baja las especies más competitivas no serán inhibidas y si es alta ninguna de las especies podrá compensar la gran mortalidad causada por el disturbio (Lubchenco 1978).

En este sentido, el pastoreo de herbívoros ungulados nativos es considerado como el principal responsable de mantener una alta diversidad de especies en pastizales naturales, debido al consumo que ejercen sobre las especies

dominantes de la comunidad (Nai-Bregaglio *et al.* 2002). Igualmente, en hábitats con una cantidad de biomasa relativamente alta, el pastoreo de ganado doméstico puede incrementar la riqueza de especies. La relación hipotética entre el pastoreo y la riqueza de especies se puede entender en el contexto de la relación inversa entre la riqueza de especies y la biomasa (Fig. 2). La riqueza es baja a altos niveles de biomasa, pero a medida que la presión de pastoreo genera una reducción en la biomasa a niveles intermedios, la riqueza se incrementa. Pero conforme la presión de pastoreo aumenta más allá de la intensidad moderada y la biomasa continúa reduciéndose, la riqueza de especies declina al mismo tiempo (Fulbright & Ortega-S 2007).

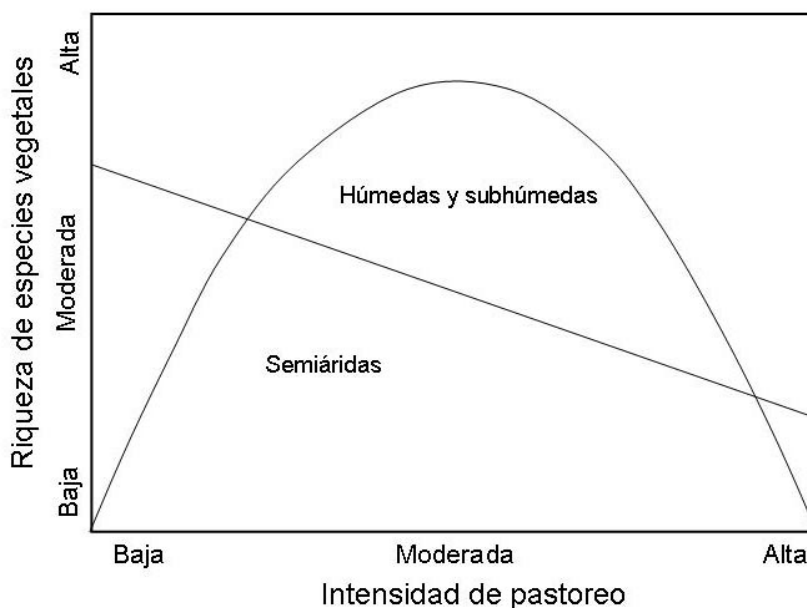


Figura 2. Relaciones hipotéticas entre la intensidad de pastoreo y la riqueza de especies. En regiones bioclimáticas húmedas y subhúmedas la riqueza de especies es baja a altos niveles de biomasa y es más alta a niveles moderados de intensidad de pastoreo, en regiones semiáridas la riqueza de especies podría decrecer con el incremento en la intensidad de pastoreo. Tomado de: Fulbright & Ortega-S (2007).

Fulbright y Ortega-S (2007) señalan que en hábitats semiáridos con una larga historia de pastoreo severo, la riqueza de especies puede disminuir paulatinamente con la presión del pastoreo dado que las especies poco comunes

que son menos tolerantes al pastoreo empiezan a desaparecer. En hábitats semiáridos que han sido pastoreados severamente por menos tiempo la riqueza de especies puede decrecer abruptamente con el aumento de la presión del pastoreo. De hecho, el pastoreo de ganado doméstico puede servir como una herramienta de manejo de hábitats para incrementar las plantas herbáceas en suelos fértiles en ambientes húmedos y subhúmedos dominados por gramíneas de porte medio y alto donde el pastoreo reduce la cobertura.

También Nai-Bregaglio *et al.* (2002) señalan que la presencia o incorporación de herbívoros ha comenzado a significar un importante componente en planes de manejo para el mantenimiento y restauración de la diversidad. Sin embargo, la diversidad de especies no siempre es incrementada por el pastoreo y depende, entre otras cosas, del tipo de herbívoros y de la intensidad de la herbivoría o de las condiciones del suelo y el clima (Molinillo 1992). Los efectos del pastoreo pueden variar grandemente como consecuencia de prácticas culturales locales o regionales, o regulaciones. Sin embargo, es probable que esos efectos sean relativamente más graves en ambientes menos áridos donde la producción de gramíneas y forrajeras es mayor y ofrece más biomasa para ser removida por pastoreo.

La humedad del suelo es la clave que sintetiza la acción del clima, el suelo y la vegetación sobre el balance hídrico y su dinámica sobre las plantas. En los ecosistemas áridos y semiáridos, la transpiración es la más importante pérdida de humedad y, por lo tanto, la vegetación asume el papel dominante en la regulación local del agua del suelo a través del control estomático, así como el equilibrio en la determinación de sus propias condiciones. Esto disminuye la pérdida de agua interna y del suelo, y maximiza la ganancia de carbono fotosintético. Sin embargo, cuando la humedad del suelo es alta, la tasa de evapotranspiración depende principalmente de las características morfológicas de la planta (Ej.: índice de área foliar) y de las condiciones climáticas (Ej.: velocidad del viento, temperatura del aire, humedad relativa, entre otras) (Rodríguez-Iturbe & Porporato 2004).

Por otra parte, la humedad del suelo tiene una importante influencia sobre la cantidad y calidad de la hojarasca, especialmente sobre la relación carbono/nitrógeno (C/N), que a su vez afecta las tasas de descomposición de la materia orgánica del suelo (MOS). Esta MOS contribuye a mantener altos niveles orgánicos en el suelo, que protege los nutrientes esenciales asociados contra la mineralización y su pérdida desde el suelo. Sin embargo, está sujeto a fluctuaciones inducidas por la variabilidad hidrológica y climática, así que todo el ciclo de carbono en el suelo es sensible a disturbios externos (Rodríguez-Iturbe & Porporato 2004).

En este sentido, Coughenour (1991) destaca que tanto las poblaciones nativas como el ganado doméstico presentan problemas similares en el intento de interpretar los patrones de distribución espacial de ungulados y sus efectos sobre la vegetación y el suelo. Con frecuencia, el sobrepastoreo, y la subsiguiente degradación de los ecosistemas de pastizales o áreas de pastoreo, se atribuyen al manejo inadecuado de la distribución espacial del ganado. Entendiéndose así que la sostenibilidad de los ecosistemas se ve afectada por las interacciones entre los movimientos de animales y su abundancia, el crecimiento de las plantas, la respuesta de las plantas al pastoreo, y la estructura física del paisaje.

II.4. La actividad del pastoreo y su impacto sobre los humedales

El pastoreo es una actividad económica en la cual el ser humano vive en una estrecha relación con rebaños de animales domésticos, que no abarca la ganadería vacuna comercial en gran escala ni la cría de un pequeño número de cabezas de ganado en predios agrícolas. Así, se conocen dos modelos básicos de pastoreo: el pastoreo nómada y la trashumancia.

La estepa de Asia es la región clásica del pastoreo nómada. Estudios arqueológicos de esta región han permitido afirmar que el pastoreo apareció a principios del primer milenio a. de C. en la cuenca del Minusinsk, un área marginal entre la estepa y el bosque estepario, donde se encontraron restos de animales propios del pastoreo nómada: ovejas, caballos, bovinos y camellos (Palerm 1997).

Actualmente existen numerosos grupos que mantienen la cultura de pastoreo nómada, entre ellos se pueden mencionar: los pastores beduinos en Arabia Saudita, Siria, Jordania, Irak e Israel; los de la meseta tibetana; los de Turkana (Kenia); los Jie de Uganda; los del delta del Níger del Sahel (África) y los masais en Kenia (Coughenour 1991). No obstante, esta actividad pastoril ha entrado en conflicto con otras formas de uso de la tierra. La agricultura y otras formas de desarrollo económico a menudo restringen las rutas tradicionales o se oponen completamente a estas prácticas ancestrales de pastoreo. Curiosamente Coughenour (1991) afirma que cuando se producen estas alteraciones, el resultado usual es algún tipo de sobrepastoreo.

En contraste, la trashumancia es mejor conocida en regiones tropicales con zonas de clima ecuatorial y monzónico, o bien regiones de zonas templadas con valles y montañas cubiertas de nieve en invierno, que provocan diferencias en la producción primaria neta. Esta actividad resulta de aprovechar picos de productividad que existen en lugares y momentos diferentes. Sin embargo, en los países andinos, los sistemas de producción animal varían en función de factores ambientales, tipo de forraje, tamaño y tenencia de la tierra. Entre las especies más importantes se señalan a los camélidos, bovinos y ovinos como fuente de carne, fibra y lana, así como también de reserva económica (León & Izquierdo 1993). Lo que hace que la actividad ganadera en la zona altoandina sea de gran importancia en la economía local de sus habitantes.

La actividad pastoril en las zonas altoandinas se sustenta en los pastos naturales, principalmente en las zonas de mayor altitud, donde los cultivos agrícolas están restringidos o son imposibles de establecer (León & Izquierdo 1993). De acuerdo con Monasterio (1980a), los páramos venezolanos han sido utilizados como áreas de pastoreo desde la época de la colonia, donde el ganado bovino y equino, introducido por los españoles, pastaba principalmente en los altos valles glaciares. Como esta práctica se ha mantenido hasta la actualidad, en algunos páramos de la Cordillera de Mérida se continúa observando estos animales.

Por encima de la frontera agrícola, las formaciones de páramo exhiben un mosaico de vegetación, representado por una elevada heterogeneidad y diversidad, que determina diferentes ofertas de pasto natural como forraje en cuanto a la calidad, su distribución espacial y ritmos productivos. No obstante, Molinillo y Monasterio (2002) señalan que la baja palatabilidad para los animales domésticos y los requerimientos ecológicos de éstos, han limitado el espacio potencial de pastoreo, concentrándolo en pocos lugares de mayor capacidad de carga. Esto son los humedales, caracterizados por formaciones vegetales herbáceas densas y bajas, ubicados en los fondos de valles glaciares y rellenos de laderas, dependientes de patrones de drenaje y humedad, que han sido llamadas ciénagas y céspedes (Molinillo 1992, Molinillo & Monasterio 2005).

Particularmente, en los céspedes de los pisos andino y altoandino se encuentra el pasto de mejor calidad, esto es menos del 10 % de la superficie vegetal, que permanece verde aún en la época seca. Molinillo y Monasterio (2005) señalan que en estos céspedes se modifica la diversidad de acuerdo con la intensidad de pastoreo: con baja frecuencia de pastoreo e inundado, el césped está dominado por algunas especies de ciperáceas; con pastoreo moderado y estacionalmente inundado, aumenta la diversidad vegetal apareciendo especies de gramíneas, poligonáceas, asteráceas y geraniáceas; pero con sobrepastoreo, el césped puede llegar a degradarse dominando especies de malváceas, geraniáceas y asteráceas, y aumentar las especies colonizadoras nativas y exóticas que desplazan a las especies endémicas de los páramos venezolanos.

Igualmente, Molinillo (1992) destaca, para el caso del páramo en particular, que la diversidad podría ser mayor a presiones ligeras o moderadas de pastoreo, disminuyendo incluso la superficie de suelo desnudo. Sin embargo, el sobrepastoreo podría alterar la vegetación al punto de generar erosión y pérdida de la productividad (Adler y Morales 1999). En cuanto a la topografía, Verweij y Budde (1992) encontraron que en las laderas de inclinación moderada se tiene un pastoreo con intensidad intermedia que genera una disminución de la cobertura, altura y diámetro de las macollas, y un aumento del porcentaje de suelo desnudo y del impacto de pisoteo. Al mismo tiempo se tiene que en los fondos de valle, el

pastoreo se asocia con el desarrollo de una cobertura vegetal cerrada de pastos bajos.

Cabe destacar que en algunas áreas de la región andina se practica la agricultura de barbecho, sistema donde se deja en descanso las parcelas de cultivo por varios años. Pérez (2000) demostró que estas parcelas son fuente importante de forraje cultivado (Ej.: avena) para los animales domésticos, que son mantenidos en el piso agrícola.

También, Sarmiento (2006) analizó la tasa y los mecanismos de regeneración del páramo después de una perturbación agrícola, tomando barbechos de diferentes edades (inicial e intermedia), y evaluó a través de exclusiones experimentales el impacto del pastoreo sobre la dinámica sucesional (utilizando cargas experimentales moderadas a altas de pastoreo vs. áreas con exclusión). Esta autora reporta que con las cargas experimentales utilizadas se produjo una disminución de la biomasa aérea vegetal, de la diversidad vegetal, y de la abundancia relativa de algunas de las especies, mostrando algunos efectos negativos del pastoreo.

En todo caso Molinillo (1992) indica que se tienen opiniones encontradas en relación a los efectos del pastoreo sobre la vegetación natural, en donde estos factores pueden variar de acuerdo con las características del ambiente, el tipo y densidad animal, la historia del pastoreo y las prácticas implementadas por sus habitantes. De tal modo que cada caso de estudio debe ser analizado de manera particular, en especial cuando se desean establecer estrategias de restauración y manejo del páramo.

II.5. Estrategias comunitarias para la conservación de los humedales

Se tiene que los páramos, en general, se encuentran intervenidos por las acciones del hombre, principalmente por la ganadería, la agricultura y la quema.

Van de Hammen (2002) enfatiza que el deterioro de los humedales tiene consecuencias importantes para el almacenamiento y regulación del agua,

ubicados en los fondos de valles de los páramos relativamente secos, pero también en las laderas, más altas y más extensas a medida que la pluviosidad es mayor en los páramos húmedos de Colombia. Estos humedales son secados, por medio de zanjas, para ampliar las áreas agrícolas y ganaderas, devastando las condiciones del humedal a través de la destrucción de la capa vegetal, la aplicación de agroquímicos y el pisoteo, que afectan considerablemente la capacidad de retención de agua y la calidad del agua superficial e infiltrada.

De hecho, los humedales altoandinos en Venezuela no escapan a esta realidad. Como ejemplo se puede mencionar el trabajo de Molinillo & Monasterio (2005) realizado en la Sierra de La Culata de Mérida, donde se señala que los principales peligros sobre los humedales de El Banco son: el uso excesivo de agua para riego, la transformación para parcelas agrícolas por debajo de los 3.800 m de altitud y el sobrepastoreo de bovinos y equinos, coincidiendo con lo planteado por Van de Hammen (2002).

Por consiguiente, estas amenazas se pueden extender para el resto de los humedales altoandinos, donde estos autores señalan que la tendencia es de intensificar la agricultura en la región, especialmente el cultivo de papa y ajo. El primero se ha asociado a una disminución de la carga ganadera en el piso agrícola y, consecuentemente, a un aumento de la permanencia del ganado en los pisos superiores, concentrados en los humedales. Mientras que el cultivo de ajo implica mayor área de cultivo y mayor demanda de agua, generando nuevas tendencias en el manejo del riego para la comunidad, que pone en riesgo el abastecimiento de agua para los humedales.

Sin embargo, se debe señalar que Molinillo (1992) describe, en los ecosistemas de páramo venezolano, un pastoreo marcado por la realidad histórica del uso de los páramos desde la época colonial, donde sus pobladores han adaptado los movimientos de los animales a las actividades agrícolas y a la disponibilidad de forrajes alternativos (naturales o cultivados). Esto contrasta con las políticas conservacionistas que han adoptado las instituciones estatales, protegiendo estos ambientes bajo la figura de Parques Nacionales, y ha generado grandes conflictos

entre ambas partes. El Reglamento sobre Administración y Manejos de Parques Nacionales y Monumentos Naturales no considera a los páramos como ambientes destinados a la producción (Molinillo 1992); por lo tanto, entra en contradicción con el desarrollo histórico del uso de la tierra de estas áreas y además no responde a los actuales criterios de conservación de recursos (modelo de desarrollo sustentable) donde la agricultura y la ganadería pueden ser compatibles con el mantenimiento de una elevada diversidad biológica, protección de los suelos y protección de los recursos hídricos mediante un uso integrado.

Estos conflictos han generado una firme preocupación de los pobladores de los Andes venezolanos en conseguir soluciones al problema del uso del agua de las lagunas y su evidente disminución. A través de la gestión comunitaria, se ha visto un creciente interés (como en otras regiones del país) de organizarse bajo diferentes figuras con el propósito de conseguir servicios básicos. Tal es el caso de la mayoría de los municipios del estado Mérida con actividad agrícola, donde se observan grupos de agricultores que se han asociado por caseríos bajo Comités de Riego. Esta forma de organización constituye una estrategia para mejorar los sistemas de conducción y distribución de agua en la región. Básicamente utilizan el manejo de riego por aspersión, donde se aplica el agua al suelo en forma de lluvia, en periodos de dos o tres veces por semana. Esta frecuencia se conoce como *turno de riego* y tiene una duración aproximada de dos horas, establecida por los mismos integrantes de los Comités.

Por otra parte, existen numerosas asociaciones con base social abocadas a la conservación y formación ambiental, así como conjuntos de jóvenes conservacionistas que velan por la protección del ambiente, preocupados de cuidar y proteger su entorno. De hecho, el presente trabajo nace de la idea concebida por un grupo de agricultores del caserío Misintá, Municipio Rangel, pertenecientes al Comité de Riego, quienes crearon la figura de Comisario de Ambiente y tomaron la iniciativa de preservar los humedales que suministran el agua para consumo y riego.

Esta disposición generó la Asociación de Coordinadores de Ambiente del Municipio Rangel (ACAR), cuyos miembros coordinan diversas acciones, entre las cuales destaca el encierro parcial o total de numerosas áreas de humedales en los pisos andino y altoandino de ambas sierras: Sierra de La Culata y Sierra Nevada de Mérida (ver anexo), utilizando alambre de púa para cercados y estantillos (listones) de madera. Los *encierros* se iniciaron con el propósito de *resguardar* lo que sus habitantes llaman “*las nacientes*”. Paralelamente realizan jornadas de *forestación* con plantas autóctonas y limpieza de las quebradas.

Esta búsqueda de soluciones a los problemas de su entorno, que evidentemente nace de la misma comunidad, es lo que Suárez de Paredes y Briceño (2003) han señalado como “*expresiones material de una red administradora del patrimonio natural y depositaria de un saber ancestral*”. Es decir, visto desde la perspectiva ecológica, se está entendiendo que el recurso agua puede perderse por un manejo inadecuado del mismo y que son estos humedales los que proporcionan los diversos recursos y beneficios para que sus habitantes puedan sostener actividades tan complejas como la agricultura, la pesca, la ganadería, la artesanía y el turismo, entre otras.

Deliberadamente, estos *encierros* excluyen el ganado (bovino y equino) que ha sido señalado como uno de los principales causantes de la degradación de los humedales por el pastoreo (Molinillo 1992, Molinillo y Monasterio 1997, Molinillo y Monasterio 2005). Por lo tanto, en el presente trabajo se pretende estudiar el cambio en diferentes unidades de vegetación adentro y afuera de los *encierros* del humedal, como ensayos de exclusión de pastoreo, y de este modo contribuir con información cuantitativa sobre el efecto que puede tener esta exclusión sobre la vegetación de los humedales altoandinos y su regulación hídrica.

Y en atención a la problemática sobre la conservación de los humedales, aportar componentes que ayuden en la búsqueda de un mejor modelo de desarrollo que integre el pastoreo como elemento que beneficie tanto a las comunidades agrícolas como a los humedales de los cuales se benefician, no llegando a pensar en la eliminación del ganado como medida de conservación que no ha demostrado

ser efectiva en la disminución de la presión de pastoreo en el páramo. Como lo señalan Molinillo y Monasterio (2005), buscando un enfoque más global y participativo que conjugue los intereses de producción con la conservación del medio.

De esta forma, este trabajo se orienta hacia tres aspectos principales: 1) el impacto de la exclusión de pastoreo sobre la vegetación y el suelo de los humedales; 2) la influencia de la geomorfología y la topografía en estos ecosistemas y 3) la valoración ecológica de la iniciativa comunitaria basada en el cercado de los humedales.

III. HIPÓTESIS

El presente estudio se apoya en humedales que fueron cercados parcialmente por grupos de agricultores del Municipio Rangel, pertenecientes a los Comité de Riego de Mixteque, Los Corrales y Gavidia, levantando cercados de alambre de púa y estantillos (listones) de madera que restringen el acceso del ganado (bovino y equino) a las áreas incluidas de céspedes de fondo de valle y ciénagas.

Estos *encierros* se prestan como ensayos experimentales de exclusión del pastoreo, permitiendo observar cambios de la vegetación y el suelo a lo largo del tiempo comparando las áreas cercadas y no cercadas en diferentes humedales. Por tal razón en el presente trabajo se plantearon las siguientes hipótesis:

- III.1. Se espera que estos humedales presenten una alta heterogeneidad espacial de la vegetación que determinará cambios espaciales marcados en la estructura de la comunidad asociados a cambios en la topografía y geomorfología.
- III.2. Como el principal aspecto del pastoreo es la selección del ganado por especies de plantas preferidas y por porciones específicas de plantas individuales, se puede suponer que, por la alta heterogeneidad espacial de la vegetación del humedal, la magnitud del efecto del pastoreo (defoliación y pisoteo) no sea igual en todas las unidades de vegetación antes de la instalación del cercado. Se puede suponer que hubo mayor presión sobre los céspedes húmedos y menor sobre los céspedes secos y las ciénagas (impacto diferencial del pastoreo en el espacio). Esto, debido a que los céspedes secos están constituidos en gran parte por especies vegetales no forrajeras, y las ciénagas presentan condiciones anegadas que el ganado evita aún cuando ofrecen buena calidad de forraje. Esta heterogeneidad espacial de la vegetación, que se caracteriza por unidades diferenciadas en su composición y estructura, pudiera ser una respuesta a la dinámica de gradientes de humedad y topografía y, secundariamente, a la densidad de pastoreo.

- III.3. Si el pastoreo de ganado bovino y equino en los humedales favoreció la dominancia de unas pocas especies de plantas más resistentes al pastoreo, la reducción de la presión de herbivoría inducida por la instalación del cercado generará un aumento de riqueza y diversidad de especies al permitir el establecimiento y aumento en abundancia de especies menos resistentes a la herbivoría. Esta respuesta será más importante en los céspedes húmedos que en los céspedes secos y en las ciénagas, ya que se presume que los primeros estuvieron sometidos a una mayor presión de pastoreo.
- III.4. Si la exclusión del pastoreo disminuye el efecto de defoliación, donde el ganado consume una parte importante de la biomasa aérea de las plantas, es de esperar que se observe un aumento de la cobertura y biomasa, sobre todo en los estratos superiores de la vegetación. Esta respuesta será particularmente importante en los céspedes húmedos más que en los céspedes secos y en las ciénagas, suponiendo que presentaron mayor presión de pastoreo.
- III.5. Si la exclusión del pastoreo genera un aumento de la cobertura vegetal y de la biomasa aérea, se espera una disminución en las pérdidas de agua del humedal por evaporación de agua libre de la superficie del suelo y por demanda evaporativa.
- III.6. Siendo el pisoteo un efecto importante del pastoreo (daño mecánico), se espera que la exclusión del ganado disminuya la compactación del suelo por este efecto, y, desde la perspectiva ecohidrológica, que esto favorezca la infiltración y la capacidad de almacenamiento de agua en capas inferiores, disminuyendo principalmente la pérdida de agua por escorrentía superficial y por evaporación.

En función de estas hipótesis planteadas se realizó un esquema explicativo de los cambios en los procesos y compartimientos que se esperan estudiar en el presente trabajo, los cuales son ilustrados en la figura 3.

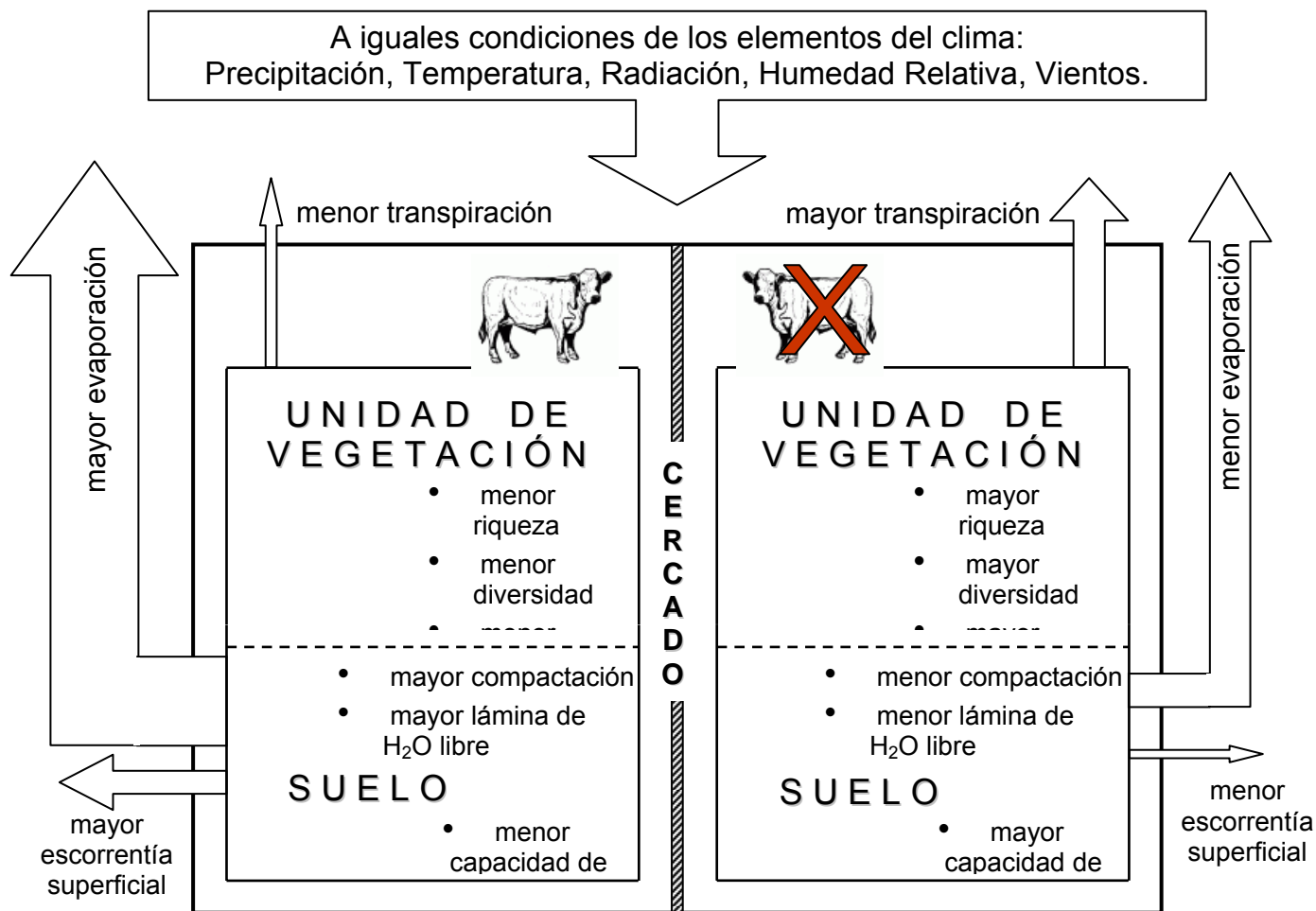


Figura 3. Esquema de los compartimientos y procesos que pueden verse modificados con la exclusión del ganado dentro de los humedales altoandinos, en los Andes venezolanos.

IV. OBJETIVOS

- II.1. Evaluar el efecto de la exclusión del pastoreo (defoliación y pisoteo) sobre la composición y estructura de la vegetación, y el almacenamiento del agua en el suelo, en diversos ecosistemas de humedales altoandinos.

- II.2. Analizar la influencia de la geomorfología y la topografía sobre la estructura de la vegetación y el almacenamiento del agua en el suelo, en estos ecosistemas de humedales altoandinos.

- II.3. Evaluar, desde el punto de vista de su impacto ecológico, la estrategia comunitaria basada en el cercado de los humedales y discutir su aplicabilidad en otros ecosistemas de humedales.

V. MARCO METODOLÓGICO

V.1. Área de estudio: Microcuencas Gavidia y Mixteque

El presente trabajo se realizó en humedales localizados en dos microcuencas ubicadas dentro del Parque Nacional Sierra Nevada sobre la Sierra Nevada de la Cordillera de Mérida, la cual presenta las mayores alturas en Venezuela, sobrepasando los 4.900 m en el Pico Bolívar (Fig. 4).

En 1952, se creó el *Parque Nacional Sierra Nevada* con el propósito de preservar los ecosistemas de mayor altura en el país. Su extensión comprende una superficie de 276.446 ha, de las cuales 75.920 ha (27.46 %) pertenecen a superficie con páramo y 12.320 ha se localizan por encima de los 4.000 m. (Monasterio & Molinillo 2003).

Las microcuencas en estudio corresponden a Gavidia y Mixteque, ambas situadas administrativamente en la Parroquia Capital del Municipio Rangel del Estado Mérida. Igualmente, una y otra se localizan en la cuenca alta del río Chama, muy cerca de la Ciudad de Mucuchíes (capital del Municipio), sobre la margen izquierda del río Chama y captan parte del agua que drena desde la Sierra Nevada hacia esta importante cuenca interandina. Ambas son accesibles a través de un ramal asfaltado de la carretera trasandina vía Mérida-Barinas, que conduce hasta la localidad de Gavidia (Fig. 4).

Microcuenca de Gavidia

La microcuenca de Gavidia está entre los paralelos 08° 35' y 08° 45' LN y los meridianos 70° 52' y 70° 58' LW (Llambí & Sarmiento 1998), ocupando una superficie del orden de las 5.000 ha y altitudes entre 3.200 y 4.300 m (Sarmiento *et al.* 2003) (Fig. 4).

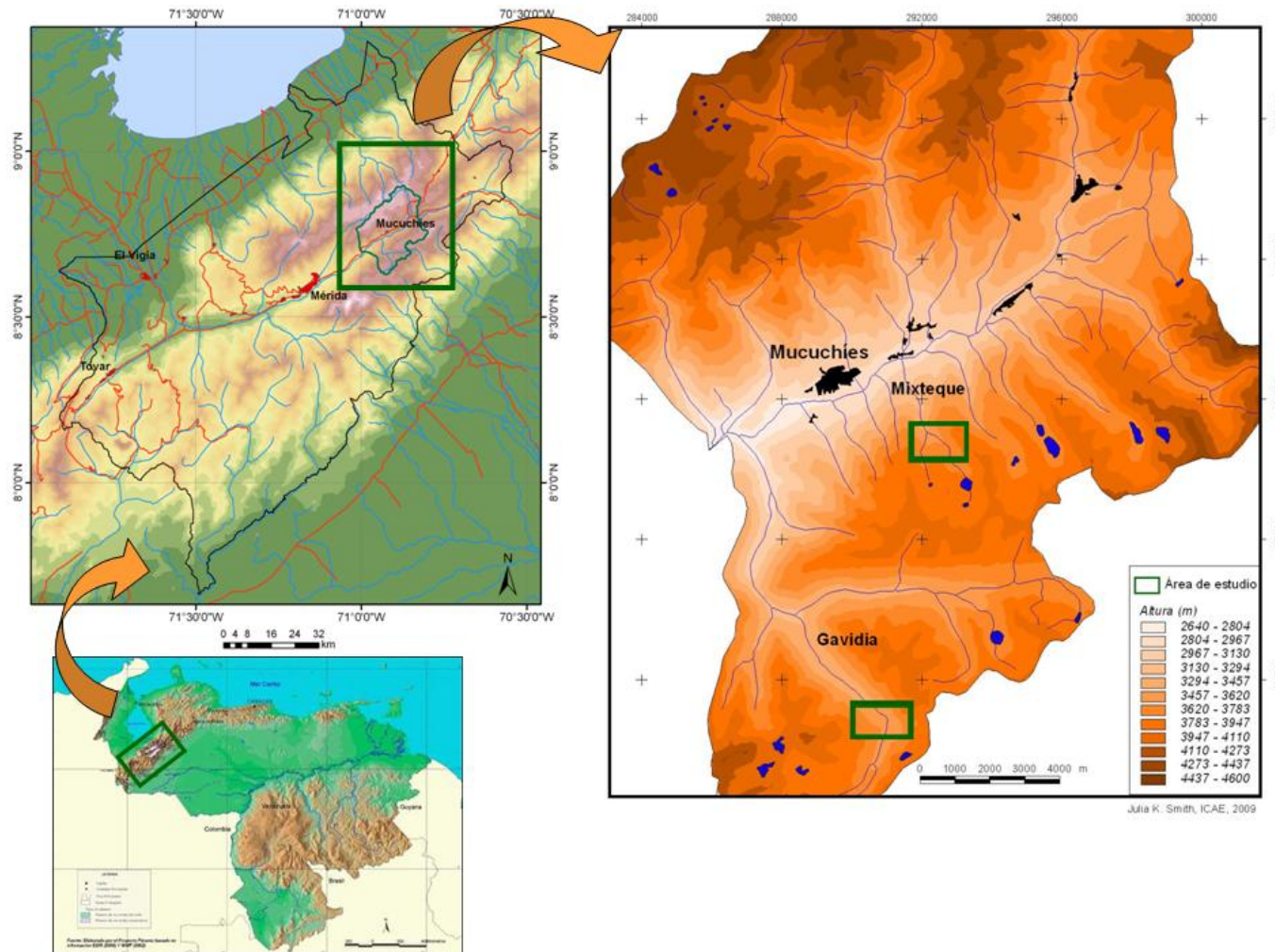


Figura 4. Ubicación relativa de la cuenca alta del río Chama en el Municipio Rangel del Estado Mérida, señalando el área de estudio en las dos microcuencas: Mixteque y Gavidia (rectángulos en color verde). Imágenes elaboradas por: J. K. Smith (2009).

La descripción de los rasgos glaciares en la microcuenca de Gavidia se corresponde con la descripción clásica de toda la Sierra Nevada de Mérida. El modelado glaciar está dado por relictos del tipo glaciar y predominio de los más recientes tipos periglacial y fluvioglacial. De hecho, la microcuenca está integrada por un conjunto de pequeños y estrechos valles fluvioglaciales acompañados, en las zonas más altas, de circos, picachos y afloramientos rocosos, principalmente de esquistos y gneises de la asociación Grupo Iglesias (Monasterio 2002, Sarmiento *et al.* 2003).

Las propiedades edáficas corresponden a suelos inceptisoles (*Ustic humitropept*) con buen drenaje, de textura arcillo-arenosa, horizontes superficiales de 30 a 40 cm de profundidad con contenido alto de materia orgánica (hasta el 20 %), pH ácido (4,25 - 5,5) pero bajo contenido de nutrientes minerales disponibles (Llambí & Sarmiento 1998).

El clima está caracterizado por un régimen unimodal, con una estación seca entre diciembre y marzo y un máximo de precipitación entre junio y julio, y con un total de precipitación anual de 1.380 mm. La temperatura media anual oscila entre los 5 y 9 °C de acuerdo con la altitud. Estas características condicionan una vegetación natural del tipo rosetal-arbustal alto y bajo con predominio de *Espeletia schultzii*, *Hypericum laricoides*, *Arcytophilum nitidum* y *Chaetolepis lindeniana* (Sarmiento *et al.* 2003). También se observan áreas de rosetal-pajonal y arbustales parameros (Fig. 5).

El asentamiento de la comunidad de Gavidia, conformado aproximadamente por 500 personas, se ubica en uno de los valles fluvioglaciales de la zona más baja de la microcuenca (3.000 – 3.700 m de altitud). La actividad agrícola está emplazada al cultivo de la papa para autoconsumo y comercialización, y de manera complementaria a la producción de cereales (avena, cebada y trigo), que se utilizan en la alimentación familiar o como forraje (Monasterio 2002).

Este sistema agrícola incluye largos períodos de descanso de las parcelas, durante los cuales puede llegar a restablecerse total o parcialmente la vegetación natural, el cual genera un paisaje en mosaico donde se observan parcelas

cultivadas entre otras con distintas etapas de descanso y áreas de páramo no cultivadas (Sarmiento *et al.* 2003). Monasterio (2002) describe dos períodos complementarios en el ciclo agrícola: el de cultivo y el de sucesión-regeneración.

El periodo de cultivo se inicia con el arado de la parcela, sea ésta de páramo natural o en alguna fase sucesional, y el número de cosechas consecutivas que se realizan dependerá de la fertilidad en el suelo de la parcela y de la extensión de tierra que disponga la familia; pero en general se cultivaba papa durante tres años consecutivos, cerrando el periodo de cultivo con la siembra de un cereal. En el segundo periodo del ciclo agrícola, la parcela se abandona para que entre en una fase dinámica y activa de sucesión-regeneración y de descanso agrícola que puede prolongarse de 5 a más de 10 años (Monasterio 2002).

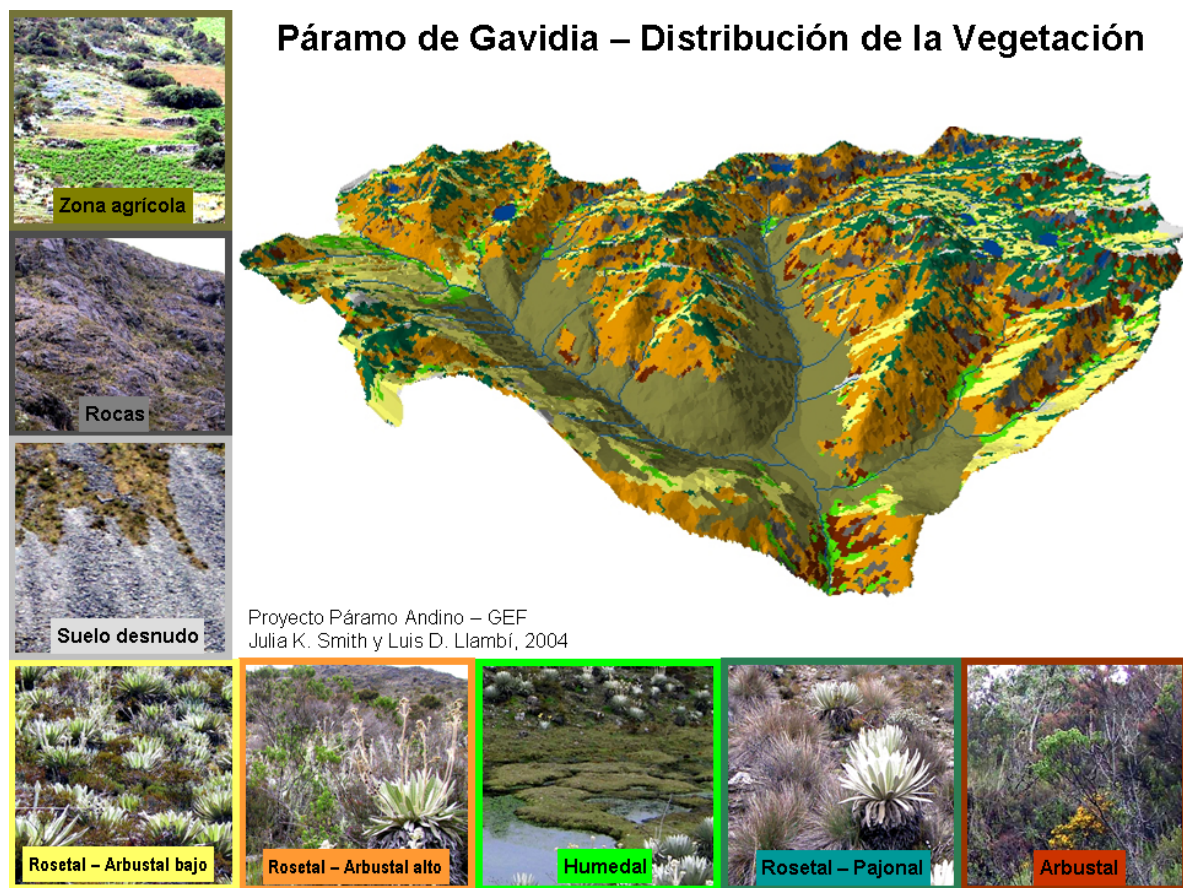


Figura 5. Mapa de vegetación de la microcuenca de Gavidia. Tomado de: Smith y Llambí (2004).

Microcuenca de Mixteque

La microcuenca de Mixteque se ubica entre los paralelos 08° 43' y 08° 46' LN y los meridianos 70° 53' y 70° 66' LW, con una superficie de 1031 ha y alturas que oscilan entre 2.800 y 4.100 m de altitud, conservando dos quebradas que confluyen para dar origen a la quebrada Mixteque, y que son alimentadas por 8 lagunas y 5 humedales ubicados en su parte alta (Smith *et al.* 2007, Rodríguez 2010) (Fig. 4).

El modelado glaciar, al igual que en la microcuenca de Gavidia, describe un modelado de tipo relictual y otros actuales de tipo periglacial y fluvioglacial (Rodríguez 2010). Específicamente se observa la presencia de dos circos con escarpadas paredes compuestas de rocas metamórficas de la asociación Grupo Iglesias, donde sus valles se unen en uno solo hacia la parte media. Por otra parte, existen otras evidencias geomorfológicas que presentan rasgos glaciales erosionales tales como afloramientos rocosos, rocas aborregadas, jorobas de ballenas y escalones glaciares, en las zonas más altas, que frenaron el avance de los glaciares favoreciendo la deposición de till morrenico en sus alrededores e impidiendo la deposición en las formas típica del modelado glaciar, es decir, morrenas laterales, terminales y de retroceso. Solo se evidencian morrenas laterales que conforman la divisoria de aguas. Finalmente, se observa un cono de deyección hacia la parte baja de la microcuenca, que se originó a partir de depósitos fluvioglaciares. En las laderas se observan derrubios rocosos y pequeños talud de gelifracción.

En cuanto a los suelos, Acosta (1975) hace una descripción de los mismos en la parte alta de la microcuenca, encontrando texturas que van entre arcillo-arenosa, franco-arcillo-arenosa y franco-arenosa; pendientes que fluctúan entre 6 y 60 %; horizontes superficiales de 40 a 80 cm de profundidad con contenido de materia orgánica variable (4,4 - 10 %); pH ácido (4,8 - 5,0) y una pedregosidad que cambia entre moderada y alta.

Desde el punto de vista climático, la microcuenca presenta un clima frío diario característico de la alta montaña tropical húmeda, con temperaturas medias

anuales que oscilan entre 2 y 9 °C desde su parte alta hasta la zona más baja, respectivamente. Las precipitaciones tienen un régimen unimodal, con tres meses secos (de diciembre a febrero) donde se presentan las heladas y una precipitación anual de 1.200 mm aproximadamente (Rodríguez 2010).

La vegetación natural corresponde a diferentes formaciones vegetales de los pisos andino y altoandino, presente por encima de los 3.600 m (Fig. 6). Esto es, el páramo andino se encuentra representado por lo menos por dos tipos de arbustal-rosetal dominados por *Espeletia schultzii*, *Hypericum laricifolium* y *Arcytophyllum* sp. Sin embargo, el piso altoandino se caracteriza por presentar un clima más frío (periglacial) que el piso andino, cobertura vegetal menos densa y con especies en rosetas gigantes de varias especies del género *Espeletia* (Molinillo & Monasterio 2005). En este piso, se desarrolla la ganadería extensiva como único uso de la tierra, tanto en laderas de mayores pendientes como en los fondos de valles glaciares cubiertos por céspedes de variada composición y generalmente conformados como humedales (Smith *et al.* 2007).

La actividad humana está dada por el desarrollo de una agricultura intensiva en la parte baja de la microcuenca, principalmente de producción papera, altamente dependiente de agua de riego proveniente del páramo. Esta área bajo uso agrícola corresponde a 427 ha, pero parte de ella traspasa los límites de la microcuenca hacia ambos lados. Encuestas realizadas por Smith y colaboradores (2007) en las fincas de la comunidad, durante el año 2006, mostraron que más de la mitad (69 %) de las fincas son menores a una hectárea, principalmente de tenencia propia (78 %), donde sus propietarios dependen en su mayoría (63 %) solo de lo que producen sus fincas. El resto complementa sus ingresos desempeñando otras actividades (obreros asalariados, socios), generalmente en el sector agrícola.

En las zonas altas de la microcuenca se ubican las áreas de pastoreo y captación del agua. Sin embargo, al mapear la parte baja de la microcuenca, Smith y colaboradores (2007) encuentran que adicionalmente el 42 % de la superficie (187 ha) se destina al pastoreo.

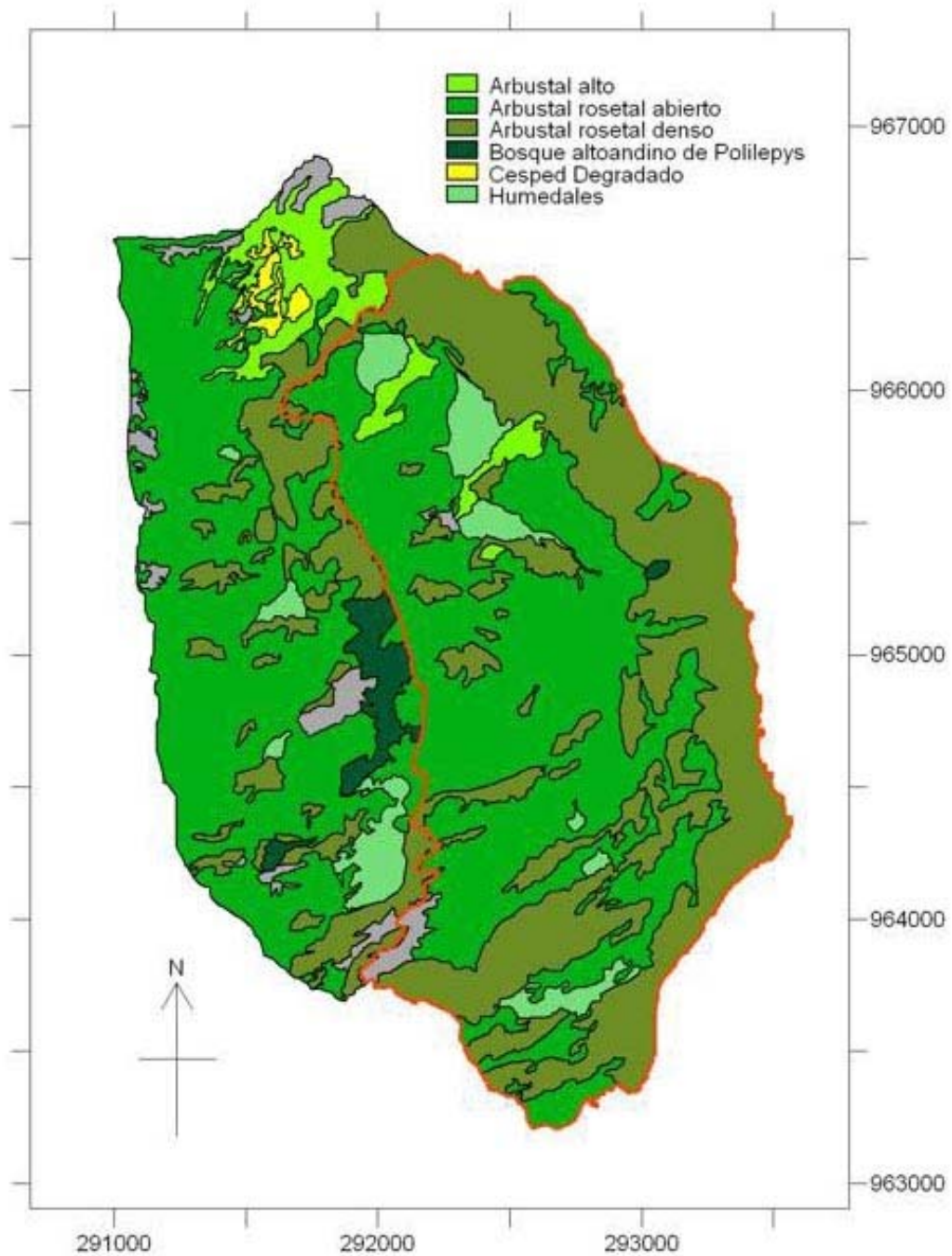


Figura 6. Mapa de vegetación de la microcuenca de Mixteque. Tomado de: Rodríguez (2010).

V.2. Metodología

V.2.1. Selección de los humedales y de las unidades de vegetación

Se realizaron salidas de campo previas con la finalidad de seleccionar los sitios de estudio. Estas salidas correspondieron inicialmente a consultas realizadas a la Asociación de Coordinadores de Ambiente del Municipio Rangel (ACAR), ubicada en la Casa “Fundación Mucusutuy”, en la localidad de Mucuchíes. Estas consultas permitieron conocer el número de humedales que estaban bajo la figura de *encierro*, el lugar donde se encontraban y el tiempo que cada humedal tenía de haber sido cercado por las comunidades vecinas (Anexo 1).

Posteriormente, se realizaron salidas de campo a diversos humedales, en compañía de la Sra. Ligia Parra (Coordinadora de ACAR), para un reconocimiento de ubicación y acceso, y registrar sus características geomorfológicas y de altitud. Los sitios inspeccionados fueron:

1. Páramo Las Viejas (Llano del Hato)
2. Naciente Los Padres (La Musui)
3. Llano del Domo (Valle de Mifafí)
4. Primer encierro de Las Mesitas (El Banco)
5. Primer Pantano (Mixteque)
6. Pantano Grande (Gavidia)

Esta indagación mostró grandes diferenciaciones entre los humedales cercados, determinándose algunos criterios de selección para elegir humedales que pudieran ser comparables en el presente estudio. Los criterios se fundamentaron en que los humedales debían:

- ✓ Encontrarse por encima de los 3.000 m de altitud.
- ✓ Que el cercado asegure la exclusión de ganado doméstico.
- ✓ Tener más o menos el mismo periodo de tiempo de haber sido cercados.
- ✓ Ser de fácil acceso.
- ✓ Estar en una posición topográfica de fondo de valle o unidad geomorfológica de cubetas de sobreexcavación (depósitos fluvio-glaciares).
- ✓ Tener unidades de vegetación equivalentes tanto adentro como afuera del cercado (cercado parcial del humedal) para ser comparables.

Estos criterios correspondieron en su totalidad sólo a tres humedales ubicados en el piso andino de las microcuencas de Gavidia y Mixteque (Fig. 7), pero debido a la heterogeneidad vegetal que presenta el ambiente páramo, y especialmente los humedales, se procedió a definir unidades de vegetación equivalentes que servirían para estudiar cambios en la estructura de la vegetación y cambios en características del suelo tanto adentro como afuera del cercado del humedal, como ensayos de exclusión de ganado.

Para esto se realizaron salidas previas hacia los humedales escogidos, recorriendo el área y estableciendo unidades de vegetación de acuerdo con las descripciones realizadas por Molinillo y Monasterio (2002) y características determinantes del gradiente hídrico: posición topográfica (alta, intermedia, baja), geomorfología y tipo de depósito (aluvial, coluvial o glaciar) (tabla 1 y Fig. 7). Las unidades de vegetación seleccionadas fueron:

1. Césped Seco degradado (CSd): suelos descubiertos y dominados por *Aciachne pulvinata*, *Geranium spp* y *Rumex acetosella*.
2. Césped Seco (CS): sitios con presencia de poáceas así como otras hierbas, arbustos y rosetas gigantes.

3. Césped Húmedo (CH): sitios dominados por un tapiz continuo de algunas poáceas con buena calidad de forraje como *Calamagrostis mulleri*, *Muehlenbergia ligularis* y *Agrostis breviculmis*, y ciperáceas como *Carex albolutescens*.
4. Césped anegado (CA): sitios dominados por poáceas y ciperáceas, con buena calidad de forraje, y presencia de lámina de agua superficial.
5. Ciénaga (I): sitios especialmente dominados por ciperáceas, con abundante agua.

De esta manera, y de acuerdo con los criterios de selección, se tiene que los humedales escogidos para el estudio fueron los siguientes:

La Microcuenca de Gavidia:

Nombre del humedal: “Pantano Grande”

Altura aproximada: 3.520 – 3.560 m de altitud

Área del humedal completo: 3,14 ha

Área cercada: 2,09 ha

Área del humedal cercado: 1,41 ha (44,9 % del área del humedal)

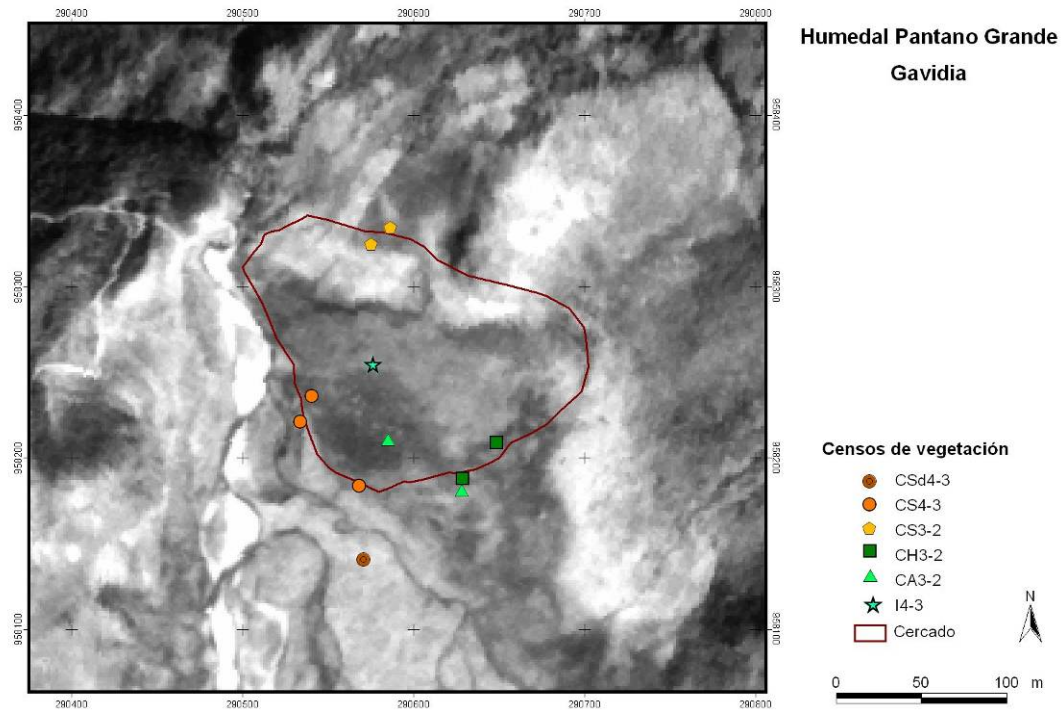
Perímetro del cercado. 566 m

Fecha de cercado: 16/04/2005 (4 años de cercado)

Cercado: con alambre de púa y estantillos (listones) de madera

Acceso al humedal: a 25 minutos de camino después de pasar la carretera asfaltada de la comunidad de Gavidia

A)



B)



Figura 7. Humedal “Pantano Grande” escogido en la microcuenca de Gavidia: **A)** Unidades de vegetación seleccionadas como ensayos de exclusión de ganado (Imagen elaborada por: J. K. Smith, 2009). **B)** Vista panorámica del mismo humedal.

Cubeta de sobreexcavamiento: en el valle de la quebrada Las Piñuelas. Una pequeña morrena terminal represó los sedimentos arrastrados por la quebrada formando el “Pantano Grande” como una gran superficie plana y cenagosa rodeada de conos de deyección y depósitos aluviales y coluviales, cortados en terrazas.

Unidades de vegetación en “Pantano Grande”, Gavidia (Fig. 7):

- Césped Seco degradado sobre depósito fluvioglaciario (CSd4-3G)
- Césped Seco sobre depósito fluvioglaciario (CS4-3G)
- Césped Seco sobre cono de deyección (CS3-2G)
- Césped Húmedo sobre cono de deyección (CH3-2G)
- Césped Anegado sobre cono de deyección (CA3-2G)
- Ciénaga sobre depósito fluvioglaciario (I4-3G)

La Microcuenca de Mixteque:

Nombre de los humedales: “Primer Pantano” y “Segundo Pantano”

Altura aproximada: 3.660 – 3.710 m de altitud, respectivamente

En “Primer Pantano”:

Área cercada: 1,80 ha

Área del humedal cercado: 1,63 ha (90,56 % del área del humedal)

Área ocupada por “Segundo Pantano” no cercado: aprox. 4,40 ha

Perímetro del cercado de “Primer Pantano”: 536 m

Perímetro de “Segundo Pantano”: aprox. 974 m

Fecha de cercado: 16/09/2003 (“Primer Pantano”) (5,5 años de cercado)

Cercado de “Primer Pantano”: parcial, una parte con alambre de púa y estantillos (listones) de madera, la otra limitada por una formación geomorfológica (cordón morrénico).

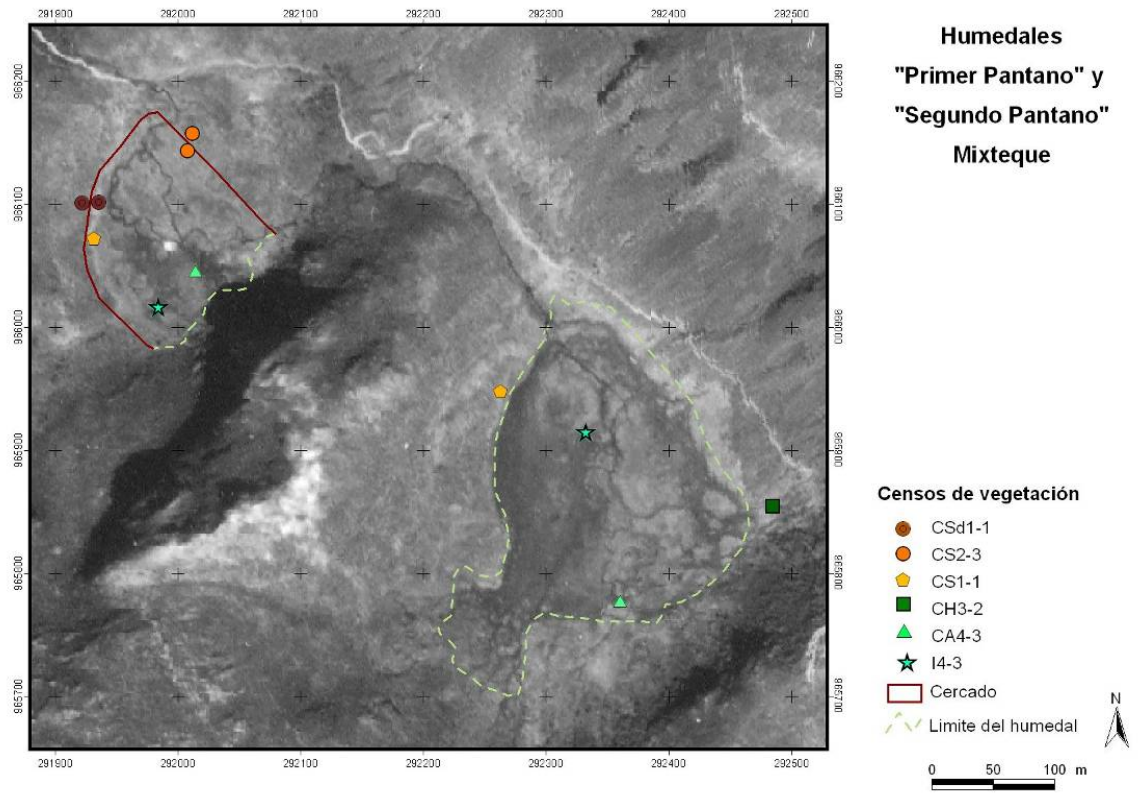
Acceso a los humedales: después de pasar la Comunidad de Mixteque, hora y media de camino hasta el “Primer Pantano” y veinticinco minutos más hasta el “Segundo Pantano”.

En cubetas de sobreexcavamiento se eligieron dos humedales presentes en la microcuenca: el “Primer Pantano” cercado (aprox. a 3.660 m de altitud) y el “Segundo Pantano” no cercado (aprox. a 3.710 m de altitud). Se estudió el segundo pantano ya que el primero no ofrecía todas las unidades de vegetación equivalentes tanto adentro como afuera del cercado (cercado parcial) para ser comparables (Tabla 1). Ambos son producto del sobreexcavamiento de las glaciaciones del último período, que posteriormente fueron ocupados por sedimentos arrastrados por la quebrada Miguago; los cuales se encontraron con un cordón morrénico que actuó como barrera de represamiento formando áreas llanas y cenagosas.

Unidades de vegetación en “Primer Pantano” y “Segundo Pantano”, Mixteque (Fig. 8):

- Césped Seco degradado sobre morrena lateral (CSd1-1M)
- Césped Seco sobre morrena lateral (CS1-1M)
- Césped Seco sobre till morrénico (CS2-3M)
- Césped Húmedo sobre cono de deyección (CH3-2M)
- Césped Húmedo sobre depósito fluvioglacial (CH4-3M)
- Ciénaga sobre depósito fluvioglacial (I4-3M)

A)



B)



C)



Figura 8. Humedales escogidos en la microcuenca de Mixteque. **A)** Unidades de vegetación seleccionadas como ensayo de exclusión de ganado (Imagen elaborada por: J. K. Smith, 2009). **B)** Vista panorámica del humedal "Primer Pantano". **C)** Vista panorámica del humedal "Segundo Pantano".

Tabla 1. Unidades de vegetación muestreadas (transectas) en dos microcuencas de la Cuenca Alta del río Chama, con ausencia (a) y presencia (p) de pastoreo. Mérida, Venezuela.

Humedal	Unidad de vegetación	Unidad geomorfológica	Posición topográfica	Código	# Transectas	
					a	p
Pantano Grande (Gavidia)	Césped Seco degradado	4	3	CSd4-3G	2	0
	Césped Seco	4	3	CS4-3G	4	4
	Césped Seco	3	2	CS3-2G	4	4
	Césped Húmedo	3	2	CH3-2G	4	4
	Césped Anegado	3	2	CA3-2G	4	4
	Ciénaga	4	3	I4-3G	0	2
Total de transectas muestreadas en Gavidia				36	18	18
Primer Pantano (Mixteque)	Césped Seco degradado	1	1	CSd1-1M	2	2
	Césped Seco	1	1	CS1-1M	4	-
	Césped Seco	2	3	CS2-3M	4	4
	Césped Húmedo	4	3	CH4-3M	4	-
	Ciénaga	4	3	I4-3M	4	-
Total de transectas muestreadas en Primer Pantano				24	18	6
Segundo Pantano (Mixteque)	Césped Seco	1	1	CS1-1M	-	4
	Césped Húmedo	3	2	CH3-2M	0	4
	Césped Húmedo	4	3	CH4-3M	-	4
	Ciénaga	4	3	I4-3M	-	4
Total de transectas muestreadas en Segundo Pantano				16		16
Total de transectas muestreadas en Mixteque				40	18	22

Unidades geomorfológicas:

- (1) Morrena lateral o de retroceso
- (2) Till morrénico de fondo de valle
- (3) Cono de deyección
- (4) Depósito fluvio-glaciario (dominancia aluvial)

Posición topográfica:

- (1) Alta: pendientes > 15 %
- (2) Intermedia: pendientes entre 15 y 2 %
- (3) Baja: pendientes < 2 %

V.2.2. Análisis de las unidades de vegetación

V.2.2.1. Muestreo de vegetación:

Se efectuaron censos de vegetación a través de transectas de 10 m de longitud paralelas a la cerca (Fig. 9), separadas aproximadamente a un metro de distancia tanto por adentro como por afuera de ésta, para evitar el efecto de borde (en las zonas muy cercanas a la cerca) (Figuras 7 y 8).

En cada transecta seleccionada, se utilizó el método del “cuadrado puntual” (Bullock 1996) modificado por Sarmiento *et al.* (2003), donde se realizaron mediciones utilizando una varilla de 1 metro de largo graduada cada 10 centímetros, hasta el metro de altura. El procedimiento consistió en colocar la varilla verticalmente cada 10 cm a lo largo de la transecta, hasta completar 100 puntos de muestreo. En cada punto de muestreo se contabilizó los toques individuales de cada una de las especies (Fig. 9).



Figura 9. Método del “cuadrado puntual” utilizado para el muestreo de vegetación.

Se realizaron cuatro transectas réplicas por cada unidad de vegetación, con la excepción de algunas unidades, como se muestra en la tabla 1. En “Pantano Grande” (Gavidia) se efectuaron sólo dos transectas en la Ciénaga (I) y dos en el Césped Seco degradado (SCd) debido a que no se localizaron unidades equivalentes para realizar la comparación y por lo tanto se buscó tener individualmente una referencia de la estructura que presentan estas unidades. Para el caso del Césped Seco degradado (SCd) del Primer Pantano de Mixteque, se realizaron dos transectas tanto adentro como afuera del humedal cercado debido a que ésta unidad de vegetación aportaba una pequeña área de muestreo y, para evitar el efecto de borde, sólo se podían realizar dos transectas.

V.2.2.2. Determinación taxonómica de especies vegetales:

Una parte de las especies vegetales fueron reconocidas en campo por experiencia previa. Sin embargo, otra parte fue colectada para su posterior determinación en el laboratorio, con la ayuda de material bibliográfico (Vareschi 1970) y la base digital Flora del Gavidia (Linnaeus II) elaborada en el 2002 por el Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE).

Igualmente, algunos censos fueron realizados en compañía de la Lic. Ana Escalona quien determinó otra parte del material colectado y de muestras en campo. No obstante, se tiene que buena parte del material esta determinado hasta el nivel de género y especie, solo una pequeña fracción esta en espera de ser determinada.

Por otro lado, se realizó una clasificación de las especies en formas de vida. Esta clasificación es una modificación de las cinco formas de vida propuestas por Hedberg (1986) para la flora afroalpina: graminiformes (hierbas con hojas filiformes o lineales, tallos herbáceos o huecos), herbáceas (hierbas con hojas no filiformes o lineales, pero tallo herbáceo), rosetas acaules (hierbas con tallo aéreo ausente y una roseta de hojas que se expande radial sobre al superficie del suelo), arbustos (planta con ramas delgadas, ramificadas o sin ramificar, y hojas rígidas y coriáceas, pequeñas y revolutas), roseta gigante (planta con un tallo grueso,

ramificado o no, recubierto por una densa capa de hojas secas marcescentes) y cojín (plantas con tallos ramificados, con gran cantidad de internudos cortos, que terminan en una densa roseta de hojas).

V.2.2.3. *Biovolumen y abundancia relativa:*

El número de contactos de cada una de las especies vegetales permite obtener el biovolumen (B_i), de las diferentes especies, como un estimador de la biomasa aérea. El biovolumen se puede calcular a través de la siguiente relación:

$$B_i = \sum_{c=1}^n (Tc_i) / n$$

donde Tc_i corresponde al total de toques de la especie i con la varilla en cada punto de muestreo C , y n es el número total de puntos de muestreo (100 en este caso).

Esta información sirvió para construir una matriz de especies versus sus atributos (Biovolumen). Por otro lado, la abundancia relativa (AR) de cada especie se calculó de la siguiente manera:

$$AR_i = (B_i / B) \times 100$$

donde B es la suma del biovolumen de todas las especies en cada transecta.

V.2.2.4. *Índice de daño (ID):*

Se calculó un índice de daño causado por el pastoreo, ID, para las diferentes especies vegetales a partir de su abundancia relativa encontrada en las unidades con ausencia de pastoreo (a) y en las unidades con presencia de pastoreo (p), según la siguiente relación (Sarmiento 2006):

$(a-p) / p \leq - 0.5$	ID = - 2, muy positivamente afectado
$- 0.5 < (a-p) / p < - 0.1$	ID = - 1, positivamente afectado
$- 0.1 \leq (a-p) / p \leq 0.1$	ID = 0, no afectado
$0.1 < (a-p) / p < 0.5$	ID = + 1, negativamente afectado
$(a-p) / p \geq 0.5$	ID = + 2, gravemente afectado

Este índice facilita la caracterización de la especie como posible forraje y permite determinar si el efecto del pastoreo favorece o no a la especie vegetal con la que interactúa en este caso el ganado, pudiendo ir desde especies muy positivamente afectadas (- 2) hasta muy negativamente afectadas (+ 2).

V.2.2.5. Escala de palatabilidad (P):

En la medida de lo posible, se obtuvieron los valores de palatabilidad (P) como un indicador de la preferencia del ganado para el consumo de diferentes especies vegetales. Estos valores fueron tomados de los trabajos realizados por Molinillo y Monasterio (1997) y Sarmiento (2006).

La palatabilidad se presenta en 5 grados o categorías definidas por Molinillo (1992) de la siguiente manera:

Grado 1 (preferenciales): especies con consumo preferencial propias del pastizal paramero donde la mayor permanencia de humedad en el suelo permite que se mantengan verdes a lo largo del año. Ej. géneros *Calamagrostis*, *Carex*, *Eleocharis*.

Grado 2 (buenas): especies consumidas en ausencia de las preferenciales o con consumo preferencial pero en un solo periodo. Ej. géneros *Calamagrostis*, *Muehlenbergia*, *Stipa*, *Poa*, *Agrostis*, *Vulpia* y *Lachemilla*.

Grado 3 (regular): especies consumida únicamente en deficiencia de forraje de mejor calidad. Ej. géneros *Festuca*, *Bidens*, *Geranium*, *Espeletia*, *Rumex*, *Acaena*.

Grado 4 (deficiente): especies consumidas ocasionalmente en ausencia de otras especies forrajeras. Ej. géneros *Hypochoeris*, *Luzula*, *Gnaphalium*, *Crassula*, *Calandrina*.

Grado 5 (desechada): especies raramente consumidas. En esta categoría se encuentran especies con defensas contra herbívoros. Ej. géneros *Hypericum*, *Hinterhubera*, *Aciachne*, *Senecio*, *Blakiella*.

V.2.3. Análisis de procesos hídricos en los humedales

V.2.3.1. Demanda Evaporativa:

Evaporación en función de la cobertura vegetal:

El evaporímetro Piché se utiliza ampliamente para mediciones de microclima en estudios ecológicos, y mide la evaporación potencial. Por consiguiente, se realizaron dos ciclos de medición, donde se colocaron, en cada ciclo, un total de seis (6) evaporímetros Piché prensados sobre un soporte aproximadamente a 10 cm del suelo.

Los evaporímetros fueron ubicados en unidades de vegetación con coberturas alta y baja (Fig. 10), tanto adentro como afuera del cercado del humedal en la microcuenca de Gavidia, durante la época seca (febrero). Los registros fueron tomados aproximadamente cada hora, en dos días, para un total de 14 horas efectivas.

Las situaciones de muestreo fueron:

- ➔ Ciénaga con cobertura alta adentro del cercado, IcA
- ➔ Ciénaga con cobertura baja adentro del cercado, IcB
- ➔ Césped con cobertura alta adentro del cercado, CcA
- ➔ Césped con cobertura baja afuera del cercado, CcB
- ➔ Césped anegado con suelo desnudo afuera del cercado, CAd
- ➔ Césped degradado afuera del cercado, Cd

A)



B)



Figura 10. Evaporímetro Piché para medir la demanda evaporativa en las unidades de vegetación con: **A)** cobertura alta y **B)** cobertura baja.

Evaporación desde una lámina de agua libre o tina:

En la microcuenca de Gavidia, se utilizaron tinas de evaporación con una capacidad de 450 ml, con tres réplicas, en tres diferentes niveles topográficos (alto, medio, bajo) libres de vegetación, para determinar la evaporación desde una lámina de agua libre (demanda evaporativa) (Fig. 11). Las mediciones se realizaron durante dos días consecutivos para un total de dieciocho (18) medidas, nueve diarias, al final de la actividad con sus respectivas horas de inicio y culminación.

A)



B)



Figura 11. Tina de evaporación para determinar la demanda evaporativa de una lámina de agua libre: **A)** vista general de las réplicas. **B)** detalle de una tina de evaporación.

V.2.3.2. Características hídricas en los suelos:

Para las características hídricas del suelo, se realizaron muestreos preliminares de los suelos en las diferentes unidades de vegetación seleccionadas para ambas microcuencas, los cuales facilitaron la toma de decisión para trabajar sólo con la capa superficial de 10 cm de profundidad.

De esta manera, se utilizaron cilindros metálicos de 10 cm de longitud y 2" (5,08 cm) de diámetro para la colecta de las muestras, y se tomaron cinco (5) réplicas por cada unidad de vegetación, tanto adentro como afuera del cercado de los

humedales elegidos. Se procedió a enterrar el cilindro perpendicular a la superficie del suelo, luego de eliminar la cobertura vegetal presente (Fig. 12). Una vez extraídos con gran cuidado, estos cilindros fueron empaquetados individualmente con envoltura plástica transparente (Envo-plast), papel de aluminio y tirro; etiquetados y transportados en cajas para evitar una posible compactación de las muestras o movimientos que pudieran alterar su estructura.

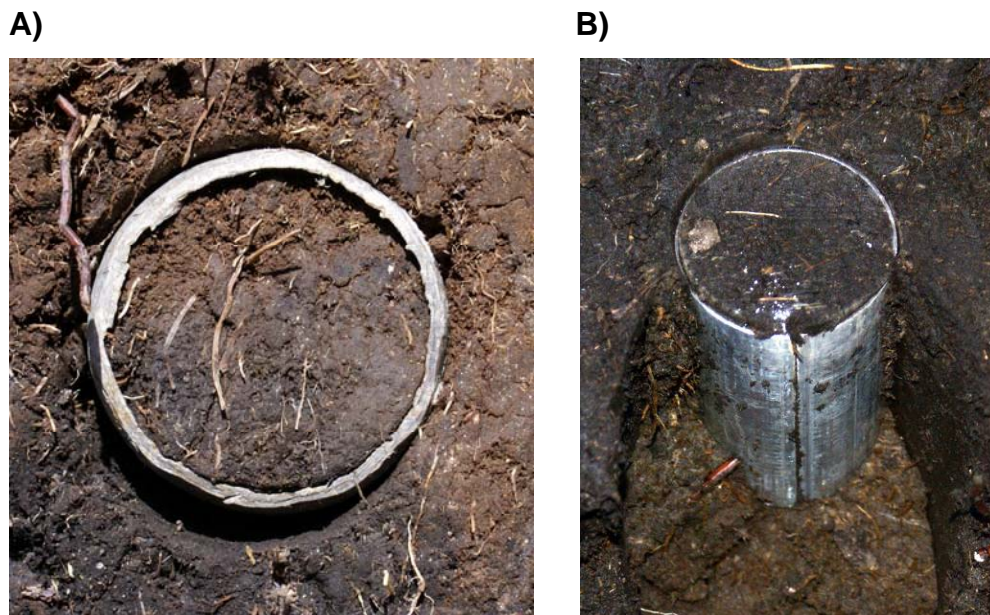


Figura 12. Cilindro metálico utilizado en la colecta de las muestras de suelo inalterado, para las características hídricas del mismo: **A)** cilindro enterrado, **B)** cilindro extraído para ser empaquetado.

No se pudo muestrear las unidades de vegetación correspondientes a las ciénagas de ambas microcuencas, debido a un problema de compactación del suelo a la hora de enterrar el cilindro. Igualmente, no se pudo muestrear la unidad de vegetación del césped seco sobre cono de deyección de la microcuenca de Gavidia, en este caso por complicaciones con la pedregosidad que deformaba los cilindros y hacía difícil la penetración de los mismos.

Las propiedades físicas del suelo están relacionadas no sólo con los tipos y tamaños de las partículas que lo componen, sino también en cómo se organizan y

se depositan estas partículas, ya que entre ellas se encuentra un intrincado sistema de espacios porosos para el almacenamiento y la circulación del agua y del aire.

Este contenido de agua en el suelo se puede medir indagando sobre la pérdida de masa de agua en una muestra secada en estufa a 105 °C hasta una masa constante (Marshall & Holmes 1979). Por consiguiente, en el presente trabajo se consideró medir la capacidad máxima de retención de agua en saturación, así como la densidad aparente.

Capacidad máxima de retención en saturación (CMRS):

Esta propiedad permite conocer la capacidad de almacenamiento de agua que puede tener un suelo entre sus espacios porosos. Para este análisis, en el laboratorio, se procedió a introducir las muestras de suelo contenidas en los cilindros en bandejas plásticas altas, en la misma posición perpendicular en que fueron extraídas en el campo, de manera que la parte de suelo de 10 cm de profundidad entre en contacto con el agua que se agrega a la bandeja. Se espera que por ascenso capilar el agua sature el suelo hasta observar una lámina de ésta sobre la parte superior de la muestra. Este procedimiento de saturación se mantuvo durante un periodo de 3 a 5 días.

Los cilindros saturados fueron transportados a una rejilla suspendida para que drenara el exceso de agua por gravedad y, una vez eliminada esta agua de exceso y secado la parte externa del cilindro con papel absorbente, se procedió a pesar los cilindros con las muestras de suelo saturadas (peso saturado).

Conociendo el peso del cilindro con las muestras de suelo saturadas, se extrajeron las muestras de suelo y se llevaron a la estufa a 105 °C por 48 horas. Pasado este tiempo, se retiraron las muestras de la estufa dejándolas enfriar por 10 minutos antes de pesarlas una vez secas (peso seco). La CMRS fue calculada por diferencia de pesos, es decir,

$$\text{CMRS} = \frac{\text{Peso saturado} - \text{Peso seco}}{\text{Peso seco}} \times 100 \text{ (g de H}_2\text{O/g de suelo)}$$

Densidad aparente (DA):

La densidad aparente se relaciona con los gramos de suelo presentes en un volumen conocido del mismo, una vez descartados los demás componentes (aire, agua, organismos vivos). Para su determinación, se utilizó el peso seco obtenido anteriormente para dividirlo entre el volumen de ese suelo, el cual está dado por el volumen interno del cilindro ($V = \pi \cdot r^2 \cdot h$).

$$\text{DA} = \frac{\text{Peso seco de suelo}}{\text{Volumen del cilindro}} = \text{g/cm}^3$$

V.2.3.3. Datos microclimáticos:

Se colocó una estación climática básica con sensores para medir temperatura del aire, temperatura de la superficie del suelo, temperatura a 40 cm de profundidad en el suelo, radiación y humedad relativa en la microcuenca de Gavidia, para ser relacionados con la demanda evaporativa.

La estación se ubicó en el fondo de valle sobre la unidad de vegetación “césped húmedo” (Fig. 13). Los sensores fueron conectados a un Datalogger (HOBBO) con cuatro canales, que registró los valores cada cinco minutos, durante los dos días en que se analizó la demanda evaporativa.

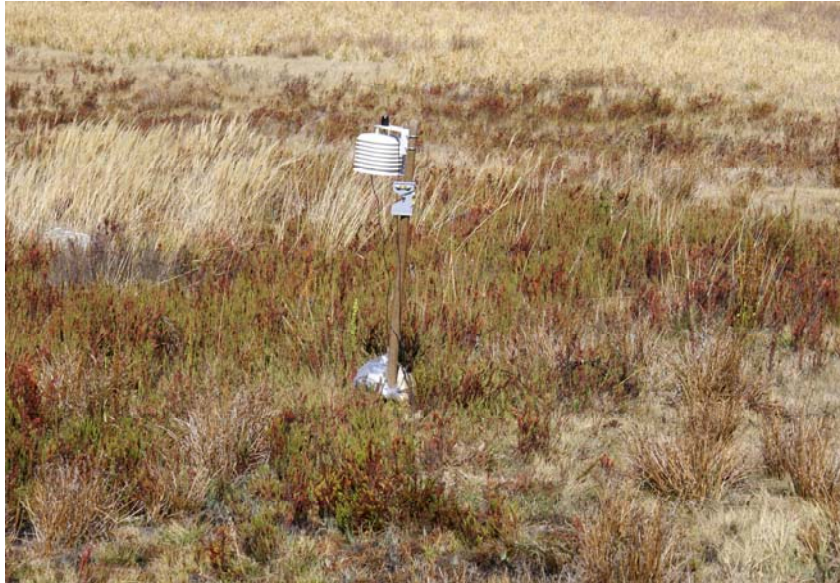


Figura 13. Estación climática básica con sensores utilizada para medir variables climáticas en el humedal.

V.2.4. Análisis de los datos colectados

V.2.4.1. Riqueza y Diversidad

Se determinó la riqueza como el número total promedio de especies vegetales encontradas en cada unidad de vegetación seleccionada, y se calculó la diversidad florística a través del índice de Shannon ($H' = -\sum P_i \cdot \log P_i$, donde P_i es la proporción de individuos que pertenecen a la i -ésima especie).

Para comparar distribución de las abundancias relativas de las especies entre las diferentes unidades de vegetación, en presencia (p) y ausencia (a) de pastoreo, se construyeron histogramas de rango de abundancia. En función del biovolumen de cada especie, se calculó la abundancia relativa y el promedio de abundancia para cada especie en las diferentes réplicas. Luego se ordenaron las especies en función de su abundancia relativa en las parcelas con presencia de pastoreo. En seguida, sobre cada uno de estos histogramas se graficó la abundancia relativa promedio de las especies presentes en las correspondientes unidades con

exclusión de pastoreo, colocando las especies coincidentes juntas y las no coincidentes al final en orden descendente de abundancia. A fin de facilitar la elaboración de los histogramas, las especies fueron abreviadas utilizando las tres primeras letras del género más las tres primeras letras de la especie (Anexo 2).

Por otra parte, se construyeron gráficos de distribución vertical de biovolumen para cada unidad de vegetación, mostrando el biovolumen total por estrato (0-10, 10-20, 20-30,90-100 cm), para observar el efecto o no de pastoreo sobre estas unidades.

Para estimar la variación de la riqueza y diversidad, la distribución de las abundancias relativas de las especies entre las diferentes unidades de vegetación, y la distribución vertical de biovolumen para cada unidad de vegetación, se realizaron análisis de varianza y post-hoc con el programa estadístico *Statistical Package for the Social Sciences* (SPSS) para Windows versión 10.0.

El análisis de varianza es un método que se utiliza para comparar simultáneamente varias medidas: 1) estimar y probar hipótesis respecto a varianzas poblacionales y 2) estimar y probar hipótesis respecto a las medias de las poblaciones (Daniel 1998). En este caso se utilizó el segundo punto para comparar las unidades pastoreadas y las no pastoreadas. Luego se aplicaron análisis post-hoc, específicamente la prueba de Tukey que compara todos los posibles pares de medias poblacionales (Daniel 1998).

V.2.4.2. Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL)

Los datos de biovolumen de las diferentes especies vegetales registradas en cada una de las transectas realizadas en las unidades de vegetación estudiadas en las dos microcuencas se analizaron utilizando un Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL). Para esto se tomaron todas las especies con valores de biovolumen por encima de 10 para evitar las posibles distorsiones producidas por las especies raras o poco abundantes. También se realizaron ACL de cada humedal por separado, y para las unidades en presencia de pastoreo y en ausencia de pastoreo. Sin embargo, sólo fueron seleccionados los ACL para: 1.

Microcuencas Gavidia y Mixteque, en presencia y ausencia de pastoreo, 2. Microcuenca de Gavidia, en presencia y ausencia de pastoreo, y 3. Microcuenca de Mixteque, en presencia y ausencia de pastoreo, por se los que permitieron una interpretación más clara.

Estos análisis multivariados fueron realizados con el programa CANOCO para Windows versión 4.02 (1997-1999).

V.2.4.3. Análisis de algunos aspectos del balance hídrico

La Demanda Evaporativa se calculó como una tasa dada por los mililitros de agua evaporada por hora de exposición. Para el caso de la evaporación en función de la cobertura vegetal, obtenida a partir de los evaporímetros de Pichef, se calculó la tasa para cada cobertura determinada (alta, baja) y se representaron en gráficos de curva en función del tiempo, agrupados en céspedes y ciénagas.

La evaporación desde una lámina de agua libre se obtuvo calculando la media para los diferentes niveles topográficos (alto, medio, bajo) con sus respectivas desviaciones estándar (S), y con un análisis de varianza se estableció si la variación de la topografía está determinando o no la demanda evaporativa del humedal.

Entre las propiedades físicas del suelo se calcularon los valores para la capacidad máxima de retención en saturación y para la densidad aparente a partir de las cinco réplicas colectadas, lo cual permitió obtener las medias con sus respectivas desviaciones estándar (S) como medidas de tendencia central y de dispersión de la estadística descriptiva.

Para poder comparar entre las muestras colectadas adentro y afuera del cercado, se procedió a escoger una prueba de hipótesis para dos medias poblacionales con observaciones pareadas (Prueba T para muestras relacionadas). Mientras que para comparar el efecto del pastoreo sobre las diferentes unidades de vegetación se realizó un análisis de varianza de dos factores con repetición (ANDEVA de dos vías), ya que este análisis considera simultáneamente los efectos de los dos

factores (presencia/ausencia de pastoreo y unidades diversas de vegetación), además de la interacción entre ellos. Esta interacción es posible si un cambio en el pastoreo (presencia/ausencia) produce un cambio en respuesta a un nivel de las unidades de vegetación diferente del que se produce en otros niveles de esas unidades (Daniel 1998).

Estos análisis fueron realizados con el programa estadístico *Statistical Package for the Social Sciences* (SPSS) para Windows versión 10.0.

VI. RESULTADOS

VI.1. Análisis de las unidades de vegetación

Con el propósito de estudiar la exclusión del pastoreo en los humedales altoandinos, se compararon los cambios sobre la composición y estructura de las diferentes unidades de vegetación escogidas tanto adentro como afuera del cercado.

VI.1.1. Riqueza y Diversidad

Para el caso del humedal “Pantano Grande” de la microcuenca de Gavidia, se identificó un total de 56 especies vegetales en todas las unidades estudiadas, encontrándose 47 especies adentro del cercado y 38 especies afuera del mismo, siendo 29 las especies coincidentes en ambas áreas. Los valores promedio más bajos de riqueza (6,5 especies) y diversidad ($H=2,1$) se encontraron en la ciénaga (I4-3Ga), el mayor valor promedio de riqueza (17,3 especies) en el césped seco sobre depósito fluvio-glacial con ausencia de pastoreo (SC4-3Ga), y el mayor valor promedio de diversidad ($H=3,2$) en el césped húmedo sobre cono de deyección con ausencia de pastoreo (CH3-2Ga) (tabla 2).

En la microcuenca de Mixteque, en los humedales “Primer Pantano” y “Segundo Pantano”, fueron identificadas un total de 68 especies de plantas considerando todas las unidades de vegetación que se estudiaron. De ese número se registraron 55 especies adentro del cercado y 46 especies afuera del mismo, encontrándose que 33 especies fueron comunes a ambas. En contraposición a la microcuenca de Gavidia, se encontró que la menor riqueza promedio (5,0) estuvo sobre la unidad de vegetación CH3-2M, que corresponde al césped húmedo sobre un cono de deyección, y aumentó a un máximo de 15,5 especies promedio en la ciénaga con ausencia de pastoreo (I4-3Ma) (tabla 2). No así en la diversidad que fue mayor en el césped seco sobre morrena lateral con presencia de pastoreo ($H=3,33$; CS1-1Mp) y menor en el césped seco degradado con presencia de pastoreo ($H=1,75$; CSd1-1Mp) (tabla 2).

Tabla 2. Valores promedio de Riqueza (número de especies), Diversidad (índice de Shannon) y Abundancia Relativa (%) de la especie más dominante, por unidad de vegetación, en los humedales de las microcuencas estudiadas (Gavidia y Mixteque), con ausencia (a) y presencia (p) de pastoreo. Los valores sombreados corresponden al valor más alto y al más bajo en cada sitio de estudio.

Unidad de vegetación				Riqueza (# sp)	Diversidad (H')	Abun. rel. sp dominante (%)
Gavidia	Césped Seco degradado	CSd4-3G	p	13,00 ± 0,00	3,05 ± 0,03	23,0
	Césped Seco	CS4-3G	a	17,25 ± 4,19	2,98 ± 0,17	27,3
			p	12,75 ± 1,50	2,73 ± 0,33	28,5
	Césped Seco	CS3-2G	a	10,75 ± 0,96	2,69 ± 0,06	25,5
			p	11,50 ± 1,29	2,77 ± 0,24	26,1
	Césped Húmedo	CH3-2G	a	13,00 ± 1,15	3,16 ± 0,09	16,7
			p	12,25 ± 1,26	2,42 ± 0,04	36,1
	Césped Anegado	CA3-2G	a	13,25 ± 0,96	2,77 ± 0,23	25,8
p			11,00 ± 1,41	2,62 ± 0,23	29,5	
Ciénaga	I4-3G	a	6,50 ± 0,71	2,10 ± 0,09	43,8	
Mixteque	Césped Seco degradado	CSd1-1M	a	14,50 ± 0,71	3,04 ± 0,04	27,3
			p	7,50 ± 2,12	1,75 ± 0,06	65,5
	Césped Seco	CS2-3M	a	14,75 ± 1,71	3,05 ± 0,20	25,6
			p	13,50 ± 2,65	2,82 ± 0,53	30,7
	Césped Seco	CS1-1M	a	9,50 ± 2,38	2,62 ± 0,11	20,0
			p	13,75 ± 2,22	3,33 ± 0,25	14,6
	Césped Húmedo	CH3-2M	p	5,00 ± 0,82	1,95 ± 0,37	36,5
	Césped Húmedo	CH4-3M	a	11,00 ± 1,53	2,77 ± 0,20	27,9
			p	8,50 ± 1,29	1,84 ± 0,23	57,4
	Ciénaga	I4-3M	a	15,50 ± 1,73	2,58 ± 0,61	48,9
p			6,75 ± 0,96	2,11 ± 0,26	58,7	

En general, al comparar los valores de riqueza y diversidad entre ambas microcuencas estudiadas, comparando todas las unidades juntas, tanto las unidades con ausencia (a) como las unidades con presencia (p) de pastoreo (exceptuando las unidades que no tenían su equivalente como es el caso del Césped Seco degradado, CSd4-3G, y Ciénaga, I4-3G, en Gavidia; y el Césped

Húmedo sobre cono de deyección, CH3-2M, en Mixteque), se encontró (ANOVA, $p < 0,05$) que no presentan diferencias significativas entre ellas.

Utilizando un ANOVA de dos factores ($p < 0,05$), observamos que en el caso del humedal “Pantano Grande” en Gavidia, en las unidades de vegetación comparadas (CS4-3G, CS3-2G, CH3-2G y CA3-2G), los valores de riqueza muestran diferencias significativas. Además, se tiene que el efecto de ausencia/presencia de pastoreo también es significativo, y el componente de interacción no es significativo. En el caso de la diversidad, por el contrario, no se encontraron diferencias significativas entre las unidades comparadas y el efecto de ausencia/presencia de pastoreo tampoco mostró un efecto significativo sobre la diversidad.

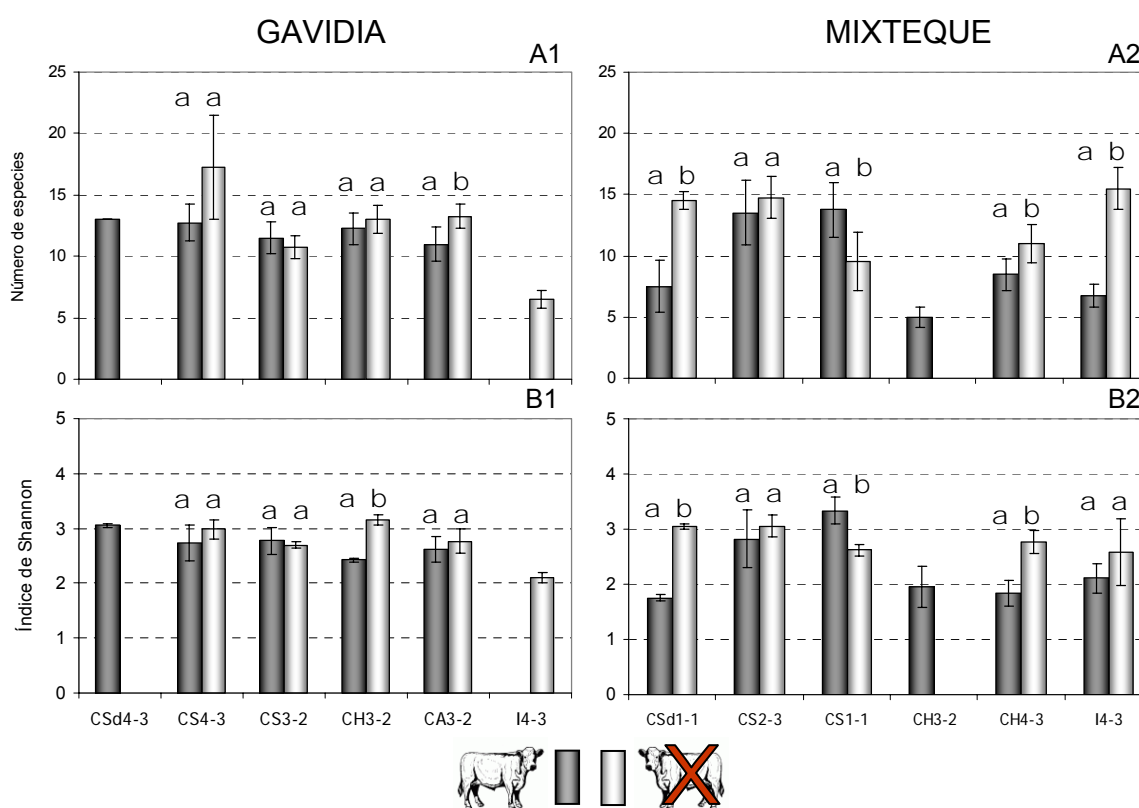


Figura 14. Valores promedios de Riqueza (A1. Gavidia, A2. Mixteque) y Diversidad (B1. Gavidia, B2. Mixteque) en diferentes unidades de vegetación de las dos microcuencas estudiadas. (a b) diferencias significativas para $p \leq 0.05$.

Ahora bien, en los humedales de Mixteque también se encontró (ANOVA de dos factores, $p < 0,05$) que el número de especies entre las distintas unidades de vegetación comparadas (CS2-3M, CS1-1M, CH4-3M, I4-3M), es significativamente diferente. El efecto de ausencia/presencia de pastoreo también es significativo, pero en este caso sí existe interacción entre los factores: unidad de vegetación y efecto de ausencia/presencia de pastoreo. Mientras que la diversidad resultó ser diferente entre las unidades de vegetación, el efecto de ausencia/presencia de pastoreo no fue significativo, pero si existe interacción entre los factores.

VI.1.2. Patrones de abundancia relativa en las unidades de vegetación

Para analizar en detalle los patrones de abundancia relativa en las unidades de vegetación en función de la exclusión del pastoreo, se construyeron histogramas de rango de abundancia para las unidades de vegetación, comparando entre unidades equivalentes adentro y afuera del cercado.

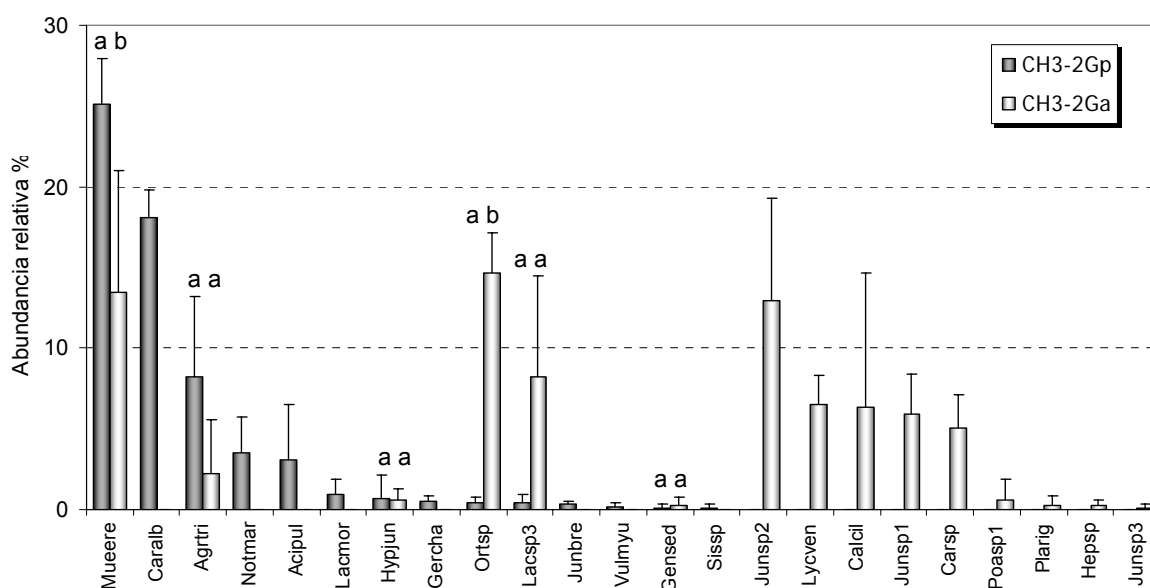
Cuando se contrastaron las unidades afuera del cercado con las de adentro del mismo en Gavidia (Figuras 15 y 16), se pudo observar un aparente reemplazo de especies. En los céspedes húmedos (CH3-2G y CA3-2G) donde se excluyó el pastoreo, se encontraron pocas especies vegetales que se corresponden con las registradas en las áreas pastoreadas, y un grupo de especies que solo se registraron en esas áreas cercadas.

En el primer caso, en el CH3-2G, de las pocas especies encontradas tanto adentro como afuera del cercado sólo dos presentaron diferencias significativas, es el caso de *Muhlenbergia ligularis*, que disminuyó significativamente con la exclusión del pastoreo, y *Orthosantus* sp, que presentó un aumento importante (Fig. 15A). Mientras que en el CA3-2G la mitad de las especies mostraron cambios significativos: tres a favor de un aumento de la abundancia relativa (*C. albolutensens*, *E. acicularis* e *H. juniperinum*) y dos en detrimento de esa abundancia (*W. pigmaea* y una especie de juncácea) (Fig. 15B).

No obstante, en el caso de los céspedes secos (CS4-3G y CS3-2G) (Fig. 16) se puede constatar que existe más un cambio en las abundancias relativas de las especies que un reemplazo de unas por otras entre unidades equivalentes. Este cambio en abundancias no muestra diferencias estadísticamente significativas con excepción de dos poáceas en el CS3-2G (Fig. 16B).

En relación con el césped degradado y la ciénaga, no se tiene el equivalente adentro y afuera del cercado de ninguna de las dos unidades, respectivamente. La figura 17 muestra la composición florística y la discrepancia de especies vegetales en estas dos unidades que más bien se asocia a efectos de microrrelieve y humedad.

15A. Césped Húmedo sobre cono de deyección



15B. Césped Anegado sobre cono de deyección

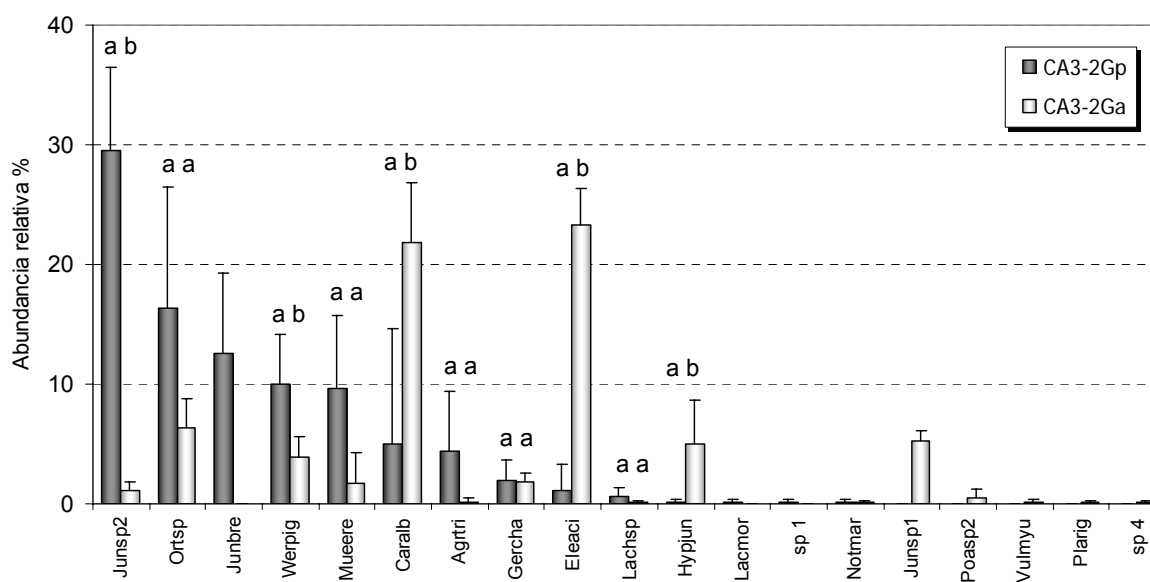
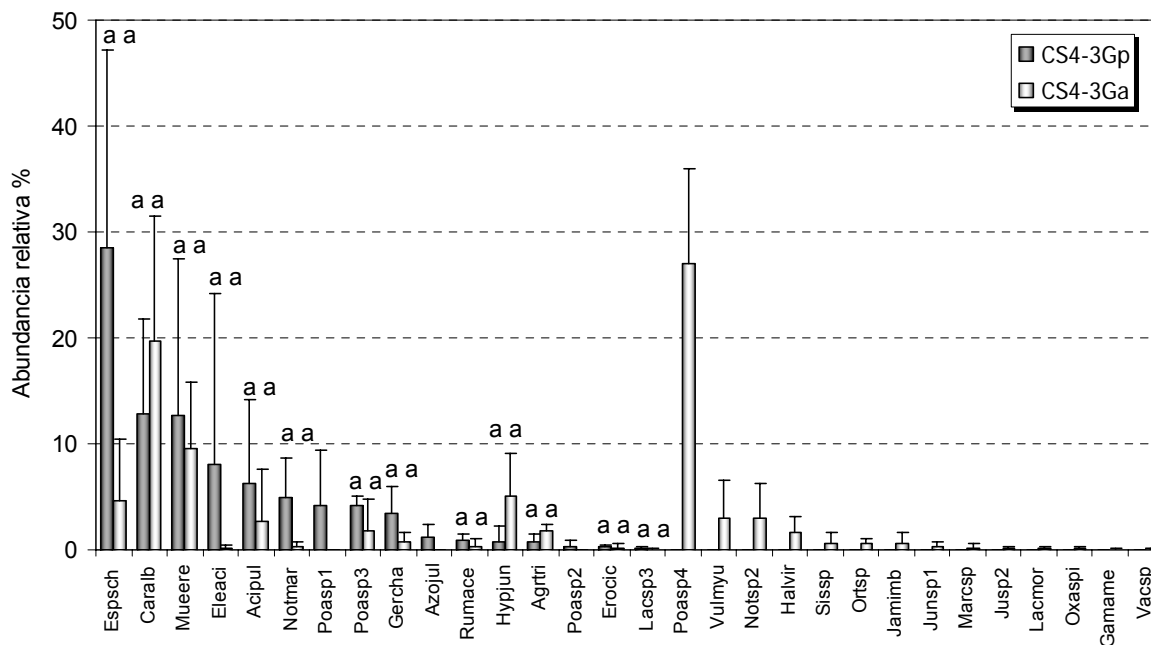


Figura 15. Histogramas de abundancia para los céspedes húmedos del humedal estudiado en la microcuena de Gavidia. Las letras minúsculas (a b) indican diferencias significativas (< 0,05) entre las unidades con presencia (p) y ausencia (a) de pastoreo.

16A. Césped seco sobre depósito fluvio-glaciar



16B. Césped seco sobre cono de deyección

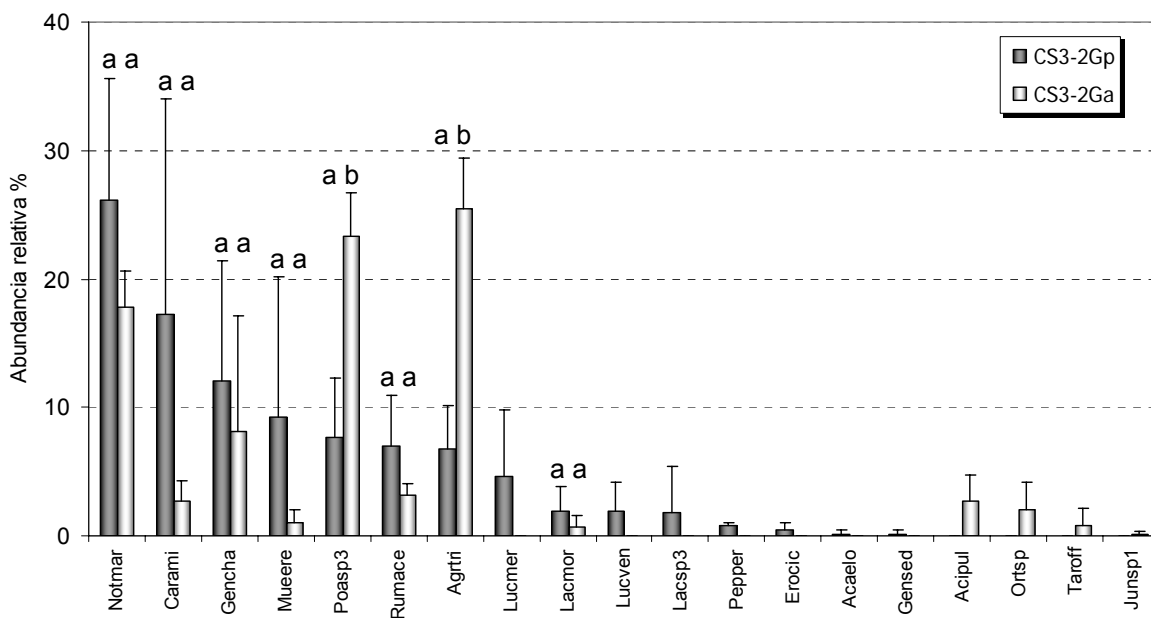


Figura 16. Histogramas de abundancia para los céspedes secos del humedal estudiado en la microcuenca de Gavidia. Las letras minúsculas (a b) indican diferencias significativas (< 0,05) entre las unidades con presencia (p) y ausencia (a) de pastoreo.

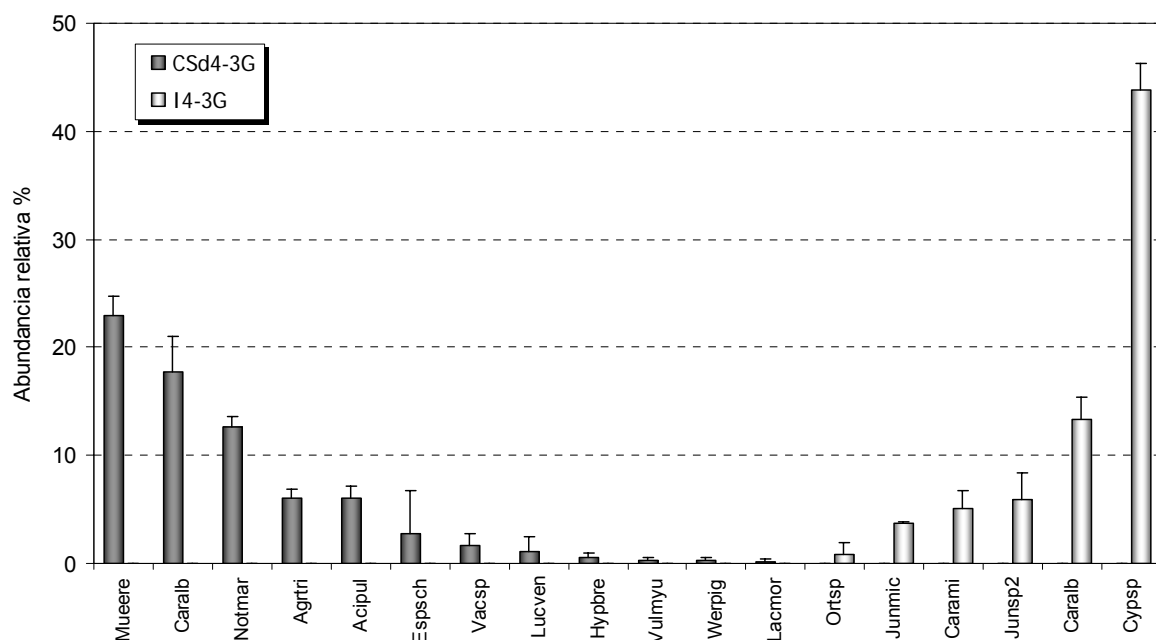
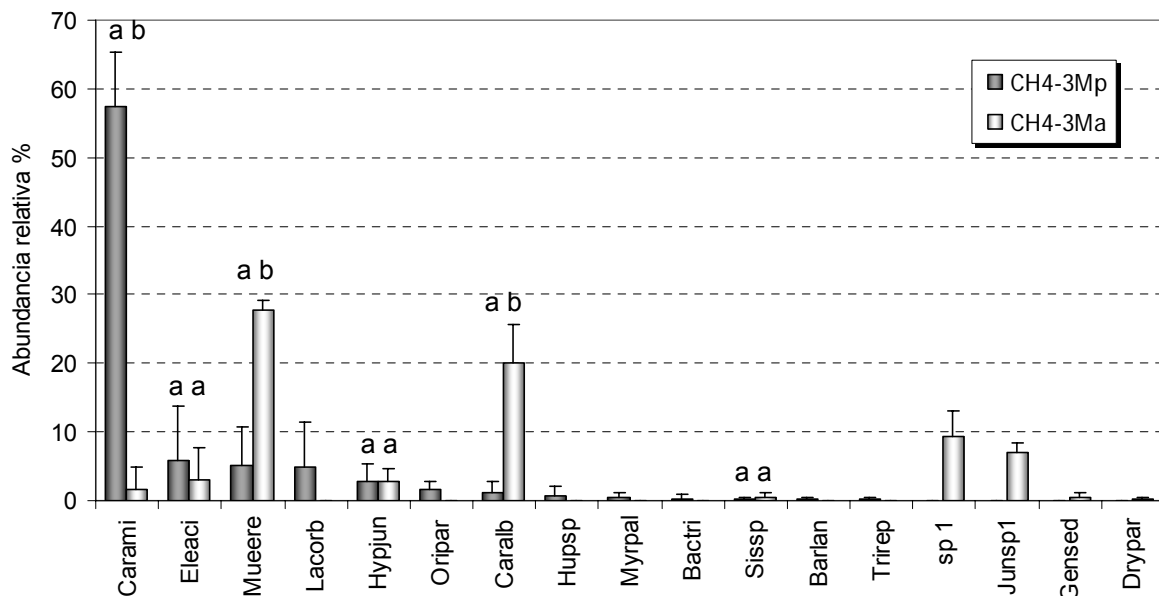


Figura 17. Histograma de abundancia para el césped seco degradado en presencia de pastoreo y la ciénaga en ausencia de pastoreo, del humedal estudiado en la microcuenca de Gavidia.

Para el caso de la microcuenca de Mixteque, no se evidenció que en las áreas con exclusión de ganado pudieran estar apareciendo especies vegetales que no se hallaban en los lugares pastoreados afuera del cercado (Figuras 18, 19 y 20). En el césped húmedo (CH4-3M) donde se excluyó el pastoreo, se encontraron más o menos la mitad de las especies vegetales que se corresponden con las registradas en las áreas pastoreadas, y, adicionalmente, un número pequeño de otras especies (Fig. 18A). Así, sólo la mitad de las especies que resultaron comunes a ambos ensayos, mostraron diferencias estadísticamente significativas en sus abundancias relativas: una poácea (*M. ligularis*) y una ciperácea (*C. albolutensens*) que aumentaron con la exclusión del pastoreo y una ciperácea que por el contrario se redujo considerablemente (*C. amicta*).

Únicamente en la ciénaga (I4-3M) se observa un reemplazo casi completo de las especies, compartiendo sólo la especie *Cyperus* sp (Cyperaceae) con un alto valor de abundancia relativa con la exclusión del pastoreo (Fig. 18B).

18A. Césped Húmedo sobre depósito fluvio-glaciar



18B. Ciénaga

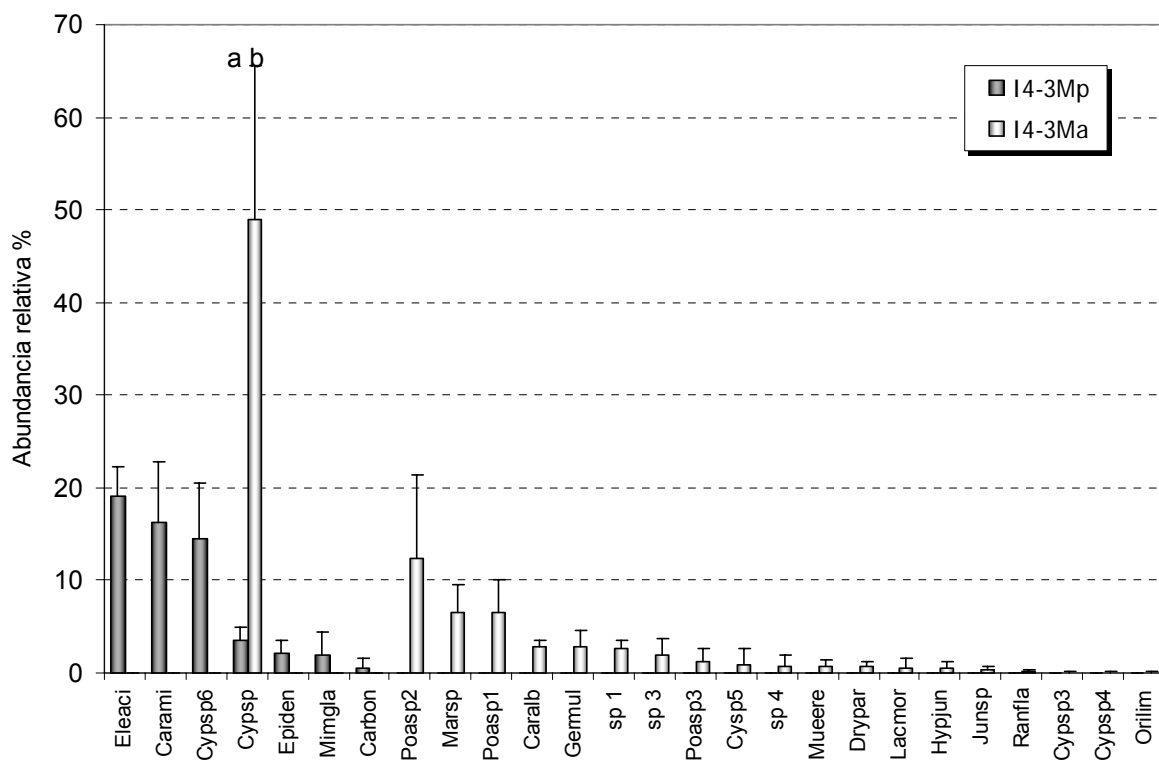


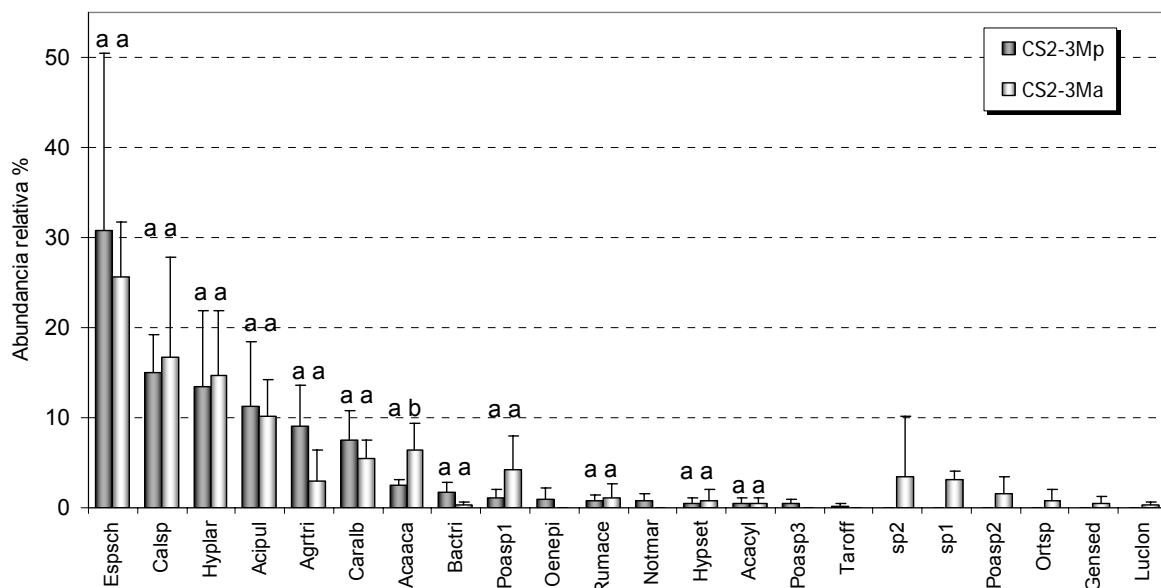
Figura 18. Histogramas de abundancia para el césped húmedo y la ciénaga de los humedales estudiados en la microcuenca de Mixteque. Las letras minúsculas (a b) indican diferencias significativas (< 0,05) entre las unidades con presencia (p) y ausencia (a) de pastoreo.

En el caso de los céspedes secos de los humedales estudiados en Mixteque, se tiene que el césped seco sobre till morrénico en fondo de valle (CS2-3M) fue la unidad que presentó valores de diversidad y riqueza más similares en la microcuenca entre unidades con presencia y ausencia de pastoreo, y las abundancias relativas de las especies presentes en ambas unidades no mostraron diferencia significativas a excepción de *Acaulimalva acaulis* (Malvaceae), una roseta acaule (Fig. 19A).

El otro césped seco, el césped seco sobre morrena lateral (SC1-1M), se observó un pequeño grupo diferente de especies en la unidad con exclusión de pastoreo. Las abundancias relativas no muestran diferencias significativas para la mayoría de las especies compartidas, sin embargo, llama la atención dos especies: *Baccharis tricuneata* (Asteraceae) e *Hypericum juniperinum* (Hypericaceae) (Fig. 19B), que resultaron significativamente más abundantes adentro del cercado.

Finalmente, el césped seco degradado sobre morrena lateral (CSd1-1M) presentó, en la unidad con ausencia de pastoreo, especies que no comparte con su unidad equivalente (Fig. 20). Es importante resaltar la disminución significativa de *Aciachne pulvinata* (Poaceae) dentro del cercado, ya que es considerada especie indicadora de ambientes degradados.

19A. Césped Seco sobre till morrénico en fondo de valle



19B. Césped Seco sobre morrena lateral

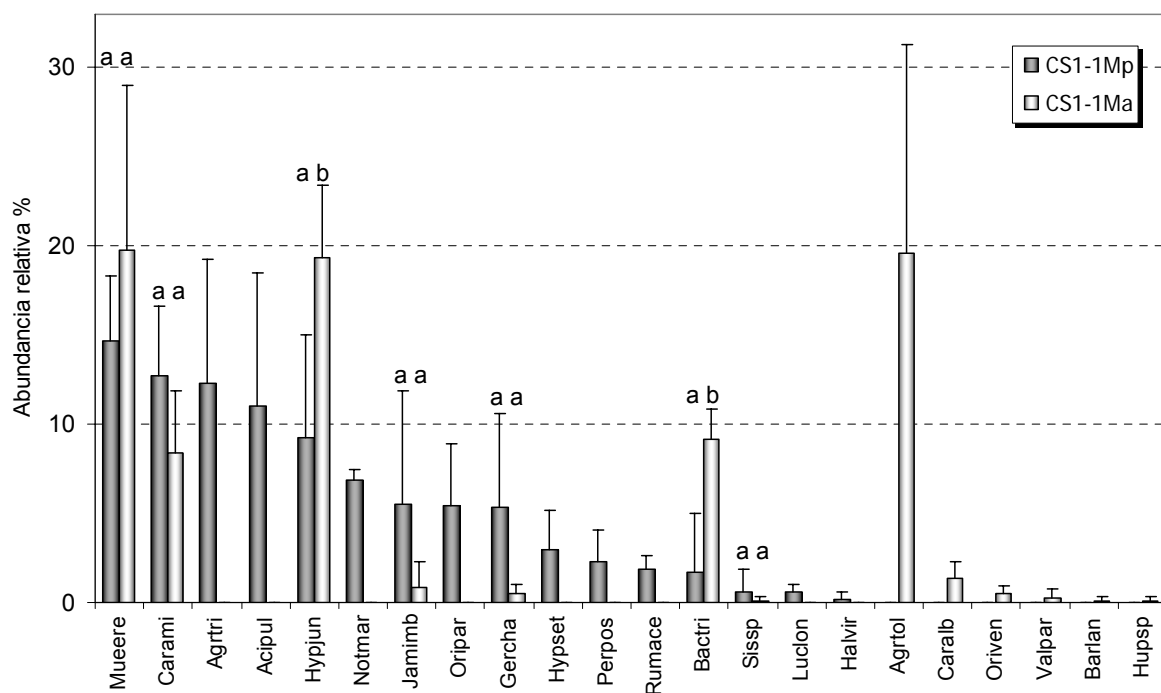


Figura 19. Histogramas de abundancia para los céspedes secos de los humedales estudiados en la microcuenca de Mixteque. Las letras minúsculas (a b) indican diferencias significativas (< 0,05) entre las unidades con presencia (p) y ausencia (a) de pastoreo.

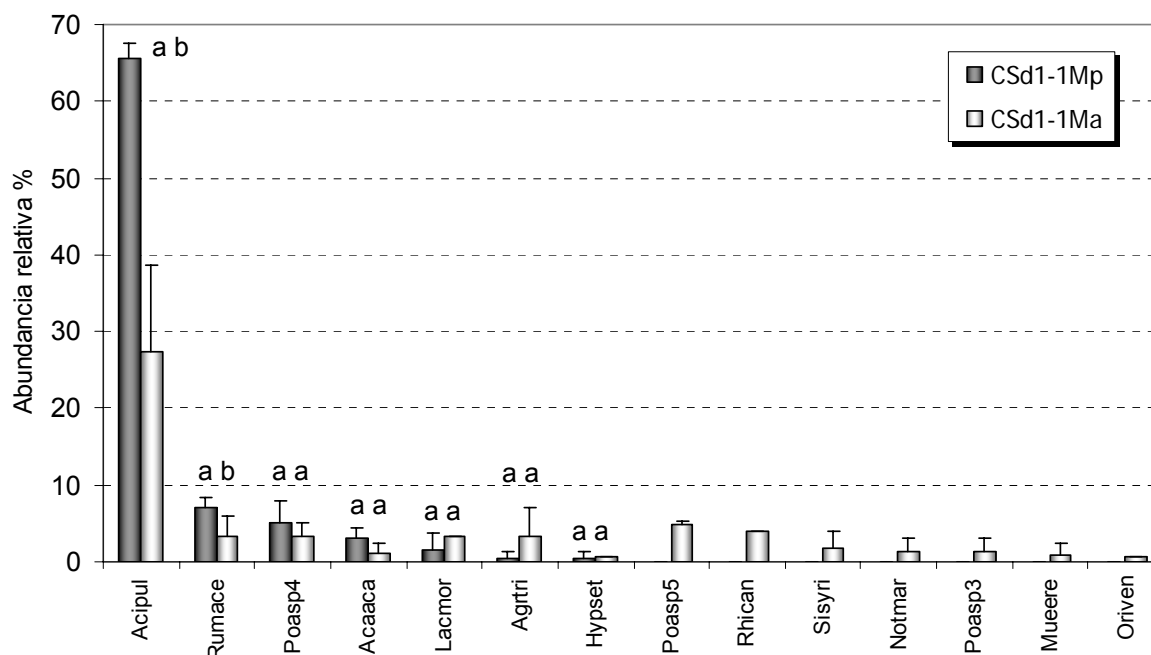


Figura 20. Histograma de abundancia para el césped seco degradado sobre morrena lateral del humedal “Primer Pantano”, estudiado en la microcuenca de Mixteque. Las letras minúsculas (a b) indican diferencias significativas ($< 0,05$) entre las unidades con presencia (p) y ausencia (a) de pastoreo.

VI.1.3. Estratificación vertical y formas de vida

La tabla 3 muestra los valores de biovolumen total para las unidades de vegetación estudiadas en las microcuencas de Gavidia y Mixteque, y la proporción en que se presentan por cada par equivalente de unidades.

El biovolumen total obtenido para cada unidad de vegetación con presencia y ausencia de pastoreo en Gavidia (CS4-3G, CS3-2G, CH3-2G y CA3-2G), mostró diferencias significativas entre las unidades equivalentes (tabla 3). Se encontró que los valores más altos de biovolumen fueron registrados en las unidades con exclusión de pastoreo, con excepción del césped húmedo (CH3-2G) donde resultó mayor afuera del cercado. Estas diferencias en el biovolumen llegaron a ser casi el doble en el césped seco sobre depósito fluvio-glaciar (CS4-3G) y el césped anegado (CA3-2G) con una proporción de 1:1,9.

Tabla 3. Efecto de la exclusión de pastoreo sobre el biovolumen total de las unidades de vegetación estudiadas en las microcuencas de Gavidia y Mixteque. Análisis de varianza ($p < 0,05$).

Unidad de vegetación				Biovolumen	Proporcionalidad	ANOVA	
						F _C	Sig.
Gavidia	Césped Seco degradado	CSd4-3G	p	260,5	-	-	-
	Césped Seco	CS4-3G	a	409,3	1,9	16,2	.007
			p	210,8			
	Césped Seco	CS3-2G	a	263,0	1,5	36,8	.001
			p	172,5			
	Césped Húmedo	CH3-2G	a	204,5	1,2	9,9	.020
			p	243,3			
Césped Anegado	CA3-2G	a	349,8	1,9	81,8	.000	
		p	185,5				
Ciénaga	I4-3G	a	365,0	-	-	-	
Mixteque	Césped Seco degradado	CSd1-1M	a	153,0	1,4	7,9	.107
			p	111,5			
	Césped Seco	CS2-3M	a	222,3	1,3	4,0	.093
			p	168,0			
	Césped Seco	CS1-1M	a	205,0	1,7	315,9	.000
			p	121,0			
	Césped Húmedo	CH3-2M	p	91,3	-	-	-
Césped Húmedo	CH4-3M	a	287,3	1,9	175,7	.000	
		p	150,5				
Ciénaga	I4-3M	a	526,8	6,4	68,6	.000	
		p	96,5				

Ahora bien, para la microcuenca de Mixteque se encontró que los valores más altos de biovolumen también corresponden a las unidades con exclusión de pastoreo (tabla 3), aún cuando no todos los valores mostraron diferencias significativas, tales son los casos de CSd1-1M y CS2-3M, cuyos valores no muestran diferencia en el biovolumen al excluirse el pastoreo. El césped húmedo (CH4-3M) y la ciénaga (I4-3M) exhibieron los aumentos más marcados en biovolumen dentro del cercado.

Para estudiar los cambios en la estructura vertical de la vegetación determinados por la exclusión del pastoreo, se elaboraron gráficos de barra de distribución vertical del biovolumen, superponiendo los valores con presencia y ausencia de pastoreo de las diferentes unidades de vegetación (Figuras 21 y 22). Estos gráficos, en general, revelaron que la distribución vertical del biovolumen resulta modificada en algunas unidades con exclusión de pastoreo, especialmente por encima de los 10 cm del suelo.

En el humedal “Pantano Grande” de Gavidia, se puede observar que en todas las unidades de vegetación en presencia de pastoreo, el mayor porcentaje de biovolumen se concentra en los primeros 10 cm del suelo. Cuando se sobreponen los valores de las unidades con exclusión de pastoreo, se puede advertir que el biovolumen aumenta significativamente en algunos de los estratos superiores de los céspedes secos (Figuras 21A y 21B). Sin embargo, los céspedes húmedos no muestran diferencias significativas en ninguno de los estratos (Figuras 21C y 21D). En la ciénaga se observa presencia de biomasa hasta los 50 cm del suelo, en cambio, en el césped degradado, la vegetación no sobrepasa los 30 cm de altura (Figuras 21E y 21F).

Algo semejante sucede en los humedales estudiados en la microcuenca de Mixteque (Fig. 22). En todas las unidades de vegetación en presencia de pastoreo, el mayor porcentaje de biovolumen se concentra en los primeros 10 cm del suelo. Los céspedes secos son los que muestran más estratificación vertical, y cuando se superponen los valores de las unidades con exclusión de pastoreo, se puede comprobar que el biovolumen aumenta significativamente sólo en el césped seco sobre morrena lateral (Fig. 22B) y la ciénaga (Fig. 22.F).

El césped seco sobre till morrénico (CS2-3M), el césped seco degradado (CSd1-1M) y el césped húmedo sobre depósito fluvioglacial (CH4-3M) no muestran diferencias importantes al eliminar el pastoreo (Figuras 22A, 22D y 22E). El césped húmedo sobre cono de deyección (CH3-2M) concentra todo el biovolumen en los primeros 10 cm de altura.

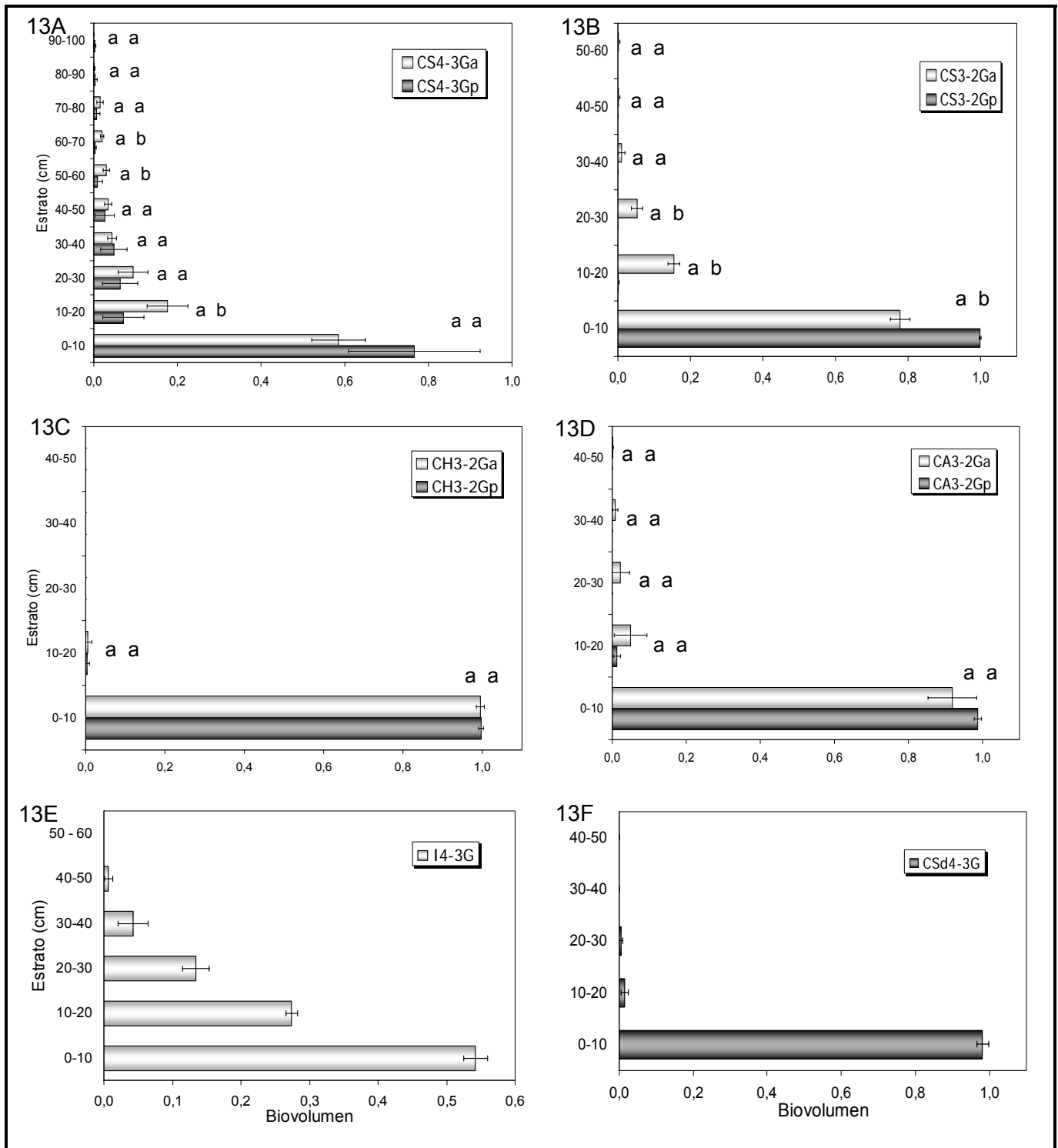


Figura 21. Relación porcentual de la distribución vertical de biovolumen para las diferentes unidades de vegetación del humedal “Pantano Grande” en la microcuenca de Gavidia. Las letras minúsculas (a b) indican diferencias significativas (< 0,05) entre las unidades con presencia (p) y ausencia (a) de pastoreo.

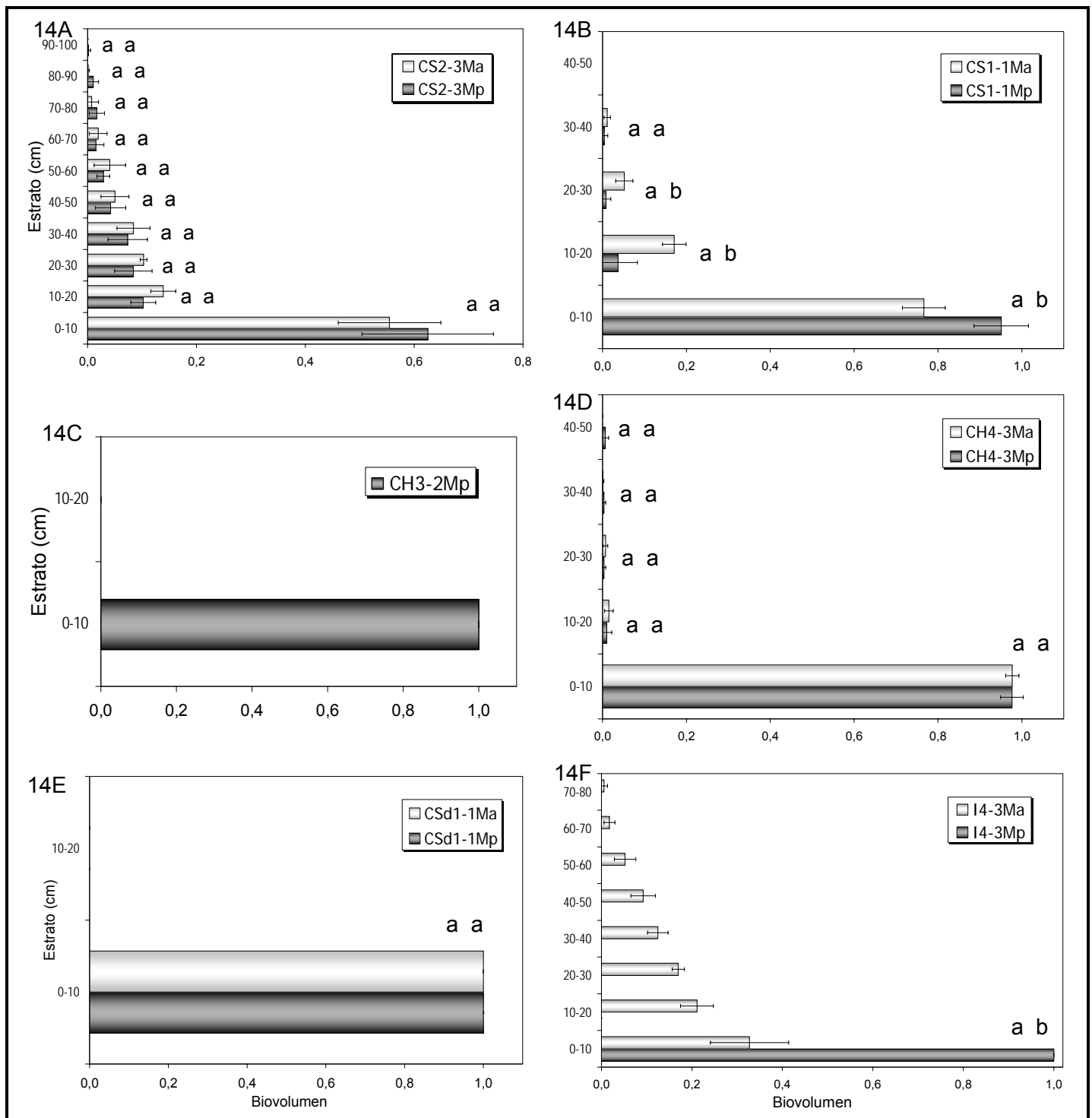


Figura 22. Relación porcentual de la distribución vertical de biovolumen para las diferentes unidades de vegetación de los humedales en la microcuenca de Mixteque. Las letras minúsculas (a b) indican diferencias significativas ($< 0,05$) entre las unidades con presencia (p) y ausencia (a) de pastoreo.

En general, cabe destacar que los céspedes secos alcanzan mayor estratificación vertical (entre 60-100 cm) que los céspedes húmedos, los cuales no superan los 50 cm de alto y, además, el mayor porcentaje de biovolumen se concentra en el primer estrato de los 10 cm, y esto se acentúa cuando se elimina la acción del pastoreo. Las ciénagas, que suelen ser evadidas por el ganado, también desarrollan una importante estratificación vertical (Figuras 21E y 22F).

En cuanto a la clasificación de las especies por formas de vida, las especies se pudieron ordenar 31 en herbáceas (41,9 %), 26 en graminiformes (35,1 %), ocho en arbustos (10,8 %), cinco en rosetas acaules (6,8 %), tres en plantas en cojín (4,1 %) y una en roseta gigante (1,4 %) (Anexo 2 y 3). Este patrón presenta ligeras variaciones al considerar cada microcuenca por separado. En la microcuenca de Gavidia, las graminiformes son las que se presentan en mayor proporción con 43,2 % de las especies, seguidas por las herbáceas (38,6 %), arbustos (9,1 %), cojines (6,8 %) y rosetas gigantes (2,3 %). Las rosetas acaules no aparecieron. En la microcuenca de Mixteque tanto las graminiformes como las herbáceas se encuentran en la misma proporción (38,9 % de las especies $\% / u$), seguidas de arbustos y rosetas acaules (9,3 % $\% / u$), rosetas gigantes y cojines (1,9 % $\% / u$).

Para los análisis de la abundancia relativa de las diferentes formas de vida, se realizaron gráficos circulares que permiten mostrar las proporciones de cada una, presente en ambas cuencas (Figuras 23 y 24). Adicionalmente se incluyeron otras tres categorías: *suelo desnudo*, *musgos* y otras plantas “no vasculares”. La categoría *suelo desnudo* (sd) corresponde a las veces que la varilla no tocó alguna planta en el muestreo. La categoría *musgos* (mu) concierne a varias especies de éstos que son parte importante en los céspedes húmedos y las ciénagas y, por lo tanto, se separaron del resto de las plantas no vasculares. Y en la categoría “no vasculares” (nv) se agruparon líquenes, y especies de las familias Marchantiaceae, Lycopodiaceae, Huperziaceae y Pteridaceae. Se sabe que los líquenes son una simbiosis entre un hongo (micobionte) y un alga o cianobacteria

(ficobionte) y las Pteridaceae pertenecen a las llamadas plantas vasculares pero sin valor forrajero, por lo tanto ambas fueron anexadas a esta categoría.

En la microcuenca de Gavidia, las formas graminiformes son las que predominan en todas las unidades seleccionadas (Fig. 23). Se encontró que en las unidades de vegetación con exclusión de pastoreo se incrementó la proporción de graminiformes, con excepción del césped anegado donde se invirtió esta proporción (Figuras 23H y 23G). Las plantas herbáceas no graminiformes solo aparecieron como segundo grupo importante en el césped seco sobre cono de deyección (CS3-2G) (Figuras 23C y 23D), en las demás unidades están presentes pero en menor proporción. También el césped seco sobre depósito fluvioglacial (CS4-3G) mostró una disminución en la forma de vida de roseta gigante, representada por *E. schultzi*, en las unidades de vegetación con exclusión de pastoreo.

Entre las plantas no vasculares, los musgos son otro elemento importante de mencionar, ya que en general se reducen en presencia de pastoreo. Sólo se ve incrementado en el césped húmedo sobre cono de deyección (CH2-3G) donde además las otras plantas “no vasculares” son sustituidas por plantas en cojín (Figuras 23E y 23F).

Otro rasgo importante es que las formas de vida se diversifican hacia las partes más secas y se homogenizan hacia la más húmedas, hasta llegar a la ciénagas constituidas tan sólo por formas graminiformes y musgos (Fig. 23J). Esto sugiere que la estructura de estas unidades está fuertemente influenciada por ese gradiente hídrico.

En los humedales de Mixteque se observó mayor heterogeneidad en cuanto a las diferentes formas de vida (Fig. 24). Los musgos se incrementaron en algunas de las áreas no pastoreadas con relación a sus equivalentes pastoreadas, entre ellas, el césped seco degradado sobre morrena lateral, CSd1-1M (Fig. 24B), el césped seco sobre morrena lateral, CS1-1M (Fig. 24F), el césped húmedo sobre depósito fluvioglacial, CH4-3M (Fig. 24H) y la ciénaga, I4-3M (Fig. 24J); mientras que en el césped seco sobre till morrénico, CS2-3M (Fig. 24D) éste disminuyó.

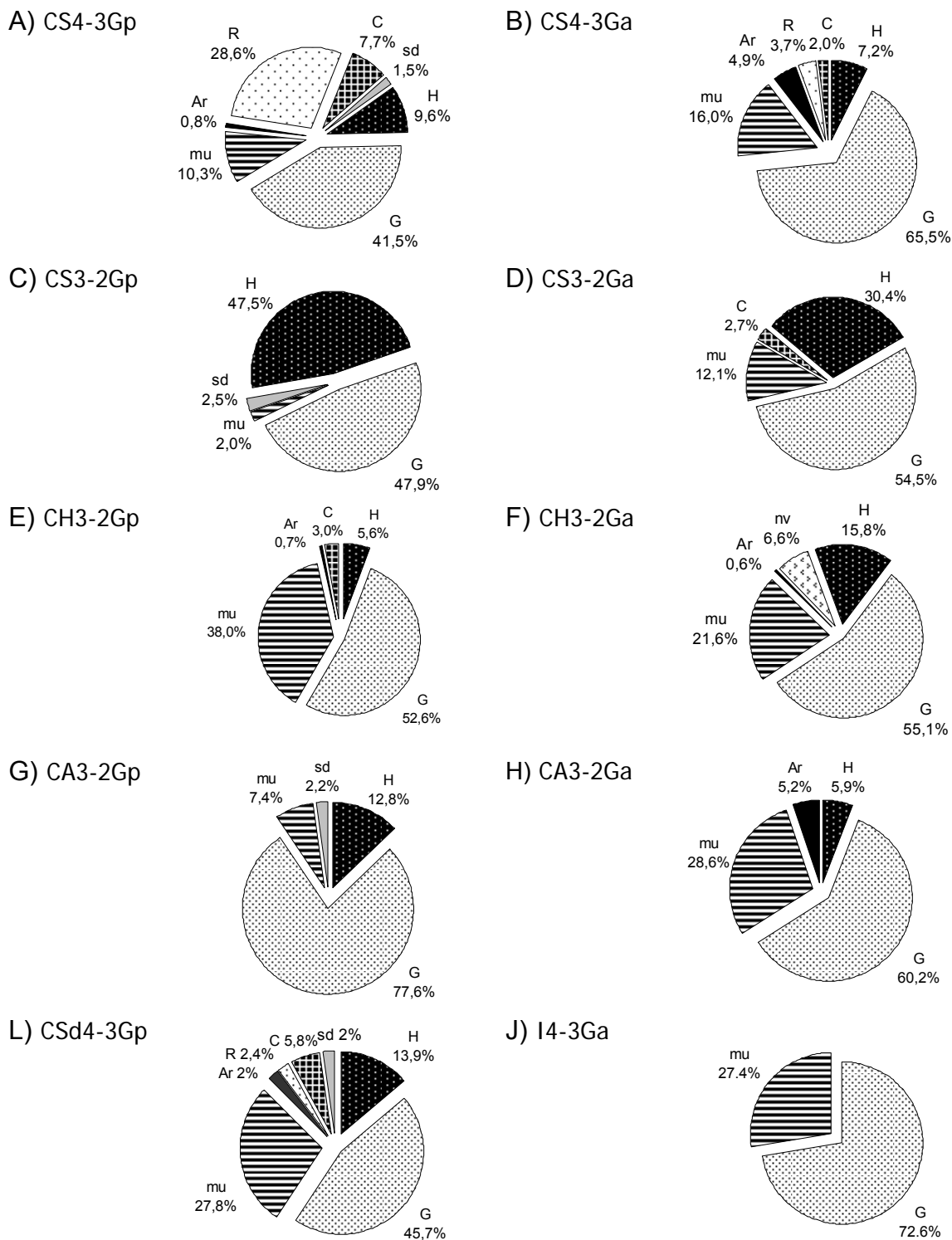
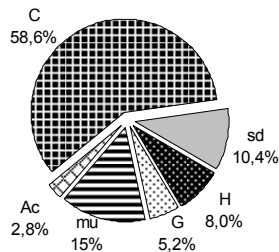


Figura 23. Relación porcentual del biovolumen en las formas de vida presentes en las unidades de vegetación del humedal “Pantano Grande” en la microcuenca de Gavidia. R rosetas gigantes, Ar arbustos, Ac rosetas acaules, H herbáceas, G graminiformes, C cojines, mu musgos, nv “no vasculares”, sd suelo desnudo.

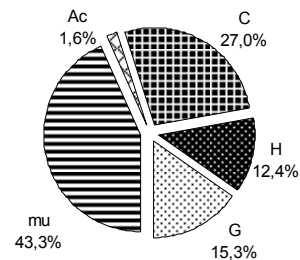
Las formas graminiformes se hacen más importantes hacia las unidades más húmedas, siendo sustituidas por las rosetas gigantes (sólo representadas por *E. schultzi*) hacia las más secas, hasta llegar a las áreas degradadas donde los cojines consiguen establecerse con un importante biovolumen.

En todas las unidades afuera del cercado en el humedal de Mixteque, con la excepción del césped húmedo sobre depósito fluvio glacial (CH4-3Mp), se muestra una fracción importante de *suelo desnudo* (4,7% - 12,4%), es decir, sin cobertura vegetal que proteja, por una parte, la superficie del suelo de la desagregación que causa el impacto directo de las gotas de lluvia sobre el suelo desnudo y, por otra parte, la pérdida de agua por evaporación. En Gavidia, el *suelo desnudo* no presenta valores tan altos de cobertura (no mayor a 2,5%) en ninguna de las unidades estudiadas.

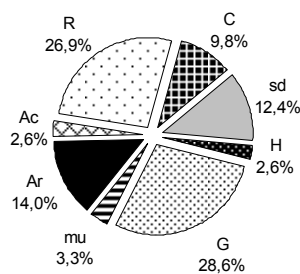
A) CSd1-1Mp



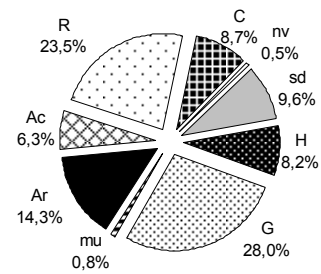
B) CSd1-1Ma



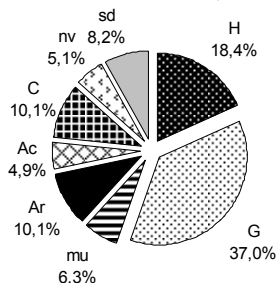
C) CS2-3Mp



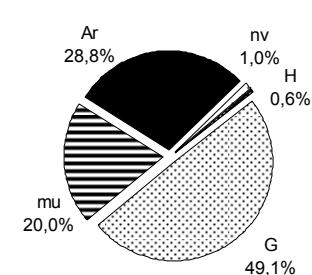
D) CS2-3Ma



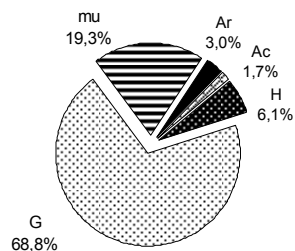
E) CS1-1Mp



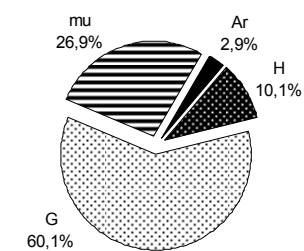
F) CS1-1Ma



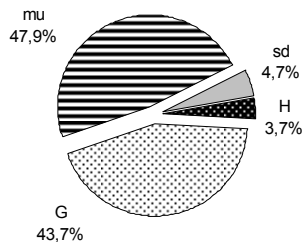
G) CH4-3Mp



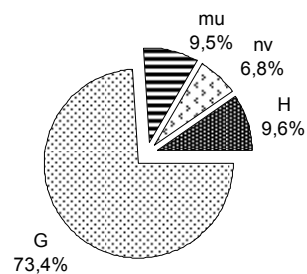
H) CH4-3Ma



I) I4-3Mp



J) I4-3Ma



K) CH3-2Mp

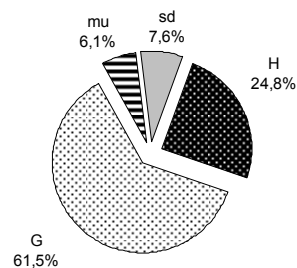


Figura 24. Relación porcentual del biovolumen en las formas de vida presentes en las unidades de vegetación de los humedales en la microcuenca de Mixteque. R rosetas gigantes, Ar arbustos, Ac rosetas acaules, H herbáceas, G graminiformes, C cojines, mu musgos, nv "no vasculares", sd suelo desnudo.

VI.1.4. Respuestas de las especies individuales a la exclusión del pastoreo

El pastoreo puede generar cambios absolutos en la biomasa así como en la abundancia relativa de las especies, y estos cambios pueden utilizarse como indicadores sobre la transformación estructural de la vegetación. Como lo señala Sarmiento (2006), se pueden observar varias tendencias:

- 1) una disminución en la biomasa no acompañada de una reducción en la abundancia relativa de las especies, que indica que la especie es consumida o dañada en función de su biomasa, sin una selección preferencial positiva o negativa.
- 2) una disminución en la biomasa y en la abundancia relativa de la especie, que indica un consumo preferencial de la especie o daño.
- 3) una disminución en la biomasa y un aumento de la abundancia relativa de las especies, que indica una pequeña selección negativa.
- 4) un aumento en la biomasa y en la abundancia relativa de la especie, que indica que el efecto del pastoreo es positivo.
- 5) sin cambios en la biomasa pero un aumento de la abundancia relativa, que indica que la especie no es consumida o dañada por los animales, sino que es favorecida indirectamente por su abundancia en la biomasa total aumentada.

En este trabajo de investigación se registró un total de 69 especies vasculares entre las dos microcuencas de Mixteque y Gavidia, que fueron clasificadas de acuerdo con las seis diferentes formas de vida ya mencionadas. Entre estas, sólo algunas estuvieron presentes en ambas situaciones (presencia/ausencia de pastoreo) de cada unidad de vegetación seleccionada.

En las Tablas 4 y 5 se muestran los valores de biovolumen que presentaron individualmente estas especies en las unidades con presencia (p) y ausencia (a) de pastoreo, así como sus valores de abundancia relativa en paréntesis, la palatabilidad y forma de vida.

En el caso de la microcuenca de Gavidia, se encontró que en el césped seco sobre cono de deyección (CS3-2G), la exclusión del pastoreo ocasionó un aumento significativo de la biomasa en dos especies graminiformes encontradas (*A. trichodes* y *Poaceae* sp3) que pueden considerarse como muy afectadas por el pastoreo. Además, mostraron un aumento significativo en sus abundancias relativas bajo exclusión, lo que sugiere un consumo preferencial por estas especies. Sin embargo, las otras seis especies encontradas no mostraron cambios significativos ni en la biomasa ni en la abundancia relativa, por lo tanto se pudieran considerar como especies no afectadas por el pastoreo. Entre estas se encuentran dos graminiformes (*C. amicta* y *M. erectifolia*) que presentan palatabilidad “buena”, tres herbáceas (*L. moritziana*, *R. acetosella* y *G. chamaense*) y una roseta acaule (*N. marginatum*) que no son consumidas por el ganado (tabla 4).

En el césped seco sobre depósito fluvio-glaciar (CS4-3G) se halló que *A. trichodes* presentó un aumento significativo en su biomasa en ausencia de pastoreo, sin aumentar su abundancia relativa (tabla 4); por lo tanto, la especie pudiera ser consumida sin una selección preferencial muy negativa. Mientras que *E. schultzei* exhibió una mayor abundancia relativa en las unidades pastoreadas, lo que indica que no es consumida sino que es favorecida indirectamente ($P = 4/5$, tabla 4). Las restantes 11 especies que se encontraron parecen no ser consumidas por el ganado.

Para el césped húmedo sobre cono de deyección (CH3-2G) se tiene que *Orthosanthus* sp es una especie que, en presencia de pastoreo, pudiera ser consumida con preferencia ya que mostró una biomasa y abundancia relativa significativamente menores fuera del cercado (tabla 4). Sin embargo, se debe señalar que Sarmiento (2006) registra para la especie *O. chimboracensis* un valor de palatabilidad de 5, es decir, se trata de una planta que es rechazada por el ganado. Aparece también una especie del género *Lachemilla*, donde la ausencia de pastoreo parece generar un aumento significativo sólo en la abundancia relativa. *M. erectifolia*, contrariamente presenta mayor abundancia y biomasa

fuera de la cerca, sugiriendo que la presencia de pastoreo afecta positivamente a esta especie, en esta unidad más húmeda que las anteriores.

El césped anegado sobre depósito fluvio-glaciar (CA3-2G) fue el que mostró más especies que pudieran presentar un consumo preferencial, ya que tanto los valores de biomasa como los de abundancia relativa presentaron valores significativamente mayores en ausencia de pastoreo. Estas fueron: *C. albolutescens*, *E. acicularis* e *H. juniperinum*. Las dos primeras corresponden a ciperáceas graminiformes con alto consumo preferencial. No obstante, la tercera es un arbusto enano con hojas coriáceas que la hacen ser desechada por los animales. De hecho, otra especie de este mismo género (*H. laricifolium*) es reportada con un valor de palatabilidad 5 por Sarmiento (2006). Esto hace pensar que el daño causado a esta especie puede estar asociado más a un efecto mecánico por pisoteo o fricción que por consumo directo del ganado. Por otra parte, *Juncus* sp2 muestra valores significativamente mayores de biomasa y abundancia relativa fuera de la cerca, lo que sugiere un efecto positivo del pastoreo, pero su índice de daño indica que el efecto no es relevante (tabla 4). *W. pigmaea* es una hierba arrosetada que presentó una mayor abundancia relativa fuera de la cerca, lo que sugiere que el efecto del pastoreo es ligeramente positivo. Las seis especies restantes no son consumidas por el ganado.

En el caso de la microcuenca de Mixteque, se encontró que en el césped seco degradado sobre morrena lateral (CSd1-1M), sólo dos especies (*A. pulvinata* y *R. acetocella*) presentaron diferencias significativas, con una mayor abundancia relativa en presencia de pastoreo. En cambio, en el césped seco sobre till morrénico (CS3-2M), *A. acaulis* fue la única especie que presentó cambios significativos, con una menor abundancia relativa en presencia de pastoreo (tabla 5).

Para el césped seco sobre morrena lateral (CS1-1M) se encontró que dos especies (*C. albolutescens* e *H. juniperinum*), en presencia de pastoreo, mostraron una menor abundancia y biomasa, lo que sugiere un consumo preferencial de estas especies, o al menos un daño. Se entiende que una ciperácea graminiforme (*C.*

albolutescens) con alto consumo preferencial, parece estar siendo fuertemente seleccionada por el ganado (tabla 5). Las demás especies en los céspedes secos (3 especies en CSd1-1M, 11 especies en CS3-2M, 4 especies en CS1-1M) no muestran diferencias claras.

En el césped húmedo sobre depósito fluvio-glaciario (CH4-3M) se presentaron dos especies (*C. albolutescens* y *M. erectifolia*), en presencia de pastoreo, con aumentos significativos tanto en su biomasa como en la abundancia relativa dentro de la cerca, lo que sugiere un consumo preferencial ya que se trata de especies graminiformes con valores de palatabilidad preferencial y bueno. Otra especie, *C. amicta*, en ausencia de pastoreo mostró una menor biomasa y abundancia, que pudiera estar señalando un efecto positivo del pastoreo sobre esta especie. Sin embargo, el ID sugiere que no es afectada por el pastoreo sobre la unidad de césped húmedo. Las otras tres especies no parecen ser afectadas.

Finalmente, en la ciénaga (I4-3M) sólo se encontró una especie de ciperácea del género *Cyperus* la cual exhibió valores significativamente menores de biomasa y abundancia relativa en presencia de pastoreo. En términos generales, son poáceas y ciperáceas las especies que parecen mostrar un consumo preferencial. Estas especies tienden a mostrar respuestas al pastoreo porque los valores de ID tienden a ser extremos (+2, -2) cuando se dan los cambios significativos de sus valores.

Especie	FV	P	CS3-2G			CS4-3G			CH3-2G			CA3-2G					
			p	a	ID	p	a	ID	p	a	ID	p	a	ID			
<i>Aciachne pulvinata</i>	Co	5*				14,0 ^a (6,28 ^a)	8,0 ^a (2,71 ^a)	-2									
<i>Agrostis trichodes</i>	G	2*	11,0 ^a (6,71 ^a)	67,0 ^b (25,45 ^b)	+2	1,5 ^a (0,68 ^a)	7,0 ^b (1,79 ^a)	+2	20,3 ^a (8,25 ^a)	5,0 ^a (2,22 ^a)	-2	9,0 ^a (4,40 ^a)	0,5 ^a (0,15 ^a)	0			
<i>Carex albolutescens</i>	G	1*				26,8 ^a (12,89 ^a)	88,5 ^a (19,67 ^a)	+2				8,0 ^a (4,98 ^a)	77,0 ^b (21,83 ^b)	+2			
<i>Carex amicta</i>	G	-	32,0 ^a (17,21 ^a)	7,0 ^a (2,72 ^a)	-2												
<i>Eleocharis acicularis</i>	G	1*				15,8 ^a (8,04 ^a)	0,5 ^a (0,13 ^a)	0				1,8 ^a (1,09 ^a)	80,8 ^b (23,25 ^b)	+2			
<i>Erodium cicutarium</i>	H	-				0,5 ^a (0,23 ^a)	0,8 ^a (0,22 ^a)	0									
<i>Espeletia schultzii</i>	R	4*/5**				61,3 ^a (28,50 ^a)	15,0 ^a (4,55 ^b)	-2									
<i>Gentiana sedifolia</i>	H	-							0,3 ^a (0,11 ^a)	0,5 ^a (0,51 ^a)	+2						
<i>Geranium chamaense</i>	H	3**	21,8 ^a (12,01 ^a)	21,0 ^a (8,12 ^a)	-1	7,3 ^a (3,39 ^a)	2,8 ^a (0,82 ^a)	-2				3,8 ^a (1,99 ^a)	6,5 ^a (1,89 ^a)	0			
<i>Hypericum juniperinum</i>	Ar	5				1,8 ^a (0,76 ^a)	20,0 ^a (5,02 ^a)	+2	1,8 ^a (0,71 ^a)	1,3 ^a (0,61 ^a)	0	0,3 ^a (0,14 ^a)	18,3 ^b (5,02 ^b)	+2			

Tabla 4. Biovolumen, abundancia relativa (entre paréntesis) e índice de daño (ID) calculado para las especies encontradas en las diferentes unidades de vegetación de la microcuenca de Gavidia, en presencia (p) y en ausencia (a) de pastoreo. Forma de vida (FV): R roseta gigante, Ar arbusto, Ac roseta acaule, H herbácea, G graminiforme, C cojín. Valores de palatabilidad tomados de: * Molinillo y Monasterio (1997) y ** Sarmiento (2006). Escala de P: 1 preferencial, 2 buena, 3 regular, 4 deficiente, 5 desechada. Escala de ID: -2 muy positivamente afectado, -1 positivamente afectado, 0 no afectado, +1 negativamente afectado, +2 muy negativamente afectado. Las letras minúsculas (a b) indican diferencias significativas (< 0,05) entre las unidades con ausencia (a) y presencia (p) de pastoreo.

Especie	FV	P	CS3-2G			CS4-3G			CH3-2G			CA3-2G		
			p	a	ID	p	a	ID	p	a	ID	p	a	ID
<i>Juncus sp2</i>	G	-										54,0 ^a (29,48 ^a)	3,8 ^b (1,06 ^b)	0
<i>Lachemilla moritziana</i>	H	3**	3,5 ^a (1,97 ^a)	1,8 ^a (0,66 ^a)	-2									
<i>Lachemilla sp</i>	H	3				0,3 ^a (0,11 ^a)	0,3 ^a (0,05 ^a)	-2	1,0 ^a (0,39 ^a)	17,8 ^a (8,22 ^b)	+2	1,3 ^a (0,62 ^a)	0,3 ^a (0,08 ^a)	-2
<i>Muehlenbergia erectifolia</i>	G	2*	17,5 ^a (9,25 ^a)	2,5 ^a (0,96 ^a)	-2	26,5 ^a (12,70 ^a)	43,3 ^a (9,59 ^a)	-1	61,3 ^a (25,15 ^a)	28,8 ^b (13,44 ^b)	-2	18,3 ^a (9,60 ^a)	6,3 ^a (1,67 ^a)	-2
<i>Noticastum marginatum</i>	Ac	-	44,0 ^a (26,12 ^a)	47,0 ^a (17,86 ^a)	-1	10,5 ^a (4,96 ^a)	13,0 ^a (2,98 ^a)	-1				0,3 ^a (0,11 ^a)	0,3 ^a (0,07 ^a)	-1
<i>Orthosanthus sp</i>	G	-							1,0 ^a (0,42 ^a)	29,8 ^b (14,66 ^b)	+2	32,0 ^a (16,36 ^a)	21,5 ^a (6,28 ^a)	-2
<i>Poaceae sp3</i>	G	-	12,8 ^a (7,62 ^a)	61,5 ^b (23,33 ^b)	+2	8,8 ^a (4,16 ^a)	5,3 ^a (1,76 ^a)	-2						
<i>Rumex acetosella</i>	H	3*/**	11,5 ^a (6,99 ^a)	8,3 ^a (3,17 ^a)	-2	2,0 ^a (0,95 ^a)	1,0 ^a (0,35 ^a)	-2						
<i>Werneria pigmaea</i>	H	-										18,5 ^a (9,95 ^a)	13,5 ^a (3,95 ^b)	-2

Continuación de la Tabla 4.

Especie	FV	P	CSd1-1M			CS2-3M			CS1-1M			CH4-3M			I4-3M		
			p	a	ID	p	a	ID	p	a	ID	p	a	ID	p	a	ID
<i>Acaena cylindrostachya</i>	Ac	3				0,8 ^a (0,47 ^a)	1,0 ^a (0,54 ^a)	0									
<i>Acaulimalva acaulis</i>	Ac	-	3,5 ^a (3,02 ^a)	1,5 ^a (1,00 ^a)	-2	4,3 ^a (2,55 ^a)	14,5 ^a (6,38 ^b)	+2									
<i>Aciachne pulvinata</i>	C	5*	73,0 ^a (65,65 ^a)	41,5 ^a (27,28 ^b)	-2	18,8 ^a (11,18 ^a)	21,5 ^a (10,18 ^a)	0									
<i>Agrostis trichodes</i>	G	2*	0,5 ^a (0,52 ^a)	5,0 ^a (3,23 ^a)	+2	15,0 ^a (9,11 ^a)	7,3 ^a (2,96 ^a)	-2									
<i>Baccharis tricuneata</i>	Ar	-				3,0 ^a (1,72 ^a)	0,8 ^a (0,29 ^a)	-2	2,0 ^a (1,68 ^a)	18,8 ^b (9,12 ^b)	+2						
<i>Calamagrostis sp</i>	G	1-2*				25,0 ^a (14,93 ^a)	33,3 ^a (16,65 ^a)	0									
<i>Carex albolutescens</i>	G	1*				12,3 ^a (7,48 ^a)	12,3 ^a (5,51 ^a)	-1				1,5 ^a (1,08 ^a)	58,0 ^b (20,06 ^b)	+2			
<i>Carex amicta</i>	G	-							15,5 ^a (12,75 ^a)	17,5 ^a (8,44 ^a)	-2	85,5 ^a (57,43 ^a)	4,3 ^b (1,62 ^b)	0			
<i>Cyperus sp</i>	G	-													3,0 ^a (3,52 ^a)	250,3 ^b (48,89 ^b)	+2
<i>Eleocharis acicularis</i>	G	1*										8,5 ^a (5,75 ^a)	9,0 ^a (3,06 ^a)	-2			

Tabla 5. Biovolumen, abundancia relativa (entre paréntesis) e índice de daño (ID) calculado para las especies encontradas en las diferentes unidades de vegetación de la microcuenca de Mixteque, en presencia (p) y en ausencia (a) de pastoreo. Forma de vida (FV): R roseta gigante, Ar arbusto, Ac roseta acaule, H herbácea, G graminiforme, C cojín. Valores de palatabilidad tomados de: * Molinillo y Monasterio (1997) y ** Sarmiento (2006). Escala de P: 1 preferencial, 2 buena, 3 regular, 4 deficiente, 5 desechada. Escala de ID: -2 muy positivamente afectado, -1 positivamente afectado, 0 no afectado, +1 negativamente afectado, +2 muy negativamente afectado. Las letras minúsculas (a b) indican diferencias significativas (< 0,05) entre las unidades con ausencia (a) y presencia (p) de pastoreo.

Especie	FV	P	CSd1-1M			CS2-3M			CS1-1M			CH4-3M			I4-3M		
			p	a	ID	p	a	ID	p	a	ID	p	a	ID	p	a	ID
<i>Espeletia schultzei</i>	R	4*/5**				51,5 ^a (30,72 ^a)	57,8 ^a (25,55 ^a)	-1									
<i>Geranium chamaense</i>	H	3*/**							6,5 ^a (5,31 ^a)	1,0 ^a (0,49 ^a)	-2						
<i>Hypericum juniperinum</i>	Ar	5							11,3 ^a (9,20 ^a)	39,8 ^b (19,34 ^b)	+2	4,0 ^a (2,70 ^a)	8,3 ^a (2,88 ^a)	0			
<i>Hypericum laricifolium</i>	Ar	5*/**				23,8 ^a (13,42 ^a)	34,5 ^a (14,69 ^a)	+1									
<i>Hypochaeris setosa</i>	Ac	3*	0,5 ^a (0,52 ^a)	1,0 ^a (0,65 ^a)	+1	0,8 ^a (0,49 ^a)	1,3 ^a (0,75 ^a)	+2									
<i>Lachemilla moritziana</i>	H	3**	1,5 ^a (1,55 ^a)	5,0 ^a (3,24 ^a)	+2												
<i>Muehlenbergia erectifolia</i>	G	2*							17,8 ^a (14,61 ^a)	40,3 ^a (19,74 ^a)	+1	8,3 ^a (5,19 ^a)	80,0 ^b (27,87 ^b)	+2			
<i>Poaceae sp1</i>	G	-				1,8 ^a (1,09 ^a)	10,5 ^a (4,18 ^a)	+2									
<i>Poaceae sp4</i>	G	-	6,0 ^a (5,12 ^a)	5,0 ^a (3,32 ^a)	-1												
<i>Rumex acetosella</i>	H	3*/**	8,0 ^a (7,06 ^a)	5,0 ^a (3,27 ^b)	-2	1,3 ^a (0,80 ^a)	2,0 ^a (1,11 ^a)	1									
<i>Sisyrinchium sp</i>	G	-							0,8 ^a (0,63 ^a)	0,3 ^a (0,12 ^a)	-2	0,3 ^a (0,17 ^a)	1,5 ^a (0,54 ^a)	+2			

Continuación de la Tabla 5.

VI.1.5. Análisis integrado de la estructura de la comunidad en las diferentes situaciones

Para la ordenación de las diferentes unidades de vegetación muestreadas en los humedales de las dos microcuencas de Gavidia y Mixteque, se utilizaron Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL).

La figura 25 representa el ordenamiento en los dos primeros ejes, de las 76 transectas que fueron utilizadas para el levantamiento florístico, correspondientes a la microcuenca de Gavidia (36 transectas: 18 dentro de la cerca, 18 fuera de la cerca) y la microcuenca de Mixteque (40 transectas: 18 dentro de la cerca y 22 fuera). El ordenamiento no separa las unidades seleccionadas de cada microcuenca, lo que muestra homogeneidad entre ambos humedales en ambas localidades. El ordenamiento coloca a las ciénagas de ambas microcuencas (I4-3G, I4-3Ma, I4-3Mp) en el extremo derecho a lo largo del primer eje de ordenación en contraposición al resto de las unidades de céspedes distribuidas en el centro y sector izquierdo del diagrama. Esto permite inferir un posible gradiente hídrico sobre el primer eje.

Por otra parte, el ordenamiento coloca las unidades relacionadas con las posiciones geomorfológicas asociadas a morrenas, en la parte superior del segundo eje (CS2-3M y CSd1-1M), en contraste a posiciones asociadas a conos de deyección (CA3-2G, CH3-2G y CS3-2G) que son ordenadas hacia la parte inferior de ese segundo eje. En este sentido, se pudiera sugerir que sobre el segundo eje domina probablemente un gradiente geomorfológico más que topográfico.

Otro aspecto importante de señalar es la posición relativa entre las unidades equivalentes (pastoreadas y no pastoreadas), donde las unidades en ausencia de pastoreo muestran una tendencia a ordenarse a la derecha (en el primer eje de ordenación) de sus homólogas en presencia de pastoreo. Esto es, las unidades no pastoreadas muestran una estructura de la comunidad que las asemeja a la estructura de la comunidad encontrada en las zonas más húmedas.

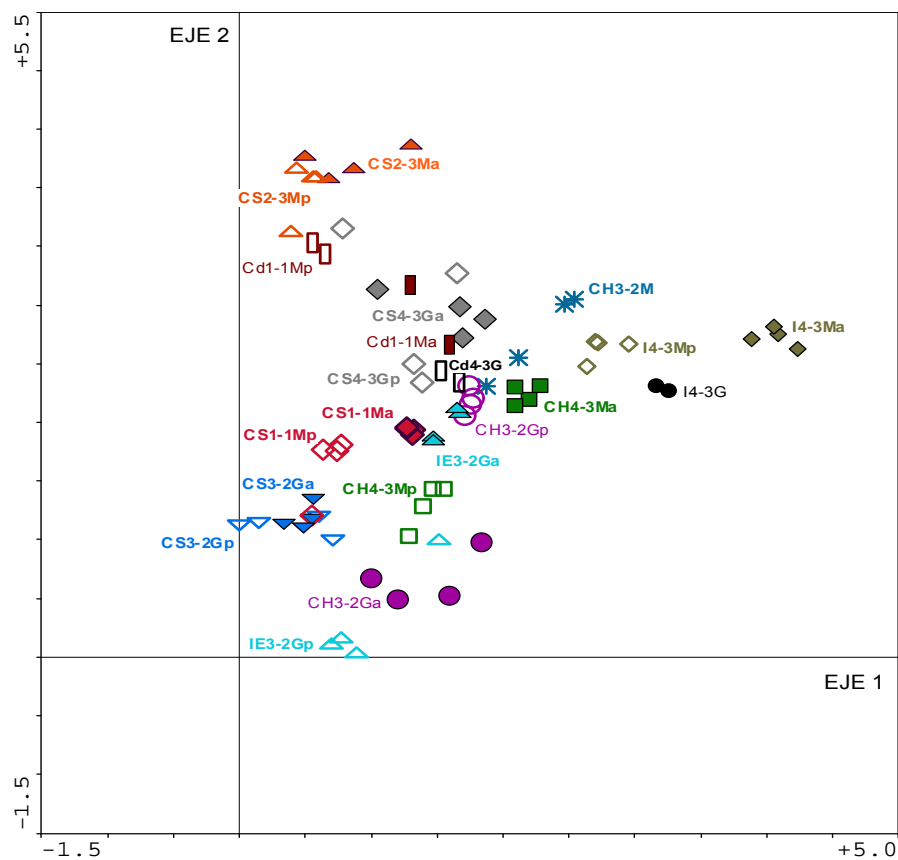


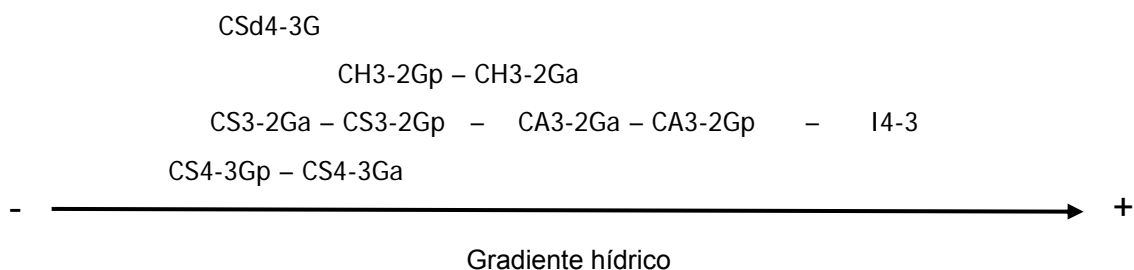
Figura 25. Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) de las unidades de vegetación (76 censos) muestreadas en los humedales estudiados: “Pantano Grande” en la microcuenca de Gavidia y “Primer Pantano” y “Segundo Pantano” en la microcuenca de Mixteque. Las abreviaciones para las unidades están señaladas en la tabla 1, entre las unidades con ausencia (a) y presencia (p) de pastoreo. Adicionalmente, se utilizaron diferentes figuras geométricas para facilitar la diferenciación entre las unidades de vegetación, a su vez se mantuvo la misma figura para la unidad de vegetación en presencia y en ausencia de pastoreo, pero rellenas para el primero y vacías para el segundo, esto es:

Unidad	Figura	Unidad	Figura
CSd4-3G	Rectángulos vacíos negro	CSd1-1M	Rectángulos marrones
CS4-3G	Rombos grises	CS1-1M	Rombos rojos
CS3-2G	Triángulos invertidos, azul oscuro	CS2-3M	Triángulos anaranjados
CH3-2G	Círculos grande violetas	CH3-2M	Asteriscos azules
CA3-2G	Triángulos no invertidos, azul claro	CH4-3M	Cuadrados verdes grama
I4-3G	Círculos pequeños	I4-3M	Rombos verdes oliva

En la figura 26 se observa, sobre el primer plano de ordenamiento, la disposición de las especies vegetales de ambas microcuencas. La nube de puntos de las especies se dispersa siguiendo la distribución de las unidades de vegetación, es decir, un grupo se ordena hacia la parte derecha del primer eje y otros dos se abren hacia las partes superior e inferior del segundo eje de ordenación.

Especies como *Hypericum laricifolium*, *Espeletia schultzii*, *Aciachne pulvinata*, *Acaulimalva acaulis* se asocian a la posición de los céspedes secos; *Werneria pigmaea*, *Lachemilla* sp y algunas especies de juncos y ciperáceas se asocian a unidades de céspedes más húmedos, y las ciénagas están bien diferenciadas por *Cyperus* sp, *Drymaria paramorum*, *Geranium multiceps*, *Marchantia* sp y algunas poáceas.

La figura 27 muestra la ordenación de las unidades con ausencia y presencia de pastoreo en la microcuenca de Gavidia. Esto permite analizar los gradientes subyacentes con mayor detalle. Se puede ver cómo la ciénaga (I4-3G) se separa de las demás unidades ordenándose hacia el extremo derecho del primer eje de ordenación en oposición al resto de las unidades de céspedes que se dispersan hacia el segmento izquierdo del gráfico. La posición de estos céspedes continúa mostrando el posible gradiente hídrico que representa el primer eje de ordenación, ya que los céspedes secos (CS3-2G y CS4-3) toman posiciones más hacia la izquierda del primer eje, mientras que el césped húmedo (CH3-2G) y el anegado (CA3-2G) se ubican en una posición intermedia (en el sector izquierdo) a lo largo del mismo eje.



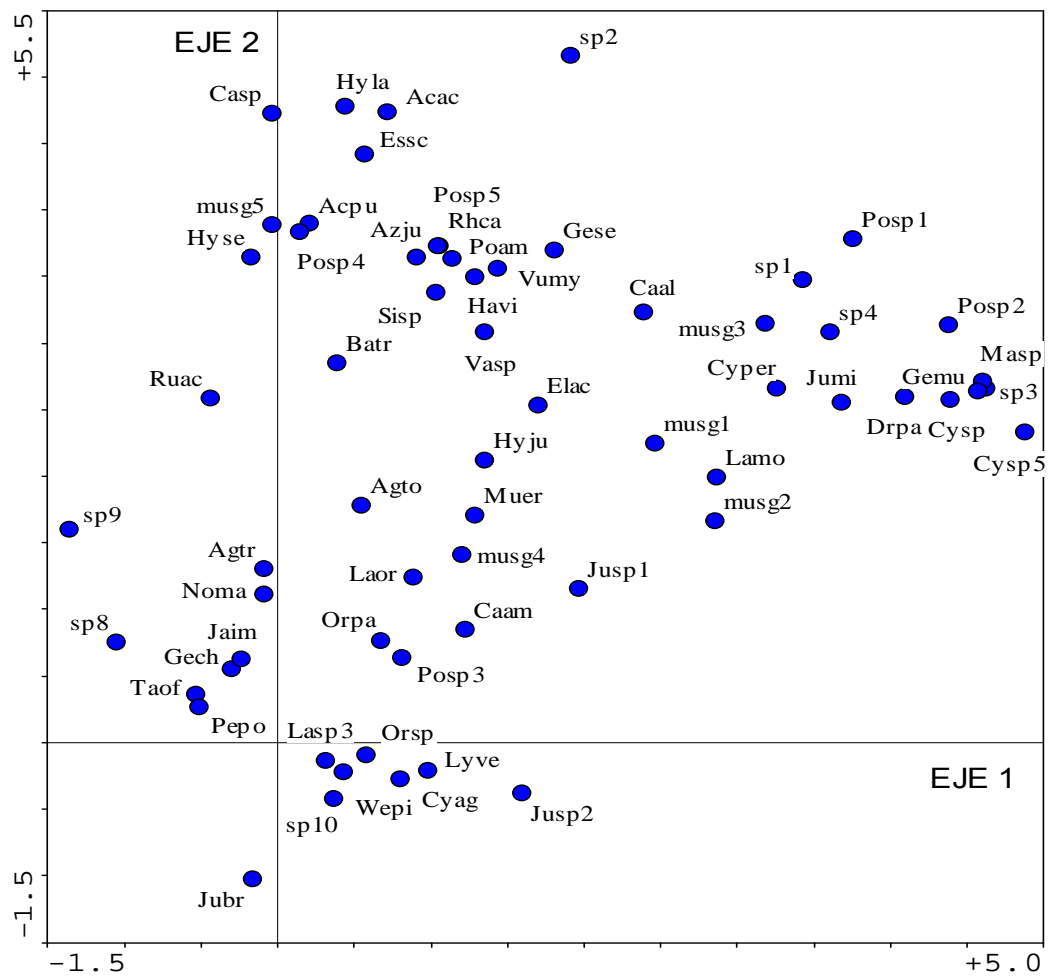


Figura 26. Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) de las especies identificadas en los humedales estudiados: “Pantano Grande” en la microcuenca de Gavidia y “Primer Pantano” y “Segundo Pantano” en la microcuenca de Mixteque. Los nombres se abreviaron con las dos primeras letras del género y de la especie.

Las unidades equivalentes (ausencia y presencia de pastoreo) no muestran cambios consistentes en su posición relativa en el ordenamiento: las unidades pastoreadas del césped húmedo sobre cono de deyección (CH3-2G) y del césped seco sobre depósito fluvio-glaciar (CS4-3G) se ubican al lado izquierdo de las unidades no pastoreadas sobre el eje 1, mientras que las unidades pastoreadas del césped secos sobre cono (CS3-2G) y el césped anegado (CA3-2G) se encuentran ordenadas del lado derecho de las unidades no pastoreadas sobre el mismo eje. Estas unidades pudieran estar respondiendo a otro gradiente representado por el segundo eje, que permite inferir una probable asociación al efecto del pastoreo, ya que los céspedes no pastoreados se ordenan hacia la parte inferior del eje 2, mientras que los céspedes pastoreados se ordenan hacia la posición superior del mismo eje, con la excepción del césped húmedo donde éste arreglo se invierte y el césped seco sobre depósito fluvio-glaciar (SC4-3G) cuyas unidades pastoreadas se dispersan en el eje 2.

Con relación al ordenamiento de las especies, graficado en la figura 28, estas muestran una nube de puntos concentrados hacia el extremo izquierdo del plano. Sólo tres especies se ven claramente asociadas con las ciénagas: la presencia de musgos, *Juncus microcephalus* y *Cyperus* sp. Las demás especies se observan dispersas entre las diferentes unidades de céspedes secos y húmedos, sin un patrón definido.

La figura 29 representa la ordenación de las unidades con ausencia y presencia de pastoreo seleccionadas en la microcuenca de Mixteque, en los dos primeros planos de ordenación del ACL. En este ordenamiento, las unidades se establecen de acuerdo a un posible gradiente hídrico en el eje 1 con mayor claridad que para el caso de la microcuenca de Gavidia, con los céspedes secos en el extremo izquierdo y las ciénagas en el extremo derecho, ocupando los céspedes húmedos posiciones intermedias:

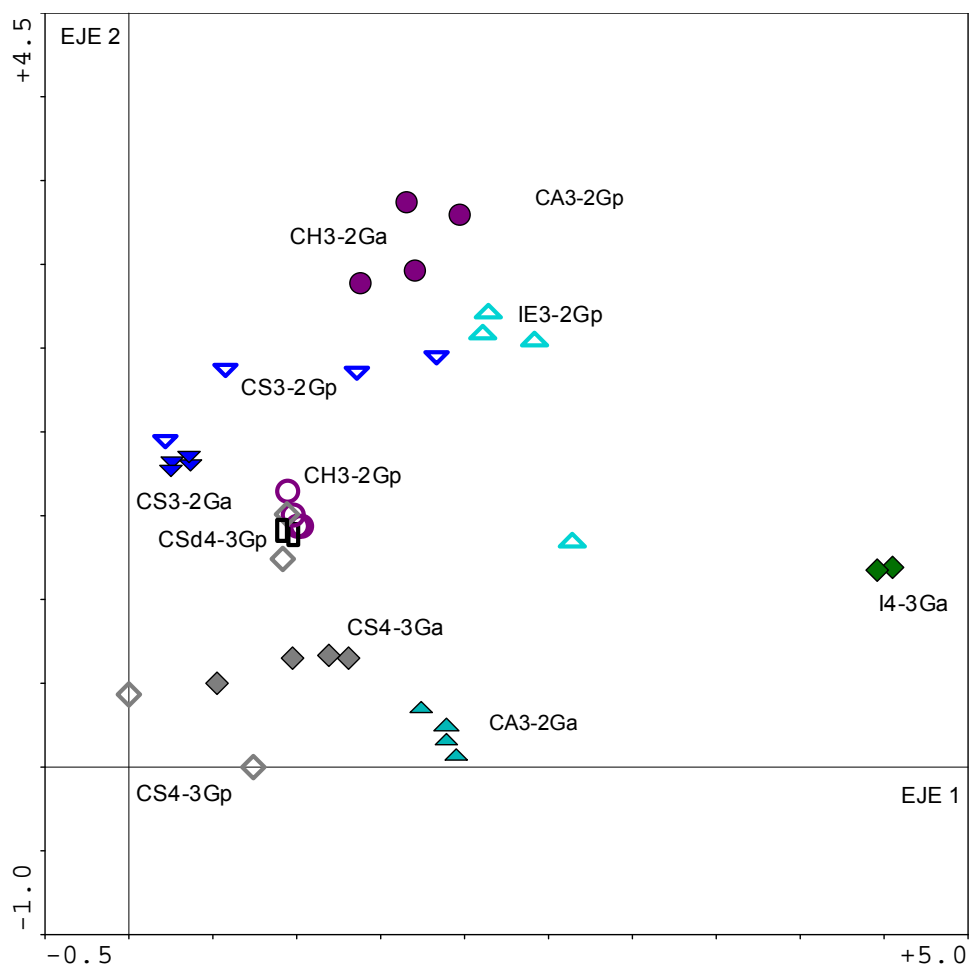


Figura 27. Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) de las seis unidades de vegetación (36 censos) muestreadas en el humedal “Pantano Grande”, microcuenca de Gavidia. Las abreviaciones para las unidades están señaladas en la tabla 1, entre las unidades con ausencia (a) y presencia (p) de pastoreo. Adicionalmente, se utilizaron diferentes figuras geométricas para facilitar la diferenciación entre las unidades de vegetación, a su vez se mantuvo la misma figura para la unidad de vegetación en presencia y en ausencia de pastoreo, pero rellenas para el primero y vacías para el segundo, esto es: CS3-2G (triángulos invertidos, azul oscuro), CS4-3 (rombos grises), CH3-2 (círculos violetas) y CA3-2 (triángulos no invertidos, azul claro).

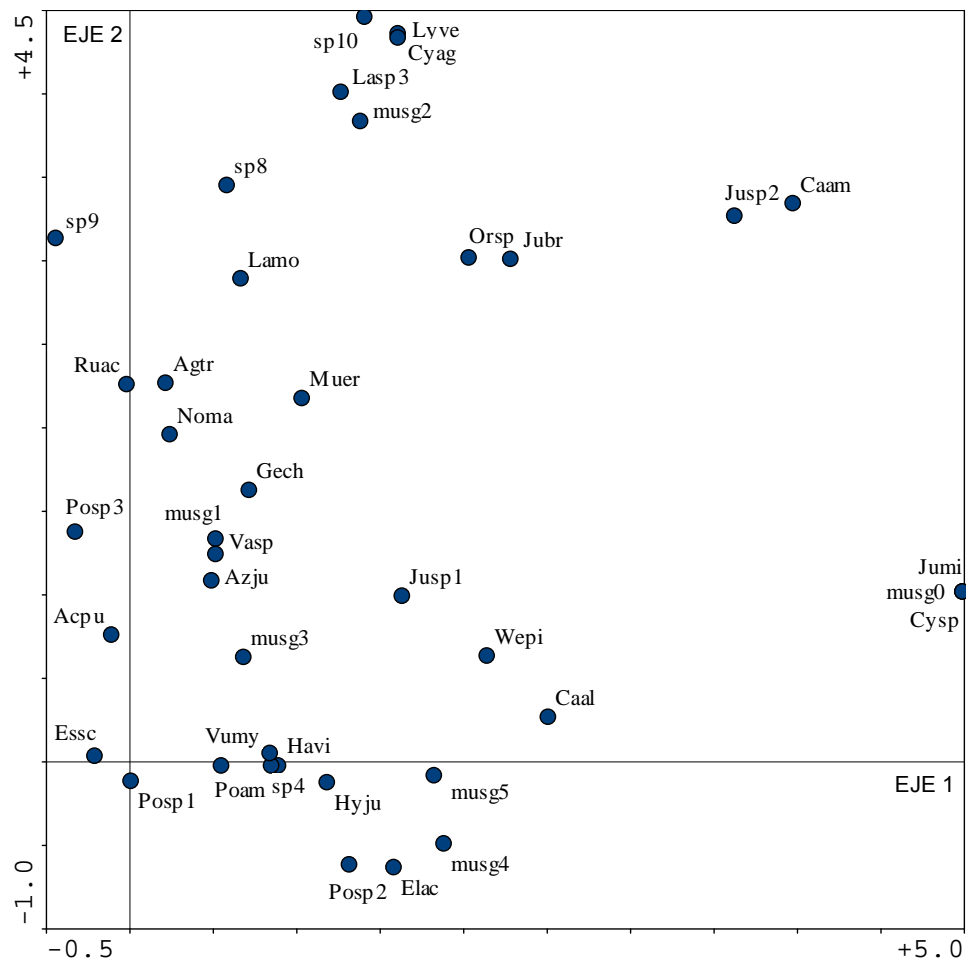
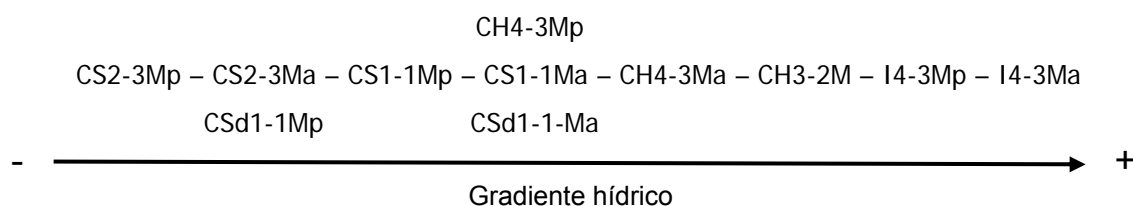


Figura 28. Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) de las especies identificadas en el humedal “Pantano Grande”, microcuenca de Gavidia. Los nombres se abreviaron con las dos primeras letras del género y de la especie.



Por otra parte, se puede ver que la ordenación coloca a todas las unidades en ausencia de pastoreo a la derecha de sus equivalentes en presencia de pastoreo, lo que señala un efecto del pastoreo sobre todas estas unidades que modifica la estructura de la vegetación de manera análoga al posible efecto producido por el gradiente de humedad.

En la figura 30 se presenta la ordenación de las especies, en los dos primeros ejes de ordenación, de las transectas muestreadas en Mixteque. En esta ordenación es posible establecer 3 grupos. Las plantas asociadas con zonas húmedas y cenagosas se agrupan hacia la posición central-derecha del plano, entre las que predominan ciperáceas (*C. albolutescens*, *E. acicularis*, *Cyperus* sp.), una especie de juncácea, *D. paramorum*, *G. multiceps*, así como algunas plantas no vasculares como varias especies de musgos y *Marchantia* sp (Hepática). Las plantas que se ven favorecidas en lugares secos con posiciones topográficas altas se concentran hacia la parte inferior-izquierda del plano, como *R. acetosella*, *Rh. Candollei*, *A. pulvinata*, *G. chamaense*, *N. marginatum*. Y las especies que requieren regiones secas, pero de posición topográfica de intermedia a baja, están ubicadas en la posición superior-izquierda, estas son *E. schultzii*, *O. paramensis*, *L. orbiculata*, *C. amicta*, *H. laricifolium*. Esto sugiere que mientras el primer eje pudiera estar asociado a un gradiente hídrico, el segundo eje pudiera estar relacionado a la posición topográfica de las unidades seleccionadas.

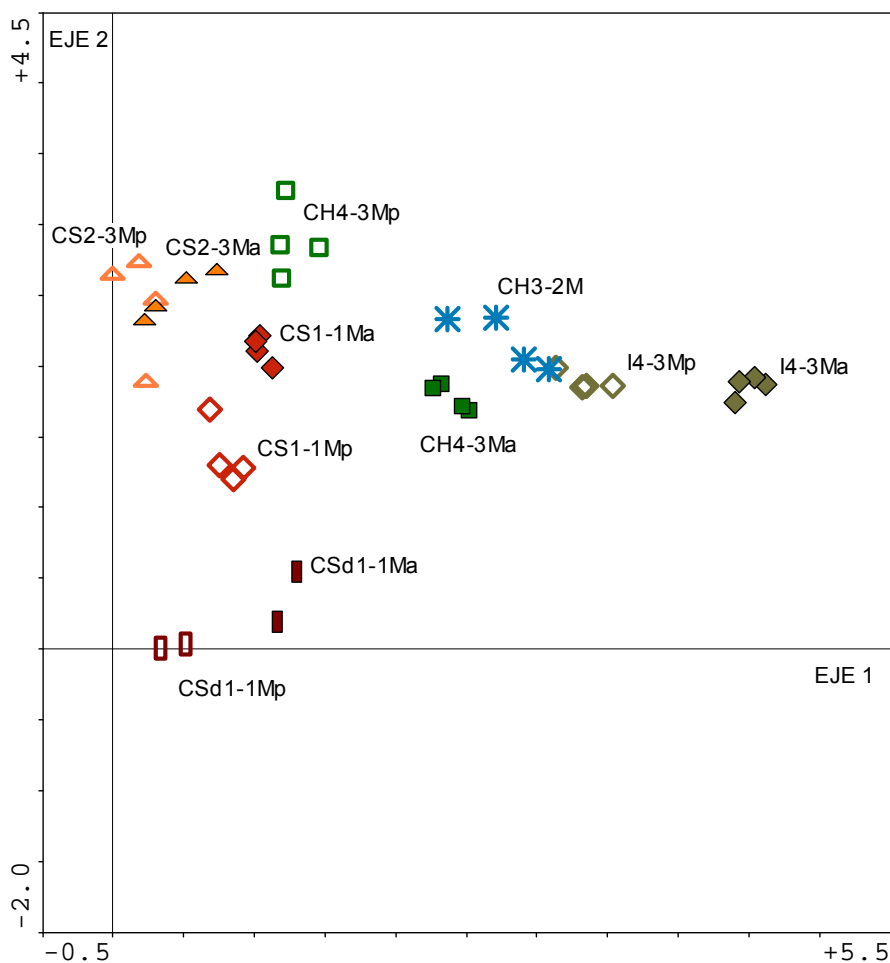


Figura 29. Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) de las seis unidades de vegetación (40 censos) muestreadas en el humedal “Primer Pantano”, microcuenca de Mixteque. Las abreviaciones para las unidades están señaladas en la tabla 1, entre las unidades con ausencia (a) y presencia (p) de pastoreo. Adicionalmente, se utilizaron diferentes figuras geométricas para facilitar la diferenciación entre las unidades de vegetación, a su vez se mantuvo la misma figura para la unidad de vegetación en presencia y en ausencia de pastoreo, pero rellenas para el primero y vacías para el segundo, esto es: I4-3M (rombos verde oliva), CH3-2M (asteriscos azules), CH4-3M (cuadrados verde oscuro), CS1-1M (rombos rojos), CS2-3M (triángulos anaranjados) y CSd1-1M (rectángulos marrones).

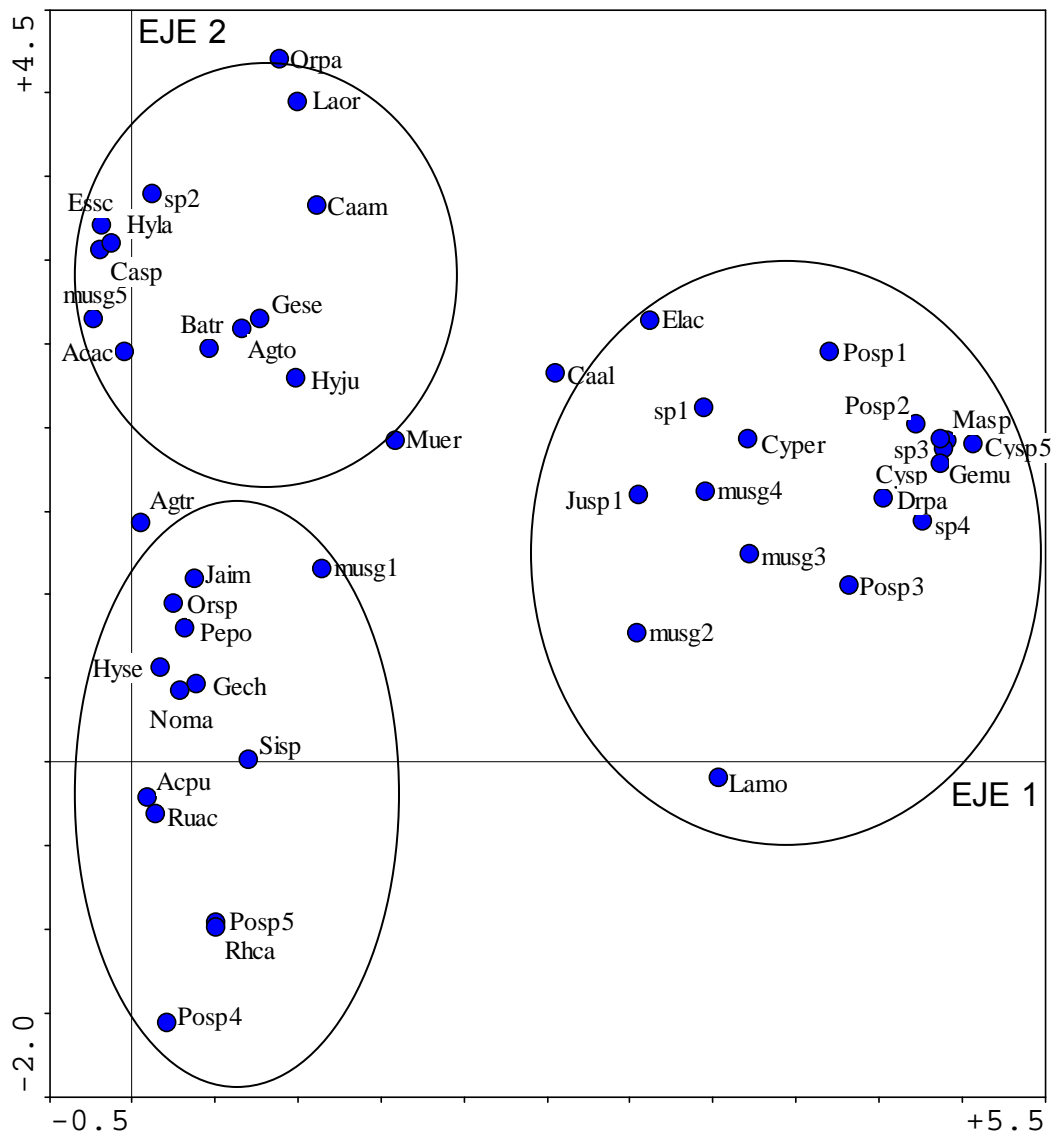


Figura 30. Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) de las especies identificadas en el humedal "Primer Pantano", microcuenca de Mixteque. Los nombres se abreviaron con las dos primeras letras del género y de la especie.

VI.2. Análisis de procesos hídricos en los humedales

VI.2.1. Demanda Evaporativa

Evaporación en función de la cobertura vegetal:

La figura 31 muestra los valores de radiación y de demanda evaporativa obtenidos con los evaporímetros Piché, que fueron colocados en dos coberturas vegetales (alta y baja) en los humedales seleccionados. La demanda evaporativa se calculó como una tasa en unidades de ml/h. Los valores más bajos fueron registrados en las unidades de vegetación correspondientes a ciénagas (máximo valor 0,7 ml/h), mientras que los céspedes con coberturas bajas presentaron valores superiores, siendo el máximo de 1,4 ml/h.

Entre las ciénagas (Fig. 31) se puede ver que los mayores valores están dados en la ciénaga con cobertura baja (I-cB) y sigue la tendencia de la curva de radiación, mientras que la ciénaga con cobertura alta (I-cA) muestra valores en extremo bajos (0,0 - 0,3 ml/h) que evidencian el amortiguamiento del efecto de la radiación directa por la vegetación.

Para el caso de los céspedes, se tienen cuatro unidades que siguen una tendencia a aumentar la demanda evaporativa desde las unidades con cobertura alta y más húmedas hasta las unidades con cobertura baja y más secas, aún cuando todas las curvas del gráfico siguen el patrón dado por la radiación. De este modo, se tiene que la curva del césped seco degradado con cobertura baja (CSd-cB) presenta los mayores valores de evaporación (1,4 ml/h), seguido por la curva del césped seco con cobertura baja (CS-cB). Luego viene el césped con cobertura baja (CA-cB) con una tasa máxima de 0,8 ml/h y, al final se tiene al césped húmedo con cobertura alta (CH-cA, 0,7 ml/h) con valores comparables a los de I-cB (0,7 ml/h).

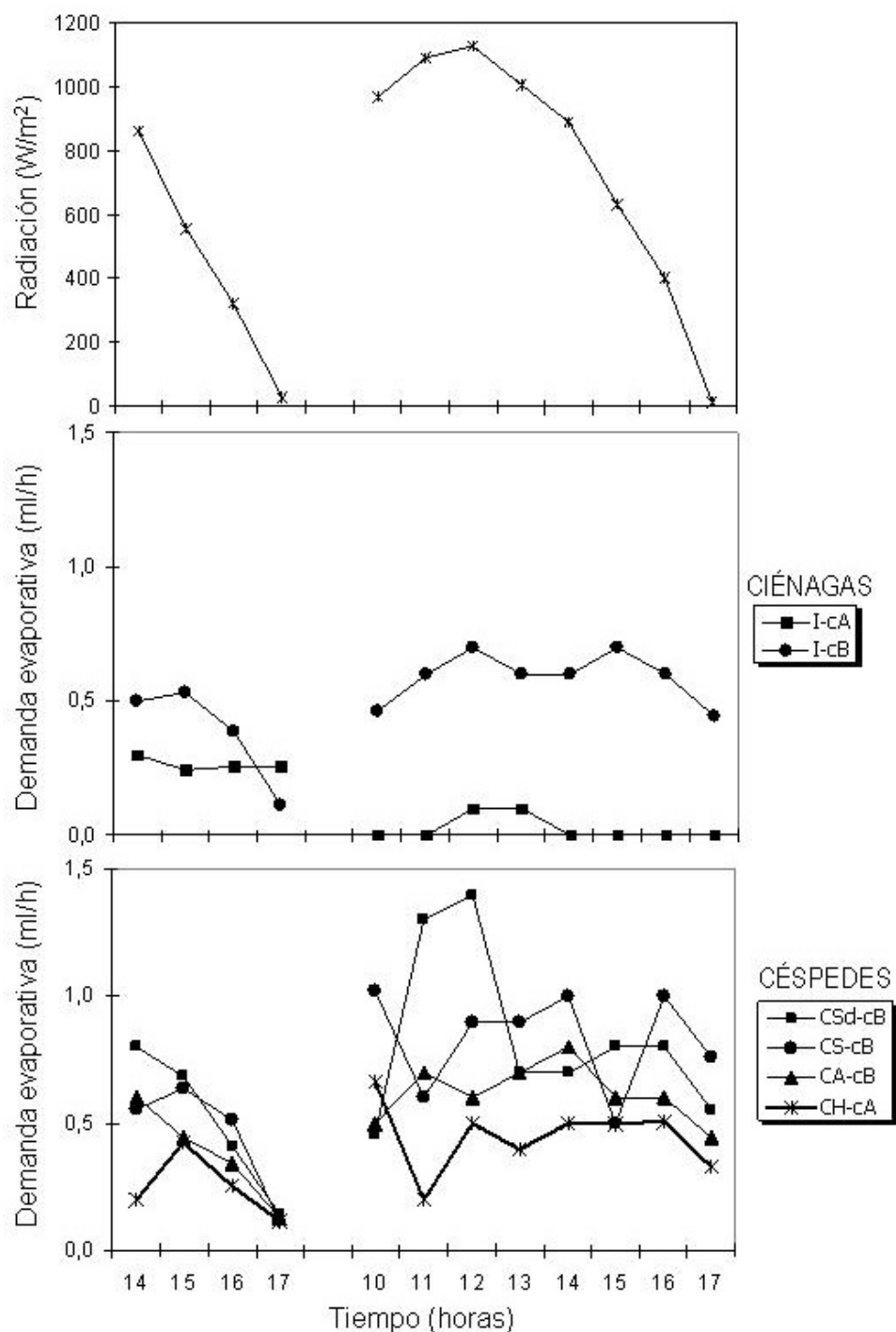


Figura 31. Radiación (W/m²) y demanda evaporativa (ml/h) medidas con los evaporímetros de Piche, en el humedal “Pantano Grande” de la microcuenca de Gavidia, durante la época seca. Ciénagas: con cobertura baja (I-cB) y con cobertura alta (I-cA). Céspedes: húmedo con cobertura alta (CH-cA), anegado con cobertura baja (CA-cB), seco con cobertura baja (CS-cB) y seco degradado con cobertura baja (CSd-cB).

Evaporación desde una lámina de agua libre o evaporación de tina:

Los valores que se obtuvieron para la evaporación a partir de una lámina de agua libre para las diferentes posiciones topográficas y libres de cobertura vegetal, fueron: $5,48 \pm 0,43$ ml/h (alta), $5,57 \pm 0,51$ ml/h (media) y $5,77 \pm 0,56$ ml/h (baja), no existiendo diferencias significativas entre ninguna de las tres posiciones estudiadas (tabla 6). Los factores ambientales, principalmente la radiación, fueron los mismos para los tres sitios, y la distancia de la posición topográfica alta a la baja, en línea recta, fue aproximadamente de 100 m. Sin embargo, es notoria la diferencia con relación a la demanda evaporativa obtenida con los evaporímetros Piché que no superan los 1,4 ml/h. Es decir, la lámina de agua libre puede perder en promedio $5,61 \pm 0,49$ ml/h de agua por evaporación, esto es cuatro veces más que en céspedes, y ocho veces más que en ciénagas.

Tabla 6. ANOVA para la demanda evaporativa (ml/h) medida en tinas de evaporación a diferentes niveles topográficos (alto, medio, bajo) en el humedal “Pantano Grande” de la microcuenca de Gavidia. $p \leq 0.05$.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	g.l.	Cuadrados Medios	F	Sig.
Entre topografías	0,280	3	0,140	0,555	0,586
Residual	3,785	15	0,252		
Total	4,065	17			

VI.2.2. Características hídricas en los suelos

Con el propósito de analizar la restauración del suelo luego de la exclusión del pastoreo, y su efecto sobre su capacidad de almacenamiento de agua y compactación, se evaluaron dos posibles variables como indicadoras de los cambios estructurales de los suelos: la capacidad máxima de retención en saturación (CMRS) y la densidad aparente (DA).

En el humedal “Pantano Grande” de la microcuenca de Gavidia, se encontró que la CMRS presentó mayores valores en las unidades de vegetación que se encuentran dentro del cercado, es decir, con exclusión de pastoreo (tabla 7). Así

como también, se observó que dichos valores aumentan a medida que se sigue el gradiente de humedad entre las unidades de vegetación seleccionadas (Fig. 32).

En sentido inverso, para este mismo humedal, la DA exhibe mayores valores en las unidades de vegetación que se muestrearon afuera del cercado (tabla 7), esto es, con presencia de pastoreo, aunque estos valores no revelan ninguna tendencia con el gradiente de humedad, como ocurre con la CMRS. Sin embargo, los valores de DA de las unidades de vegetación con ausencia de ganado, presentan una disminución hacia las unidades con mayor humedad (Fig. 32).

La prueba estadística para la CMRS (tabla 8.A) comprobó que no existen diferencias significativas entre los céspedes secos sobre terrazas (CS4-3) en relación con el efecto del pastoreo, mientras que en los céspedes húmedos sí se dieron diferencias significativas apoyando la idea de que la CMRS aumenta con la exclusión de pastoreo. Lo mismo se presentó en la prueba estadística para la DA (tabla 9.A), donde el césped seco CS4-3 no muestra diferencias, pero los céspedes húmedos sí, lo que sugiere que la DA disminuye al eliminar la acción mecánica del pisoteo por pastoreo, reduciendo el grado de compactación de los mismos.

Para la microcuenca de Mixteque se tiene que la CMRS, al igual que en la microcuenca de Gavidia, mostró mayores valores en las unidades de vegetación con ausencia de pastoreo (tabla 7), que también crecen hacia el gradiente de humedad (Fig. 32), siendo muy notorio el valor del césped húmedo (CH4-3) que aumenta en una proporción de aproximadamente cinco veces (tabla 7). Estas diferencias son confirmadas por la prueba de hipótesis realizada (tabla 8.B), donde se puede decir que la CMRS aumenta con la exclusión del pastoreo.

Por lo demás, los valores de DA encontrados en las diferentes unidades de vegetación de estos humedales de la microcuenca de Mixteque, en general, exhiben una disminución a favor del gradiente de humedad ya sea con presencia o ausencia de pastoreo (Fig. 32); siendo estas últimas las que presentan los menores valores (tabla 7). Resultan claras las diferencias comprobadas por la prueba de hipótesis (tabla 9.B) confirmando que la DA disminuye con la exclusión del pastoreo.

Tabla 7. Capacidad Máxima de Retención en Saturación (CMRS) y Densidad Aparente (DA) en los suelos de las distintas unidades de vegetación de los humedales en las microcuencas de Gavidia y Mixteque, con presencia (p) y ausencia (a) de pastoreo.

Unidad de vegetación				CMRS (g H ₂ O/100g suelo)			DA (g/cm ³)		
				\bar{X}	S	Proporcio- nalidad	\bar{X}	S	Proporcio- nalidad
Gavidia	Césped Seco degradado	CSd4-3	p	138,5	16,4	-	1,6	0,2	
	Césped Seco	CS4-3	a	186,9	26,9	0,7	1,2	0,2	0,7
			p	182,7	17,8		1,2	0,1	
	Césped Húmedo	CH3-2	a	289,1	31,0	1,1	0,8	0,1	2,5
			p	197,9	32,6		1,2	0,2	
	Césped Anegado	CA3-2	a	341,1	72,8	0,5	0,8	0,1	1,8
p			190,3	38,4	1,3		0,2		
Mixteque	Césped Seco degradado	CSd1-1	a	73,24	6,23	1,4	0,8	0,0	1,2
			p	52,75	4,16		1,0	0,1	
	Césped Seco	CS1-1	a	173,47	30,46	1,5	0,5	0,1	1,4
			p	118,29	18,46		0,7	0,1	
	Césped Seco	CS2-3	a	78,70	8,58	1,3	0,8	0,1	1,2
			p	59,69	6,36		1,0	0,1	
	Césped Húmedo	CH4-3	a	1171,86	103,38	4,6	0,1	0,0	4,3
			p	255,81	69,78		0,4	0,1	

Tabla 8. Análisis estadístico (prueba t pareada) de CMRS en los suelos de las distintas unidades de vegetación del humedal en las dos microcuencas, con presencia (p) y ausencia (a) de pastoreo. $p \leq 0.05$.

A. Gavidia

Unidad	D	DS	Tc	$t_{(0,95; 4)}$	Sig.
CS4-3G	4,230	37,860	0,250	2,13	.815
CH3-2G	91,192	49,533	4,117	2,13	.015
CA3-2G	150,782	71,994	4,683	2,13	.009

B. Mixteque

Unidad	D	DS	Tc	$t_{(0,95; 4)}$	Sig.
CSd1-1M	20,496	8,386	5,465	2,13	.005
CS2-3M	19,002	9,657	4,400	2,13	.012
CS1-1M	55,166	40,267	3,063	2,13	.038
CH4-3M	916,040	120,926	16,939	2,13	.000

Tabla 9. Análisis estadístico (prueba t pareada) para grupos apareados de DA en los suelos de las distintas unidades de vegetación del humedal en las dos microcuencas, con presencia (p) y ausencia (a) de pastoreo. $p \leq 0.05$.

A. Gavidia

Unidad	D	DS	Tc	$t_{(0,95; 4)}$	significancia
CS4-3G	-0,008	0,261	-0,068	2,13	.949
CH3-2G	0,348	0,173	4,487	2,13	.011
CA3-2G	0,470	0,284	3,693	2,13	.021

B. Mixteque

Unidad	D	DS	Tc	$t_{(0,95; 4)}$	significancia
CSd1-1M	0,181	0,055	7,311	2,13	.002
CS2-3M	0,187	0,086	4,853	2,13	.008
CS1-1M	0,195	0,103	4,218	2,13	.014
CH4-3M	0,270	0,0795	7,585	2,13	.002

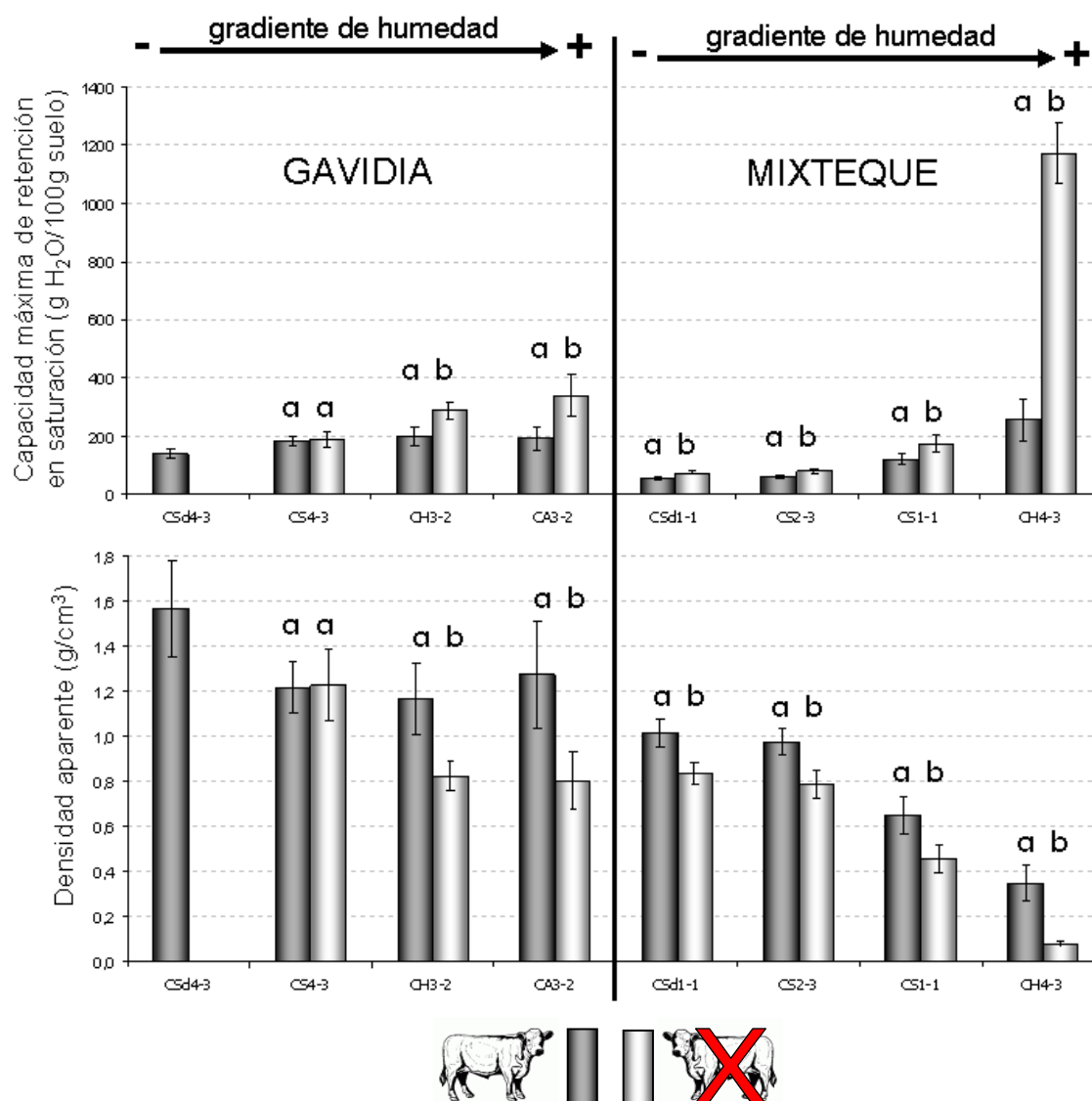


Figura 32. Capacidad máxima de retención de agua en saturación (g H₂O/100g suelo) y densidad aparente (g/cm³) en los suelos de las distintas unidades de vegetación de los humedales estudiados en las microcuencas de Gavidia y Mixteque, con presencia y ausencia de pastoreo. (a b) diferencias significativas para $p \leq 0.05$.

Análisis por unidades de vegetación y efecto mecánico del pastoreo:

Con el propósito de investigar si las unidades de vegetación, por un lado, y la acción mecánica del pisoteo por el pastoreo, por otro, difieren en la capacidad máxima de retención de agua en saturación (CMRS) en el suelo y en la densidad aparente del mismo, en las distintas unidades de vegetación de los humedales en las microcuencas de Gavidia y Mixteque, se realizaron análisis de varianza de dos factores con repetición (ANDEVA) para la CMRS y la DA. Las tablas 10 y 11, resumen el resultado de cada análisis.

Para los suelos estudiados en el humedal de la microcuenca de Gavidia, el estadístico F indica que los grupos definidos por las unidades de vegetación y por la acción mecánica del pisoteo por el pastoreo, poseen valores de capacidad de almacenamiento de agua (tabla 10.A) y de compactación del suelo (tabla 11.A) significativamente diferentes ($p < 0,05$). Igualmente, el efecto de la interacción entre las unidades de vegetación y la acción mecánica del pisoteo es significativo para ambos CMRS y DA, lo que permite anticipar que las diferencias presentadas en estas dos propiedades del suelo en el humedal no son las mismas adentro y afuera del encierro.

En los suelos estudiados en los humedales de la microcuenca de Mixteque, los grupos definidos por ambos factores se muestran significativamente diferentes (tablas 10.B y 11.B), El estadístico F correspondiente al efecto de la interacción es significativo para la capacidad de almacenar agua (tabla 10.B), pero no así para la compactación del suelo (tabla 11.B).

Tabla 10. ANDEVA para CMRS en los suelos de las distintas unidades de vegetación de los humedales estudiados en las dos microcuenca, con presencia y ausencia de pastoreo, $p < 0,05$.

A. Gavidia:

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	Fc	Sig.
Unidades de vegetación	34962,2	2	17481,1	10,7	*
Pastoreo	50512,9	1	50512,9	30,8	*
Interacción	27159,9	2	13580,0	8,3	*
Residual	39304,1	24	1637,7		
Total	151939,1	29			

B. Mixteque

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	Fc	Sig.
Unidades de vegetación	2936266,0	3	978755,3	463,1	*
Pastoreo	638473,5	1	638473,5	302,1	*
Interacción	1468944,8	3	489648,3	231,7	*
Residual	67637,5	32	2113,7		
Total	5111321,7	39			

Tabla 11. ANDEVA para DA en los suelos de las distintas unidades de vegetación de los humedales estudiados en las dos microcuenca, con presencia y ausencia de pastoreo, $p < 0,05$.

A. Gavidia:

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	Fc	Sig.
Unidades de vegetación	0,30	2	0,149	6,32	*
Pastoreo	0,54	1	0,539	22,92	*
Interacción	0,31	2	0,156	6,65	*
Residual	0,56	24	0,024		
Total	1,71	29			

B. Mixteque:

Fuente de variación	SC	g.l.	CM	Fc	Sig.
Unidades de vegetación	3,28	3	1,092	295,47	*
Pastoreo	0,43	1	0,433	117,18	*
Interacción	0,01	3	0,004	1,14	NS
Residual	0,12	32	0,004		
Total	3,84	39			

VII. DISCUSIÓN

Los páramos resultan ser regiones con actividad de pastoreo no muy antigua, producto de la introducción de animales foráneos domésticos (ganado bovino y equino) que, históricamente se sabe, han representado una carga animal excesiva con un efecto sobre los ecosistemas de páramo. Si bien, esto no ha sido del todo estimado, se sabe que generó procesos de transformación, especialmente sobre los humedales, contribuyendo a la degradación y pérdida de la diversidad y de resiliencia de estos frágiles ambientes.

Uno de los aspectos más importantes, de acuerdo con varios estudios (Molinillo 1992, Molinillo y Monasterio 1997, Pérez 2000, Molinillo y Monasterio 2005, Sarmiento 2006), es que el pastoreo ocurre de manera diferencial sobre la vegetación del páramo. Es decir, los animales se agrupan, especialmente en la época seca, en los fondos de valles glaciales y fluvio-glaciales donde la oferta de forraje es alta, por ser los lugares que mantienen la mayor cantidad de agua durante todo el año. Sin embargo, estos sitios presentan alta heterogeneidad ambiental; y, por lo tanto, la magnitud del efecto del pastoreo no es igual en todas las unidades de vegetación, sino que los animales muestran preferencia por determinadas zonas dentro de estos.

Molinillo y Monasterio (2002) diferencian tres tipos de céspedes en estos fondos de valles: húmedos, degradados y anegados. Como césped húmedo describen una vegetación herbácea conformada por un tapiz continuo dominado por *C. mulleri*, *M. ligularis*, *C. albolutescens* y *A. breviculmis*, con buena disponibilidad de agua en el suelo y moderadas cargas de pastoreo. El césped degradado es definido por la presencia de suelo descubierto, con gran cantidad de materia seca, bajas cargas de pastoreo y dominado por *Acaulimalva* sp, *Geranium* spp, *A. pulvinata* y *R. acetosella*. El césped anegado lo describen con bajas cargas ganaderas, pero conformado por ciperáceas con buena calidad de forraje de difícil acceso.

En este sentido, las áreas cercadas parcial o totalmente en el piso altoandino de la Sierra Nevada de Mérida, sirvieron como ensayos de exclusión de pastoreo (bovino y equino) para evaluar los cambios sobre la composición y estructura de la vegetación, y el almacenamiento del agua en el suelo de los humedales. Para la discusión se presentan todos los aspectos relacionados con los efectos de la heterogeneidad ambiental y la exclusión del pastoreo sobre la vegetación, realizando una re-clasificación de las unidades de vegetación incluyendo criterios geomorfológicos y topográficos.

Así mismo, se discuten los efectos de la exclusión del pastoreo sobre los procesos vinculados al balance hídrico, donde se evalúa la resiliencia de los suelos en el contexto de la capacidad de almacenamiento de agua y pérdida por evaporación; las limitaciones que presenta este estudio debido a las condiciones iniciales del diseño experimental y, finalmente, las implicaciones que puede tener para el manejo y conservación de los humedales altoandinos.

VII.1. Efectos de la heterogeneidad ambiental y la exclusión del pastoreo sobre la estructura de la vegetación

Los humedales estudiados en las microcuencas de Gavidia y Mixteque se caracterizan por una alta heterogeneidad topográfica local, que se traduce en un mosaico de unidades de vegetación que pueden presentar áreas con suelos muy profundos y orgánicos (ciénagas) hasta sitios más esqueléticos y minerales (sobre till morrénico). De manera que la diversidad vegetal, en el gradiente topográfico y geomorfológico estudiado, esta dada por la diversidad individual de cada unidad, posiblemente vinculada a la capacidad de retención de agua en sus suelos.

En términos generales, la diversidad en el humedal “Pantano Grande” en Gavidia, resultó ser similar en las unidades seleccionadas afuera y adentro del cercado, con la excepción del césped húmedo (CH3-2G) donde fue mayor en ausencia de pastoreo. En cambio, en los humedales de Mixteque, la diversidad mostró mayor diferencia, entre áreas pastoreadas y no pastoreadas.

Para la microcuenca de Mixteque, los valores promedio de diversidad (H') están entre $1,75 \pm 0,06$ y $3,33 \pm 0,25$, dentro de los cuales también entran los valores encontrados para la microcuenca de Gavidia ($2,10 \pm 0,09$ - $3,20 \pm 0,09$), resultando ambas microcuencas significativamente iguales en cuanto a diversidad y puede ser considerada alta esta diversidad si se compara con los valores de diversidad entre $0,19$ – $1,15$ reportados por Vargas *et al.* (2002) para el Valle del río Tunja (Colombia), entre 3.400-3.600 m de altitud. Sin embargo, este valle glaciar tiene una historia de pastoreo de ganado vacuno y fuego donde ambos tipos de disturbio están determinando estos valores más bajos sobre la vegetación del páramo.

Los valores promedio de riqueza obtenidos, de acuerdo con las unidades seleccionadas, en la microcuenca de Gavidia oscilan entre $6,50 \pm 0,71$ (I4-3G) y $17,25 \pm 4,19$ (CS4-3Ga); mientras que para la microcuenca de Mixteque están en $5,00 \pm 0,82$ (CH3-2Mp) - $15,50 \pm 1,73$ (I4-3Ma). Estos valores se encuentran por debajo de los referidos por Proyecto Páramo Andino (2004) que están entre 18 y 21 especies.

Aunque ambas microcuencas muestran valores de riqueza y diversidad equivalentes, no parece existir un patrón claro del cambio en estos valores en función de la exclusión del pastoreo.

Sin embargo, para interpretar estos resultados se debe tomar en cuenta que antes de la colocación del cercado, se tenía una posible diferencia de la presión de pastoreo sobre las diferentes unidades. Esto no se estimó pero se puede inferir a partir de lo planteado por Molinillo y Monasterio (1997), quienes señalan que la preferencia de los animales de pastoreo (bovino y equino) por las especies vegetales forrajeras está determinada por factores como la palatabilidad, frecuencia y distribución, accesibilidad y composición florística de la que es parte. Esto condiciona diferentes formas de pastoreo. En los céspedes húmedos, donde se establece un tapiz continuo dominado por buenas forrajeras, se favorece un pastoreo detenido e intenso, y si esta forma de pastoreo se prolonga en el tiempo, se puede generar la degradación del césped. En los céspedes anegados, aún

cuando dominan especies con buena calidad de forraje, la densidad de pastoreo se ve disminuida por la dificultad de acceder a ellos, especialmente en la época de lluvia.

Los pastizales del páramo, bajo la acción del pastoreo, se han ido transformando en un mosaico de unidades con diferente estructura y composición cuya dinámica ecológica está en función de la frecuencia e intensidad con que se repite esta acción (Molinillo y Monasterio 2002). De manera que en los pastizales con baja frecuencia de pastoreo, la vegetación recupera su biomasa sin mayores transformaciones en su estructura y composición. Mientras que con elevada intensidad y frecuencia de pastoreo, la selección favorece el establecimiento de especies cespitosas y herbáceas generalmente buenas forrajeras, cuya resistencia al pastoreo solo puede ser superada por cargas elevadas y continuas.

Molinillo y Monasterio (2002) explican que estas transformaciones han producido un aumento de la diversidad, debido a la disminución de la dominancia de las grandes macollas y a la expansión de estas especies cespitosas y herbáceas. Sin embargo, con cargas frecuentes y pesadas de pastoreo, estas unidades llegan a transformarse en formaciones herbáceas abiertas de baja calidad forrajera y baja diversidad.

Lo señalado anteriormente, supone una diferencia de respuesta a la exclusión del pastoreo entre las unidades estudiadas. Se esperaba, entonces que en los céspedes degradados, la exclusión favoreciera la riqueza y diversidad, ya que al desaparecer el disturbio estos céspedes deberían ser colonizados inicialmente con la aparición de especies pioneras. Esto se ve confirmado por el CSd1-1 de Mixteque, donde se encontró que ambas riqueza y diversidad se vieron favorecidas significativamente con la exclusión del pastoreo (Fig. 6).

En los céspedes secos no se esperaba una marcada respuesta a la exclusión sobre la riqueza y diversidad ya que éstos constan de un estrato herbáceo con poca presencia de especies forrajeras y un estrato superior constituido por arbustos y rosetas gigantes, lo que sugiere una baja presión de pastoreo antes de la exclusión. En efecto, de las cuatro unidades de césped seco estudiadas, tres

de ellas (CS4-3G, CS3-2G, CS2-3M) no mostraron cambios significativos en sus valores de diversidad y riqueza (Fig. 6). No obstante, el CS1-1M presentó una disminución de los valores de riqueza y diversidad, pero hay que señalar que en este caso las unidades seleccionadas como equivalentes con ausencia y presencia de pastoreo están situadas en humedales diferentes, esto es, el CS1-1 con ausencia de pastoreo se halla en el Primer Pantano de Mixteque, mientras que el CS1-1 con presencia de pastoreo esta ubicada en el segundo Pantano de Mixteque (Fig. 5). Esto señala que el efecto evaluado podría corresponder a la heterogeneidad local y no a la exclusión del pastoreo, como se tendería a pensar.

Los céspedes húmedos, por mantener abundante cantidad de vegetación verde durante la mayor parte del año, son los sitios de preferencia del ganado doméstico y, por lo tanto, los que posiblemente reciben de moderada a alta intensidad y frecuencia de pastoreo. Se esperaba entonces que la exclusión generara una respuesta marcada sobre la riqueza y diversidad, disminuyendo los valores en función de que las especies vegetales dominantes comienzan a excluir a las menos competitivas una vez que desaparece el disturbio que las mantiene inhibidas.

Sin embargo, las unidades de césped húmedo CA3-2G, CH3-2G, CH4-3M muestran un aumento significativo en la riqueza, en la diversidad o en ambas, respectivamente. Estas unidades fueron las que presentaron mayor dificultad a la hora de seleccionar sus equivalentes con ausencia y presencia de pastoreo. Por encontrarse situadas hacia el centro de los humedales no se logra obtener áreas fuera del cercado que aseguren la selección de las mismas unidades, por lo tanto se tomaron sitios semejantes en base a la fisonomía de la vegetación (Fig. 5). En este sentido se comprende que los valores de riqueza y diversidad, al no relacionarse con lo esperado, pudieran estar respondiendo a la heterogeneidad local y no al efecto en sí de la exclusión del pastoreo.

En todo caso se tiene que la exclusión del pastoreo genera respuestas diferentes en la riqueza y diversidad de estos mosaicos de vegetación, por lo que no es posible establecer generalizaciones en este sentido. De hecho, es necesario por

una parte entender mejor cómo cambia la presión de pastoreo entre unidades y, por otra, si las respuestas observadas corresponden en sí al efecto de la exclusión del pastoreo, para señalar los factores que generan estas diferencias.

Con respecto a la estratificación vertical de la vegetación en función de la exclusión del pastoreo, se encontró mayor estratificación en todas las unidades estudiadas de ambas microcuencas, concentrándose la mayor cantidad de biovolumen en los primeros 10 cm del suelo.

En Gavidia, en ambos céspedes secos (CS4-3G y CS3-2G), se observa como respuesta una mayor estratificación una vez eliminado el pastoreo, especialmente con cambios significativos a niveles superiores dado por el aumento de biovolumen de algunas gramíneas al desaparecer el efecto de desfoliación. Sin embargo se puede ver que en los primeros 10 cm es más importante el biovolumen en las áreas pastoreadas, lo cual puede corresponder al predominio de especies rastreras, poco palatables que, al ser disminuidos los otros estratos por el pastoreo, pudieran tener un mayor acceso a recursos (luz, nutrientes, agua, entre otros) y, por lo tanto, una mayor PPN.

En las unidades con mayor humedad (CH3-2G y CA3-2G) es donde se observa la menor diferenciación en la estratificación por efecto de la exclusión del pastoreo. Pero hay que recordar que un incremento del biovolumen en estratos superiores a los 10 cm de altura, promueve mayor heterogeneidad en la distribución de las especies en el espacio horizontal de cada unidad. Esto pudiera traer consecuencias sobre la disposición del follaje para la mejor captación de la luz solar y, por ende, sobre la tasa fotosintética y otras relaciones funcionales como la reflexión de la radiación y flujos de vapor de agua.

En Mixteque, en el césped seco degradado (CSd1-1M), no se muestran cambios significativos en función de la exclusión de pastoreo, en su único estrato de 10 cm, lo que puede estar reflejando que el tiempo de encierro (5,5 años) no ha sido suficiente para observar cambios en la vegetación. Por otra parte, en ambos céspedes secos (CS2-3M y CS1-1M), igual que en Gavidia, se observa la estratificación con la exclusión de pastoreo, especialmente con cambios

significativos a niveles superiores, observándose también que en los primeros 10 cm es más importante el biovolumen en las áreas pastoreadas.

En la ciénaga (I4-3M) se observa un aumento en la estratificación por efecto de la exclusión de pastoreo, con la consecuente disminución significativa del biovolumen en el estrato de 0-10 cm en relación con su equivalente en presencia de pastoreo. Como se mencionó anteriormente, este mayor biovolumen en presencia de pastoreo puede estar relacionado con las especies rastreras favorecidas con la defoliación de los otros estratos.

Esta distribución vertical de la vegetación resulta de gran importancia ecológica al momento de relacionarlo con otros niveles tróficos diferentes, ya que este disturbio generalmente implica una disminución de la diversidad de hábitats para otros organismos, como pequeños herbívoros o artrópodos sobre o debajo del suelo (Nai-Bregaglio et al. 2002).

Sala *et al.* (1986) estudiando efectos del pastoreo sobre la estructura de un pastizal en las Pampas de Argentina, observaron que la mayor respuesta estuvo en la distribución del follaje: en parcelas pastoreadas, la mayor concentración de éste se encontró en el estrato de 0-5 cm, mientras que en las parcelas con exclusión, la mayor proporción estuvo entre 10-30 cm.

Pucheta *et al.* (1998) plantean para Pampa de Achala (Argentina), a 2.200 m, que la disminución en la biomasa total de sitios pastoreados está asociada con un incremento relativo de especies pertenecientes a grupos graminiformes y rastreras, y una disminución del grupo de gramíneas de gran altura (especies dominantes). En el Valle del río Tunjo (Colombia), entre 3.400-3.600 m, Vargas *et al.* (2002) encontraron que con el aumento de la intensidad del disturbio (pastoreo y fuego) las comunidades vegetales estudiadas mostraron una reducción en los estratos superiores y en el biovolumen aéreo total.

En cuanto a la distribución de las especies de acuerdo con sus abundancias relativas, las representaciones gráficas sugieren cambios en la composición florística en función de la exclusión del pastoreo. Se observó que en los humedales cercados han ocurrido transformaciones asociadas a la eliminación de

animales domésticos (ganado bovino y equino) que pastan libremente generando cambios en la estructura de la vegetación a través de la selección y defoliación de las especies, y en el almacenamiento y compactación del suelo a través del pisoteo, como se discutirá más adelante.

Así, en la microcuenca de Gavidia se encontró que los mayores cambios en la composición florística, en función de la exclusión del pastoreo, se dan en los céspedes húmedos. El césped húmedo (CH3-2G) muestra un fuerte reemplazo de especies con la exclusión de pastoreo donde desaparecen unas ocho especies registradas fuera del cercado para ser “sustituidas” por otras nueve especies diferentes dentro del cercado. Llama la atención que aunque *M. erectifolia* es una especie forrajera, su abundancia parece verse reducida por la exclusión del pastoreo. Por lo tanto, es necesario revisar la respuesta generada por esta especie en particular.

En el césped anegado (CA3-2G) se tiene buen forraje con las especies de *C. albolutescens* y *E. acicularis*, las cuales se acrecientan significativamente en su abundancia relativa al eliminar el pastoreo. Pero, a su vez, se observa una disminución en el desarrollo de especies como *W. pigmaea* y *Juncus* sp, esta última consumida con menos preferencia que las ciperáceas pero también utilizada como forraje. Adicionalmente, con la exclusión de pastoreo desaparecen especies como *J. breviculmis* y aparecen otras de juncos y poáceas.

Los céspedes secos (CS4-3G y CS3-2G), independientemente de la unidad geomorfológica, también muestran cambios florísticos con la exclusión de pastoreo. Son sitios predominantemente de paso y dormitorio, donde no se observa cambios significativos entre las especies compartidas, pero aparecen grupos importantes de otras especies recuperadas una vez eliminado el disturbio. En su condición actual, estos céspedes no parecen ofrecer buen forraje y los animales solo tienden a consumir a *A. tricoles* fuera del cercado, que se trata de una especie colonizadora nativa (Molinillo & Monasterio 2002).

Al igual que en Gavidia, cuando se evaluaron los humedales de la microcuenca de Mixteque se comprobó que todas las unidades seleccionadas también registraron

un cambio en la composición florística en función de la exclusión de pastoreo. El césped húmedo (CH4-3M) se muestra constituido por especies forrajeras como *C. albolutescens* y *M. erectifolia* muy afectadas negativamente por el pastoreo. También se tiene un grupo importante de especies no forrajeras que desaparecen con la eliminación del disturbio.

En la ciénaga (I4-3M), como lo señala Molinillo y Monasterio (2002) para los céspedes anegados, predominan las ciperáceas y específicamente el género *Cyperus* sp que muestra un crecimiento importante en la abundancia por efecto de la exclusión de pastoreo. Se toma la decisión de considerar estas unidades como ciénagas y no como céspedes anegados por la permanencia de una lámina de agua de mas de 10 cm de altura en la época húmeda y suelos que permanecen sobresaturados en la época seca, que sostiene una composición florística dominada por especies de ciperáceas y juncáceas. Esta especie de ciperácea debe ofrecer un forraje de muy buena calidad para hacer que los animales incursionen en estos sitios de gran riesgo. Aquí se observa una “sustitución” casi total de especies. Sin embargo, es posible que la heterogeneidad ambiental previa al establecimiento del cercado sea parcialmente responsable de los cambios en composición florística observados entre las situaciones con presencia y ausencia de pastoreo, por lo que hubiera sido necesario, para corroborar esto, realizar un monitoreo temporal de la estructura de la comunidad desde el momento del establecimiento del cercado.

En el césped seco sobre till morrénico de fondo de valle (CS2-3M), la única especie que presenta un cambio significativo en su abundancia en función de la exclusión de pastoreo es *A. acaule*, una roseta acaule que Molinillo (1992) y Molinillo y Monasterio (2002) la asocian a céspedes degradados, que puede estar aumentando su abundancia en la unidad no pastoreada más por la eliminación de posibles daños mecánicos, ocasionados por el pisoteo de los animales, que por defoliación. También en el césped seco sobre morrena lateral (CS1-1M), las especies que presentaron cambios significativos en la abundancia fueron *B. tricuneata* e *H. juniperinum*, dos especies de arbustos que posiblemente no están siendo consumidas, así que su aumento significativo debe estar relacionado con la

eliminación de daños mecánicos. Molinillo y Monasterio (1997) y Sarmiento (2006) reportan que arbustos como estos presentan fragilidad mecánica de sus ramas al tránsito de grandes animales herbívoros, esto explicaría el incremento de su abundancia una vez desaparecido el efecto de pastoreo.

En el césped seco degradado (SCd1-1M), las abundancias relativas muestran un cambio significativo de *A. pulvinata* y *R. acetosella*, dos especies bien adaptadas a los disturbios (Verweij & Budde 1992, Sarmiento 2006) que, al eliminarlo, se ven reducidas en su abundancia.

Adicionalmente, se tomaron algunos valores de palatabilidad reportados por Molinillo y Monasterio (1997) y Sarmiento (2006), para algunas de las especies encontradas en las diferentes unidades estudiadas. Estos valores compilados fueron escasos, y es necesario obtener mayor información sobre una lista más completa de valores de palatabilidad para especies del páramo, ya que se trata de un índice importante que establece la selección de un animal por determinada especie vegetal para su consumo, aun cuando la selección dependa además de otros factores como la frecuencia y distribución de las especies, su accesibilidad en el campo y la composición florística de la que forma parte (Molinillo 1992).

Como era de esperar, la mayoría de las especies graminiformes exhibe valores de 1 y 2 (preferencial y buena), a las planta herbáceas valores entre 2 y 3 (buenas y regular), rosetas acaules y gigantes valores entre 3 y 4 (regular y deficiente) y arbustos, y cojines valores de 5 (desechada).

De acuerdo con los valores de ID, para la microcuenca de Gavidia se obtuvo un grupo de especies favorecida por el pastoreo: *M. erectifolia*, *Junco* sp, *W. pigmaea*; y otras no favorecidas: *A. trichodes*, *C. albolutescens*, *E. acicularis*, *Poacea* sp3, *H. juniperinum*, *Orthosanthus* sp. Éstas últimas poseen diferentes grados de palatabilidad. Las graminiformes *A. trichodes*, *C. albolutescens*, *E. acicularis*, *Poacea* sp3, fueron consumidas por su condición de plantas preferenciales o buenas para el ganado, pero una vez excluido el pastoreo sus abundancias se vieron incrementadas. No obstante, *M. erectifolia* mostró una conducta no predecible. Tratándose de una especie graminiforme con buena

palatabilidad donde es consumida en ausencia de otras preferenciales, se esperaba que su abundancia aumentara con la exclusión de pastoreo, pero presentó una tendencia a mantenerse no favorecida por el efecto de la exclusión. Esto pudiera tener que ver con diferencias en su abundancia previas a la instalación del cercado, producto de la heterogeneidad ambiental interna en la unidad.

H. juniperinum y *Orthosanthus* sp son especies desechadas según el índice de palatabilidad. *Orthosanthus* sp pudo estar siendo afectada por el pisoteo de los animales al tratar de acceder al resto de las plantas, ya que estas especies muestran cambios significativos en los céspedes más húmedos donde posiblemente los animales incursionan con mayor frecuencia. Mientras que el efecto negativo presentado por *H. juniperinum* tendría relación con la fragilidad mecánica de sus ramas ya mencionado anteriormente; sin embargo, cabe mencionar que las ramas más secas de estos arbustos son recolectadas por sus habitantes para hacer fogatas o fogones, y puede ser que la cerca represente un obstáculo probable para su colecta que ayuda al aumento de su abundancia dentro del cercado.

Para la microcuenca de Mixteque las especies favorecidas por el pastoreo fueron: *A. pulvinata*, *R. acetosella*; y las afectadas negativamente: *C. albolutescens*, *Cyperus* sp, *M. erectifolia*, *A. acaulis*, *H. juniperinum*, *B. tricuneata*. De las especies que fueron favorecidas por el efecto del pastoreo, *A. pulvinata* está señalada como una especie colonizadora nativa luego de un disturbio fuerte de pastoreo (Molinillo y Monasterio 2002) y *R. acetosella* es una especie introducida que muestra una fuerte dominancia en las etapas tempranas de las sucesiones por estar bien adaptada a los disturbios (Verweij & Budde 1992, Sarmiento 2006). De las especies gramínoideas desfavorecidas se encuentran *C. albolutescens*, *Cyperus* sp, y *M. erectifolia*, donde la palatabilidad de algunas de ellas es conocida como buena y así la exclusión del pastoreo contribuye al aumento de sus abundancias. Las otras plantas no favorecidas por el efecto del pastoreo, *A. acaulis*, *H. juniperinum* y *B. tricuneata*, son especies cuya condición debe estar entre plantas deficientes y/o desechadas por los animales, en tal sentido su daño

debió ser generado por el pisoteo y/o la extracción de leña y no por el pastoreo. Se debe mencionar el caso de *C. amicta* que presentó una disminución significativa en la abundancia relativa por la exclusión de pastoreo en el césped húmedo sobre depósito fluvio-glaciar (CH4-3M), sin embargo el ID indica que es una especie que no se ve afectada por el pastoreo aún cuando presenta un consumo preferencial. Con esta especie puede estar ocurriendo lo ya expuesto para *M. erectifolia* en el humedal “Pantano Grande” en Gavidia.

En general, los cambios de la abundancia a nivel de las especies individuales, por efecto de la exclusión de pastoreo, se corresponden con lo reportado por otros autores (Molinillo 1992, Molinillo & Monasterio 1997, Sarmiento 2006). En estos estudios relacionados con el impacto del pastoreo sobre la vegetación, se observa un efecto diferencial en las especies relacionado con aspectos como la palatabilidad, su fragilidad mecánica y sus adaptaciones para tolerar o evadir la herbivoría.

En este estudio, la exclusión del pastoreo favoreció el incremento de especies palatables (*A. trichodes*, *C. albolutescens*, *M. erectifolia*) afectadas por la folivoría, así como de especies arbustivas (*B. tricuneata* e *H. juniperinum*), y rosetas acaules o rastreras (*L. moritziana*, *H. setosa*, *A. acaulis*) probablemente perturbadas por efecto mecánico.

Finalmente, al evaluar la composición de las formas de vida existentes en los humedales se encuentra que predominan plantas graminiformes y herbáceas sobre las restantes formas de vida. Como lo plantea Molinillo (1992), estas proporciones se aproximan a las del “pastizal paramero andino” de la microcuenca El Banco (Sierra de La Culata), donde dominan las formas graminiformes (64 %), que el autor clasificó como macollas, y las hierbas (18 %), seguido por las plantas arrosetadas (5 %) y cojines (1 %). El autor expresa los valores en porcentajes de cobertura, donde además fueron considerados los musgos (12 %), por lo tanto solo se hace una comparación entre proporciones y no entre porcentajes reales para señalar que precisamente son las formas graminiformes las que predominan y, por consiguiente, hacen de estos ambientes áreas de pastoreo.

Cabe señalar que en los páramos ecuatorianos sometidos a disturbio (quema y pastoreo), Sklenár y Ramsay (2001) encontraron diferencias en la frecuencia de las formas de vida de manera que las gramíneas en macolla aparecen íntimamente relacionadas con ambientes fuertemente disturbados, mientras que las rosetas gigantes y las rosetas enanas incrementaban su frecuencia en las zonas con poco disturbio.

Por otra parte, al comparar entre las unidades equivalentes de vegetación estudiadas (con presencia y ausencia de pastoreo), de los céspedes y ciénagas, puede observarse que la distribución de las formas de vida se mantiene en estrecha concordancia entre unidades equivalentes. Sin embargo, no ocurre lo mismo al relacionar esta distribución de las formas de vida con el efecto del gradiente hídrico que se observa en los humedales, desde céspedes secos hacia los más húmedos o ciénagas, que muestra tener mayor efecto sobre la frecuencia de las formas de vida encontradas, en las diferentes unidades, que la exclusión de pastoreo. En este sentido, Walker y colaboradores (1999) plantean que en las sabanas australianas, las especies dominantes y raras que pertenecen a la forma de vida graminiforme pueden realizar la misma función ecosistémica. De este modo, frente a un disturbio (pastoreo) en el ecosistema, se modifica la frecuencia de las especies, incrementando las especies raras frente a las especies dominantes, que pueden desaparecer, pero se mantiene la función ecosistémica (resiliencia).

Sobre este tema, Hernández (2004) señala que los humedales constituyen ecosistemas donde el principal problema sobre el crecimiento de las plantas es la falta de oxígeno en el sustrato (la difusión del oxígeno en el agua es 10.000 veces menor que en el aire) y la ocurrencia de bajos potenciales de oxido-reducción (*redox*), muy evidentes en las ciénagas. Esto ha generado una serie de respuestas adaptativas en la vegetación de los humedales, entre las cuales se pueden mencionar: 1. la asignación de biomasa en órganos subterráneos como raíces, rizomas o tallos enterrados; 2. estructuras anatómicas radiculares constituidas por tejido parenquimático con grandes espacios intercelulares llenos de aire (aerénquima); 3. rápido crecimiento de la biomasa aérea, que permite

oxigenar la parte subterránea; y 4. acumulación de biomasa muerta adherida a las partes vivas de la planta, que son críticas para la aireación de la parte subterránea (Hernández 2004). Entendiendo que estas adaptaciones se traducen en atributos estructurales, es posible relacionar estos atributos a formas de vida graminiformes, la más predominante en los humedales estudiados.

VII.2. Efectos de la exclusión del pastoreo sobre los procesos vinculados al balance hídrico

En la microcuenca de Gavidia, las unidades de vegetación seleccionadas con coberturas vegetales bajas presentaron mayores valores de demanda evaporativa, en relación con las unidades con coberturas más altas, lo que permite deducir la capacidad amortiguadora que tiene la cobertura vegetal en la pérdida de agua por evaporación. Por otra parte, al medir la evaporación desde una lámina de agua libre, se observó que la topografía no tuvo ninguna influencia sobre el proceso evaporativo. Sin embargo, se consiguió que ésta pérdida de agua es cuatro veces mayor que la medida en céspedes utilizando los evaporímetros y ocho veces más que la medida en ciénagas. Esto ilustra la importancia que tiene la cobertura vegetal para regular la evaporación directa desde los suelos que conforman estos humedales para la retención y descarga posterior del agua, y el efecto negativo que puede tener la defoliación ocasionada por el pastoreo del ganado (bovino o equino) sobre este ecosistema.

El otro efecto, causado sobre este ecosistema, está relacionado con el pisoteo de los animales ya que estos se desplazan buscando las especies de su preferencia y en esta búsqueda generan dos problemas físicos severos de hundimiento y compactación. Primero, el hundimiento del suelo por la pisada del animal, produce la formación de una lámina de agua libre dentro de las depresiones ocasionadas por las huellas. Esto pudiera generar la pérdida de agua por evaporación a una tasa evaporativa mayor que si se conservara la cobertura vegetal y la estructura del suelo superficial. Y segundo, el efecto mecánico que genera cambios estructurales en el suelo, principalmente de compactación, lo cual

tiene posiblemente un efecto negativo en el proceso de infiltración del agua en el suelo.

Estudiando la capacidad máxima de retención de agua en saturación (CMRS) y la densidad aparente (DA), en las diferentes unidades de vegetación seleccionadas, se determinó que todas presentaron mayores valores de CMRS en las unidades de vegetación que se encuentran dentro del cercado, y que dichos valores se incrementaron en la dirección del gradiente de humedad, esto es, desde los céspedes secos hacia los más húmedos o ciénagas. Inversamente, los valores de DA fueron mayores en las unidades de vegetación que se muestrearon afuera del cercado. Ambas propiedades se relacionan en el sentido de que las unidades por fuera del cercado son las que están expuestas al pastoreo, y por lo tanto a los problemas de hundimiento y compactación del suelo. Se esperaba entonces que estas unidades presentaran mayor compactación y, por ende, menor capacidad de almacenamiento de agua, como de hecho fue comprobado.

También se pudo elucidar que las unidades más afectadas por los animales son las más húmedas, ya que fueron las que presentaron mayores diferencias significativas comparadas entre las unidades pastoreadas y no pastoreadas. La razón puede encontrarse en la naturaleza más orgánica de los suelos de unidades con mayor humedad.

Los valores de DA obtenidos para la microcuenca de Gavidia están entre 1,2 - 1,6 g/cm³ en presencia de pastoreo y 0,8 - 1,2 g/cm³ en ausencia de pastoreo, y para la microcuenca de Mixteque, de 0,4 - 1,0 g/cm³ en presencia de pastoreo y 0,1 - 0,8 g/cm³ en ausencia de pastoreo.

Siavosh y colaboradores (1998) reportan valores de DA en los Andes colombianos, con los que se pueden hacer algunas comparaciones, aún cuando estos resultados no son extrapolables en tiempo y espacio: bosques (0.69 g/cm³), cafetales tradicionales (0.82 g/cm³), pastizales con ganadería extensiva (0.98 g/cm³), pastizales con ganadería intensiva de producción lechera (1.05 g/cm³) y pastizales con ganadería intensiva de producción de carne (1.10 g/cm³). A nivel general los resultados de este trabajo indicaron que el pisoteo de los animales en

los sistemas ganaderos ocasionó la mayor compactación de los suelos y con ello se modificó notoriamente la relación suelo-aire-agua.

Esto permite contrastar la fragilidad de los suelos de los humedales evaluados. En Gavidia, los suelos muestran mayor compactación, valores por encima de los que se obtuvieron en los Andes colombianos en un pastizal con ganadería intensiva, lo cual puede estar relacionado con el material parental que los formó (suelos graníticos vs. suelos volcánicos) o también sugiere que en algún momento estos suelos tuvieron sometidos a una alta presión de pastoreo. Sin embargo, se puede pensar en una rápida capacidad de recuperación considerando que este humedal tan solo tiene 4 años de cercado. Mientras que en Mixteque los valores están por debajo de los obtenidos para pastizales con ganadería extensiva en los Andes colombianos. Debe haber estado bajo una menor presión de pastoreo que la microcuenca de Gavidia, pero también tiene mayor tiempo de haber sido cercado (5,5 años).

Al evaluar diferentes niveles de pastoreo (pisoteo 0; 3.3; 6.6 y 8.3 animales/ha/año) sobre las características del suelo, con animales de 2 años de edad (180 kg / animal), Sánchez y colaboradores (1989, citado por Siavosh *et al.* 1998) encontraron que la DA, como indicador de la compactación, mostró valores más bajos a medida en que se disminuía el número de animales (carga animal). Además, encontraron que el pisoteo redujo la porosidad total del suelo y que la biomasa de lombrices mostró una correlación negativa con respecto a la DA. Otros estudios han llegado a conclusiones semejantes donde una mayor carga animal por lo general conduce a una mayor compactación de los suelos, además también genera una disminución de la cobertura vegetal dejando paso a que las gotas de lluvia impacten directamente sobre el suelo y pueden también producir sustancias hidrofóbicas que consiguen reducir la infiltración (Du Toit *et al.*, 2009). Sin embargo, Van Haveren (1983) encontró que el grado de compactación del suelo, medido por la densidad aparente, depende de la textura del suelo, así como del contenido de agua en el momento de pastoreo y el nivel de materia orgánica en la superficie del suelo. De manera que la magnitud del efecto del pastoreo

sobre el suelo, está determinada por la susceptibilidad de los suelos, la litología y la topografía.

Sin embargo, la existencia de una alta heterogeneidad espacial de la vegetación en los humedales andinos y altoandinos, hace más difícil comprender las respuestas de las diferentes unidades de vegetación a la exclusión del pastoreo, ya que la heterogeneidad está determinada en buena medida por la acción misma del pastoreo, pero también por características edáficas y topográficas. La figura 25 corresponde a un esquema general que simplifica las diferentes unidades de vegetación descritas en este estudio para el humedal, relacionadas con los posibles cambios ocurridos sobre los procesos vinculados al balance hídrico al excluir el pastoreo. Es de esperar que con la exclusión, los céspedes recuperen su cobertura vegetal y cese el hundimiento y la compactación del suelo por las pisadas de los animales; por ende disminuya la pérdida de agua por evaporación y comience la recuperación de la estructura del suelo superficial para una mejor infiltración del agua en el suelo.

En este sentido, tanto la densidad aparente (DA) como la capacidad máxima de retención de agua en saturación (CMRS) resultaron ser indicadores de alta sensibilidad y consistencia, como propiedades edáficas vinculadas a la acumulación de agua en el suelo, en respuesta a la exclusión del pastoreo mostrando la capacidad de recuperación de estos ecosistemas luego de un disturbio como el pastoreo.

Martín y colaboradores (2007) corroboran que el gradiente de pendiente es uno de los parámetros topográficos que correlaciona significativamente con las propiedades del suelo. Esto es, que las posiciones topográficas más bajas poseen mayor percolación del agua, menor escorrentía superficial y acumulación de aguas provenientes de áreas adyacentes relativamente más altas, siendo así mayor la precipitación efectiva.

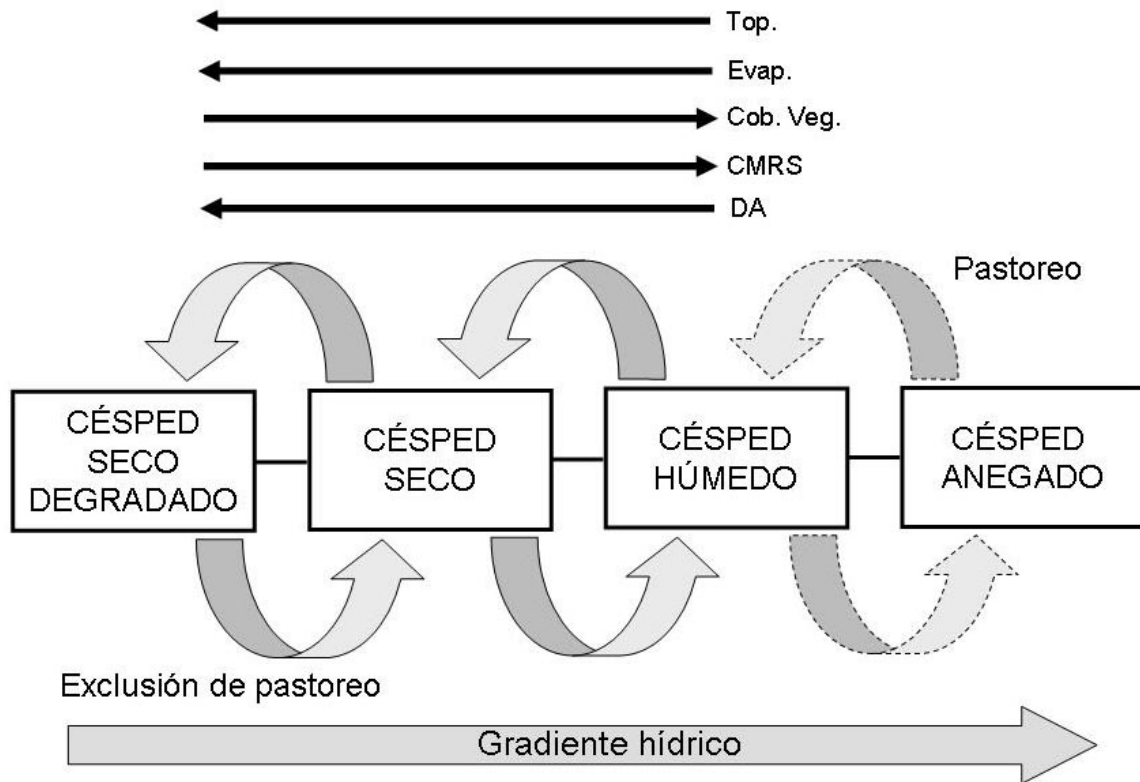


Figura 33. Esquema general de las unidades de vegetación descritas para el humedal, relacionadas con los posibles cambios ocurridos sobre los procesos vinculados al balance hídrico al excluir el pastoreo. Top. = Topografía, Evap. = evaporación, Cob. Veg. = Cobertura Vegetal, CMRS = Capacidad Máxima de Retención de agua en Saturación, DA = Densidad Aparente. Modificado de Molinillo y Monasterio (2002).

Esta dinámica del agua en el suelo, relacionada con las características edáficas y topográficas, condiciona significativamente el crecimiento de las especies en cada unidad de vegetación. Así, Tongway y colaboradores (2004) han propuesto un nuevo modelo que supone una circulación tridimensional de los flujos hídricos, reconociendo la importancia de los umbrales críticos en la disponibilidad de un recurso limitante, en este caso el agua. Adicionalmente, plantean la presencia de procesos análogos que provocan la diferenciación de zonas con elevadas concentraciones de otros recursos (nutrientes, materia orgánica) o propágulos (semillas, esporas de hongos, entre otros), generando la progresiva formación de *islas o parches de fertilidad*.

Este planteamiento permite pensar que en los humedales, los aportes locales de lixiviados, necromasa y raíces suponen la concentración de estos recursos en los niveles superficiales del suelo. Pero también la escorrentía superficial transporta restos orgánicos, sedimentos y nutrientes disueltos que contribuyen con la heterogeneidad espacial del suelo, y la vegetación se reintegra según esa heterogeneidad.

En gradientes topográfico-edáficos se ha observado una disminución de la diversidad de especies en posiciones topográficas más bajas, donde la disponibilidad de humedad en el suelo es mayor (Cingolani *et al.*, 2008). Dado que la variabilidad espacial en la disposición de la biomasa regula directa o indirectamente la riqueza local de especies, las acciones tendientes a incrementar la biomasa, como la exclusión del pastoreo en estos humedales, pueden producir un efecto negativo sobre la riqueza de especies a escala microtopográfica.

Finalmente, Cingolani y colaboradores (2008) mencionan que la pérdida de suelos como consecuencia de la introducción de ganado es más probable en sistemas que evolucionaron con la presencia de pocos herbívoros. Además, señalan que los sistemas poco productivos, al tener menor cobertura, son más propensos a la erosión y desertificación que los sistemas más productivos. De manera que se esperaría que el efecto del pastoreo sea mayor en los sitios poco productivos que evolucionaron con bajas presiones de herbívoros, y menor en sitios productivos que evolucionaron con altas presiones de herbívoros como el caso de la puna en los Andes Centrales.

No hay duda de que los humedales andinos y altoandinos son áreas que han evolucionado con bajas presiones de herbívoros. Sin embargo se debe evaluar su condición de productividad, la cual posiblemente sea más baja en el piso altoandino que en el andino, así como también en los céspedes seco que en los céspedes húmedos o ciénagas. Ya que desde la perspectiva del uso del recurso en estos ambientes, es importante conocer el funcionamiento productivo de la comunidad, condicionado por las unidades de vegetación que la integran; porque

cambios en la proporción de estas unidades podrían generar estados productivamente más deseables de los céspedes que conforman los humedales.

En efecto, se considera que la heterogeneidad espacial de la vegetación de los humedales está altamente relacionada con las variaciones microtopográficas. Por lo tanto, la complejidad de las relaciones entre los parámetros topográficos y los de la vegetación hace necesaria la evaluación en detalle de diversas variables para caracterizar correctamente a cada unidad. Igualmente, se necesitan más estudios sobre la capacidad de recuperación de los humedales, y en separar los efectos de la exclusión del pastoreo y el clima.

Desde una perspectiva más general, se debe señalar que estos humedales son fuente de reserva de agua que sostienen la actividad agrícola de los habitantes del páramo. Molinillo y Monasterio (2005) señalan que en los últimos años se ha incrementado las necesidades de agua para riego, no solo por nuevos espacios para la agricultura sino un manejo agronómico que implica mayores demandas de agua.

No obstante, los resultados de este trabajo sugieren que el pastoreo extensivo en los pisos andinos y altoandinos han provocado el deterioro de estos ambientes relacionado con la capacidad de infiltración del agua en el suelo y la pérdida de agua por evaporación.

VII.3. Limitaciones de este estudio y temas abiertos de investigación

Con la realización de esta investigación, se pudo obtener algunos resultados que permiten mejorar nuestra comprensión de la heterogeneidad y respuesta al pastoreo de estos ecosistemas de humedales andinos y altoandinos en los Andes venezolanos. No obstante, algunas consideraciones deben ser señaladas en función de ampliar y mejorar la información obtenida.

En primer lugar, se debe señalar las limitaciones de utilizar estos encierros realizados por las asociaciones con base social. Si bien permitieron evaluar de manera preliminar los posibles efectos de la exclusión de pastoreo en los humedales, la selección no fue sencilla, ya que los humedales cercados mostraron grandes diferencias entre ellos y, por lo tanto, se debió generar ciertos criterios de selección que crearan condiciones comparables en la investigación. Estos criterios redujeron la posibilidad de selección a los humedales descritos en este estudio.

Uno de los criterios con mayor relevancia, y más difícil de conseguir, era que el humedal seleccionado presentara unidades de vegetación equivalentes tanto adentro como afuera del cercado (cercado parcial del humedal) para ser comparables, debido a que en general el cercado era colocado con el propósito de proteger todo el humedal. Esto restringió la investigación a un número limitado de unidades de vegetación, lo que generó resultados parciales sobre su diversidad, riqueza y heterogeneidad espacial. Por otro lado, no es posible, sin realizar un monitoreo en el tiempo de los cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema luego de establecido el cercado, estar seguros de que diferencias previas entre las áreas fuera y dentro de la cerca no influyeran en los resultados observados. Para el caso de la microcuenca de Gavidia, las unidades equivalentes tanto adentro como afuera del cercado tienen una alta probabilidad de corresponderse, no así en la microcuenca de Mixteque, donde se debió seleccionar unidades fuera del cercado sobre un segundo humedal no protegido, ya que la cerca sobre el primer humedal no ofrecía posibilidad de unidades

equivalentes de todas las seleccionadas. Esto genera un error de no estarse comparando unidades en realidad similares.

Otro elemento importante de mencionar es el relacionado con aspectos del balance hídrico, donde no se considera medidas de evapotranspiración y de escorrentía superficial que apoyen o no la hipótesis de que si la exclusión del pastoreo genera un aumento de la biomasa aérea y de la cobertura vegetal se espera una disminución por evaporación de agua libre de la superficie del suelo y por demanda evaporativa. Así como, si realmente la exclusión del ganado disminuye la compactación del suelo por efecto del pisoteo, se ve favorecida la infiltración y la capacidad de almacenamiento de agua en capas inferiores, disminuyendo principalmente la pérdida de agua por escorrentía superficial y por evaporación.

Por otra parte, son necesarios monitoreos sobre la carga animal en estos humedales, especialmente, para poder contrastar la presión de pastoreo que reciben las diferentes unidades de vegetación dentro del humedal. En los pastizales naturales de Pampa de Achala, el pastoreo por grandes herbívoros a una carga ganadera moderada a intensa permite el mantenimiento de comunidades de céspedes de alta diversidad de especies, sin la invasión de especies exóticas, aún cuando simplifica la estructura vertical y horizontal del sistema (Nai-Bregaglio et al. 2002). Entonces habría que definir si lo que se desea es restaurar la biodiversidad de estos ecosistemas o restaurar los servicios ambientales que pueden prestar estos ambientes a sus habitantes, para el desarrollo y mantenimiento de la producción agrícola.

Pérez (2000) calculó para el piso andino de la microcuenca de Gavidia, una carga animal de 0,10 UA/ha para el año en estudio, la cual es considerada “baja” de acuerdo con la capacidad de carga animal evaluada para praderas nativas altoandinas (> 2.000 m de altitud) de Bolivia (Velarde & Izquierdo 1993). En el presente estudio, en conversación personal con el Sr. Bernabé Torres, habitante de la comunidad de Gavidia, se conoció que en el valle donde se encuentra “Pantano Grande” pastan aproximadamente 18 animales (12 bovinos y 6 equinos)

en un área de 164 ha. De manera que si una unidad animal (UA) equivale a 1 vaca (450 kg), la carga animal resultaría “baja” (0,10 UA/kg), igual como fue registrado por Pérez (2000). Otro valor de carga animal es el estimado por Molinillo y Monasterio (1997) para el páramo El Banco, en la Sierra La Culata, que también se aproxima a 0,10 UA/ha. Esto hace pensar que el pastoreo extensivo de la cuenca alta del río Chama tiene valores de carga animal cercanos a un pastoreo de criterio “bajo”. No obstante, debe señalarse que este valor puede estar subestimado debido a que los animales no pastan uniformemente en el páramo abierto, sino que se concentran en las áreas más húmedas asociadas a los humedales. Molinillo y Monasterio (2002) reportan valores en céspedes de fondos de valles glaciares entre 0,2-0,4 UA/ha, en contraste con 0,1-0,05 UA/ha en el estrato herbáceo de los arbustales y rosetas-arbustales de laderas. Esto corresponde a una condición entre “intermedia” a “alta” según Velarde e Izquierdo (1993).

Vale la pena señalar que los pobladores de la microcuenca de Gavidia practican el sistema de manejo de la ganadería extensiva donde tratan de mantener la mayor cantidad de bovinos y equinos pastando libremente en los pisos superiores de la franja agrícola, los cuales son bajados durante los diferentes periodos de labores agrícolas y de turismo, entre otras (Pérez 2000). Esta dinámica también es descrita por Molinillo (1992) y Molinillo y Monasterio (1997) para el páramo El Banco (en la Sierra La Culata) y por Smith *et al.* (2007) para las localidades de Mixteque y Misintá. Es una práctica pastoril que tiene su principio en el manejo comunitario de los páramos a través de los llamados “derechos de páramo”, donde varias personas pueden tener a sus animales pastando libremente en estas áreas. Smith *et al.* (2007) encontraron que en Mixteque 58 fincas tienen derechos de páramo, lo que hace pensar en una gran cantidad de animales utilizando estas zonas más altas de la microcuenca. Sin embargo, en conversación personal con el Sr. Miguel Rangel de la comunidad de Mixteque, señala no más de 20 animales (entre bovinos y equinos) pastando por encima de los 3.600 m de altitud en ambos valles de la microcuenca (aproximadamente 613 ha). Por consiguiente, la carga animal resulta “muy baja” (0.03 UA/ha); y, como lo señalan Smith *et al.* (2007), los

habitante de la comunidad mantienen mayormente los animales dentro de sus fincas donde la carga animal sí aumenta a valores relativamente altos (1,6 UA/ha) para la región del páramo.

Cualquiera sea el propósito, los servicios ambientales que estos ecosistemas brindan pudieran sostener y asegurar el mantenimiento de las áreas productivas únicamente sobre la importancia que tienen en el páramo los pisos altoandino y periglacial como zonas de conservación de la biodiversidad, equilibrio hidrológico, estabilidad de los suelos en laderas, e incluso como fuentes de otras alternativas económicas como el turismo comunitario.

Por otra parte, queda abierto todo estudio sobre las respuestas del sistema al efecto del pastoreo como forma de disturbio, para evaluar conceptos como resiliencia, resistencia, o estabilidad del ecosistema. Así como las consecuencias, desde una perspectiva ecológica, de la cobertura del suelo, disminución de la retención de agua, entre otros, que muestran cambios importantes que deben ser evaluados con mayor detenimiento e integrados en un análisis de cómo el pastoreo afecta la dinámica hídrica de estos ecosistemas. En general, el pastoreo tiene consecuencias importantes sobre la alteración de los procesos de transporte (erosión hídrica, escorrentía superficial, infiltración del agua en el suelo) y transformación (química, física y biológica) del suelo que, para el caso de los humedales andinos y altoandinos, pudieran afectar la captación, almacenamiento y subsecuente descarga de agua.

VII.4. Implicaciones de este estudio para el manejo y conservación de los humedales altoandinos

Se puede apreciar que estos humedales andinos y altoandinos son ecosistemas únicos con gran diversidad ambiental, impactados por una ganadería extensiva practicada en tiempos pasados y resientes con cargas animales de moderadas a altas, y que se mantiene en la actualidad, pero con menor intensidad.

Molinillo (1992) evalúa la dinámica del pastoreo en el páramo El Banco relacionado con el manejo y la conservación. En ella el autor señala que el tema del pastoreo y sus efectos sobre la vegetación natural corresponde plantearlo y definirlo bajo el concepto de diversidad biológica, debido a la heterogeneidad espacial que presenta el páramo y que dificulta determinar una capacidad de carga única adecuada para estos ambientes.

Con mayor rigurosidad debe ser planteado para el caso particular de los humedales ya que no sólo se presenta una marcada heterogeneidad ambiental, sino que además se adicionan elementos de fragilidad y baja capacidad para retornar a la condición inicial o previa al pastoreo. Aunque se debe resaltar la capacidad de respuesta que demostraron tener algunas propiedades claves de estos ecosistemas como su capacidad de acumulación de agua en suelos, luego de eliminar el pastoreo por tan solo unos años.

Este problema no puede ser planteado aisladamente, considerando como solución la eliminación del ganado. Los habitantes del páramo se han planteado la alternativa comunitaria de encerrar los humedales para proteger dichos ambientes de la acción del ganado que pasta libremente. Su valor como estrategia de conservación radica en la iniciativa misma salida de sus habitantes, lo cual ya refleja un grado de conciencia y una aptitud favorable frente al ambiente que les rodea. Pero esto va más allá de acciones figuradas donde un problema en particular, la escasez de agua tanto para consumo como para el riego, llevó a estas organizaciones sociales a buscar soluciones prácticas y accesibles de recuperación de las fuentes naturales de agua.

Bajo la coordinación de ACAR se han llevado a cabo encierros de numerosos humedales que, de acuerdo con los resultados logrados en esta investigación, sirven como modelos de restauración de estos ecosistemas que han permitido identificar el pastoreo como la principal causa de su degradación por efecto mecánico del pisoteo y defoliación de la cobertura vegetal. Esta es una práctica que ha demostrado ser fácil de aplicar y sobre todo resulta económicamente de bajo costo considerando que todos los miembros de un Comité o familia aportan la mano de obra y una fracción de capital mínimo, y adicionalmente reciben el aporte económico de instituciones gubernamentales (OGs) y no gubernamentales (ONGs) que apoyan estas iniciativas.

Los resultados muestran que no todas las unidades estudiadas responden de la misma manera, y es aquí donde se debe tener claro el propósito con que se quiere recuperar estos ambientes. Como ya fue planteado, se debe entender que si lo que se desea es resolver los servicios ambientales que prestan estos ambientes, para el desarrollo y mantenimiento de la producción agrícola, entonces el cercado es una alternativa relativamente económica (economía comunitaria) y fácil de ejecutar considerando que se tiene el apoyo local de los habitantes para su aplicación (al menos en el municipio Rangel), y no entra en conflicto con la tenencia del ganado que, si bien no es de importancia económica fundamental, es parte importante para las labores agrícolas. La exclusión del pastoreo deja claro un aumento en la biomasa de la vegetación aérea, cambios en la estructura del suelo que pudieran favorecer el almacenamiento y regulación del agua. Esto mejoraría la oferta de servicios ambientales.

Por otra parte, si lo que se plantea es restaurar la biodiversidad de estos ecosistemas, entonces se debe pensar en un manejo de la capacidad de carga animal por unidad de vegetación, considerando la alta heterogeneidad, así como los movimientos o rotaciones de pastoreo más eficaces para conseguir la mayor riqueza y diversidad, ya que cada unidad responde de diferente manera al pastoreo según sus condiciones particulares (gradiente hídrico, topografía, suelo). Plantearse este objetivo resulta un reto mayor que estaría enfocado en el verdadero desarrollo sustentable, pero que necesita algo más que la voluntad de

las instituciones (OGs y ONGs) y el apoyo local y regional de sus actores. De hecho, se requiere de investigaciones que involucren el estado actual de la carga animal en las microcuencas que conforman las dos principales sierras andinas: la Sierra Nevada de Mérida y la Sierra de La Culata, particularmente en donde se hayan cercado humedales, para evaluar el posible aumento de la frecuencia e intensidad del pastoreo y la disminución del tiempo de descanso de la vegetación en los humedales no cercados y en las laderas adyacentes que pudieran estar acelerando mecanismos de degradación, producto del desplazamiento animal por la colocación de los cercados.

En tema de conservación de la vida silvestre se debe mencionar que se desconoce el efecto que estos cercados están teniendo sobre las poblaciones de otros herbívoros como el caso del venado de páramo (*Odocoileus lasiotis*), que está amenazado de extinción por su reducido tamaño poblacional, y potencialmente el cercado también está restringiendo su acceso a una importante fuente de forraje.

Molinillo (1992) lo deja planteado al señalar una serie de dificultades ha ser solventadas como la elección de cultivos que combine al menos tres elementos: protección del suelo, autoconsumo y mercado regional y nacional; y el manejo de forrajes alternativos que disminuyan la carga animal en los pisos por encima del agrícola. Sin embargo, lo que se observa es una creciente intensificación de la agricultura, especialmente en el rubro papa, con disminución o eliminación de los cereales (que eventualmente ofrecen forraje alterno) y la aparición de cultivos disruptivos como el ajo, que genera un incremento del ganado en los pisos superiores de páramo (Molinillo & Monasterio 2005).

VIII. CONCLUSIONES

Los humedales presentes en las microcuencas de Mixteque y Gavidia, de la Sierra Nevada, son sitios que están bajo el efecto del pastoreo extensivo, como la mayoría de las zonas de vegetación del piso andino y altoandino por encima de los 3500 m de altitud. Sin embargo, este disturbio de origen antropogénico, actúa de forma diferencial sobre la heterogeneidad ambiental que resulta de las distintas unidades de vegetación que integran el páramo, concentrándose su efecto sobre las zonas de humedales que presentan una mayor oferta de forraje, especialmente en la época seca.

Al estudiar los humedales altoandinos en las microcuencas de Gavidia y Mixteque se pudo constatar lo siguiente:

1. Las unidades de vegetación seleccionadas en los humedales, mostraron la alta heterogeneidad espacial y alta diversidad de las comunidades vegetales presentes en los humedales, donde su estructura parece ser influenciada por cambios en las condiciones hídricas asociadas a diferentes condiciones geomorfológicas y topográficas. Así, se observaron diferencias claras en la estructura de la vegetación de las unidades de ciénagas, céspedes húmedos y céspedes secos que parecen responder a diferencias en la posición topográfica y geomorfológica de las mismas.
2. Con la exclusión del pastoreo, se observó mayor estratificación vertical de la vegetación y de su biovolumen, sugiriendo que mayor cobertura pudiera reducir las pérdidas de agua por evaporación, pero también aumentar las pérdidas por transpiración.
3. Con la exclusión del pastoreo, se observaron cambios en la composición florística y abundancia de las diferentes formas de vida, aumentando en general la abundancia de las especies palatables y disminuyendo la abundancia de las especies indicadoras de degradación. Sin embargo, esta

respuesta no fue uniforme en las diferentes unidades de vegetación evaluadas.

4. La riqueza y diversidad de la vegetación aumentó en algunas unidades de vegetación como respuesta a la exclusión del pastoreo. Sin embargo, en algunos casos la exclusión del pastoreo no modificó significativamente estos parámetros o generó una disminución de riqueza y diversidad dentro de las áreas cercadas, por lo que es difícil establecer generalizaciones consistentes sin contar con una evaluación de las diferencias en la presión de pastoreo a que están sometidas las diferentes unidades de vegetación.
5. La exclusión del pastoreo eliminó el efecto mecánico que genera el pisoteo de los animales. Por lo tanto, se encontró que las unidades de vegetación dentro del cercado, presentaron una menor compactación del suelo y una mayor capacidad de almacenamiento de agua, sugiriendo una alta resiliencia de estas propiedades de los suelos de los humedales.
6. Los cambios en la estructura de la vegetación sobre las parcelas de exclusión (unidades cercadas), sugiere que los procesos de degradación observados en la mayor parte de los humedales altoandinos del páramo en Venezuela están asociados a la presencia de ganado doméstico.
7. Finalmente, se tiene que la estrategia comunitaria que adoptaron los Comités de Riego del municipio Rangel, basada en el cercado de los humedales, resulta ser una alternativa para la restauración ecológica que permite la recuperación de algunos aspectos claves del funcionamiento del ecosistema (ej. Almacenamiento de agua); y, como se trata de una estrategia de bajo costo económico y de fácil implementación, se presta para ser reproducida como estrategia comunitaria de conservación de humedales en los Andes.

IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABER, J. D. & J. M. Melillo. 1991. *Terrestrial ecosystems*. USA: Saunders College Publishing.
- ACOSTA, M. 1975. Plan de Manejo de la Cuenca "Mixteque". Ministerio de Agricultura y Cría, D.R.N.R. Oficina de Planificación y Manejo de Cuencas. Venezuela.
- ADLER, P. B. and J. M. Morales. 1999. Influence of environmental factors and sheep grazing on an Andean grassland. *Journal of Range Management*, 52: 471-480.
- ALTESOR, A.; M. Oesterheld; E. Leoni; F. Lezama and C. Rodríguez. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 179: 83-91.
- ARCHER, Steve & D. A. Pyke. 1991. Plant-animal interactions affecting plant establishment and persistence on revegetated rangeland. *Journal of Range Management*, 44(8): 558-565.
- BEGON, M.; M. Mortimer & D. J. Thompson. 1996. *Population ecology: A unified study of animals and plants*. 3rd Ed. Malden, MA: Blackwell Science.
- BULLOCK, J. 1996. Plants. In: Sutherland, W. J. (Ed.). *Ecological census techniques: A handbook*. Cap. 3 (pp. 111-138). Cambridge: Cambridge University Press.
- CINGOLANI, A. M.; I. Noy-Meir; D. D. Renison & M. Cabido. 2008. La ganadería extensiva, ¿es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos?. *Ecología Austral*, 18: 253-271.
- CRAWLEY, M. J. 1983. *Studies in Ecology. Volume 10. Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. California: University of California Press.
- CRAWLEY, M. J. 1997. Plant-herbivore dynamics. In: CRAWLEY, M. J. (Ed.). *Plant Ecology*. 2nd Ed. Chapter 13 (pp. 401-474). Oxford: Blackwell Science.

- COLLINS, S. L. 1987. Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology*, 68: 1243-1250.
- COUGHENOUR, M. B. 1991. Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *Journal of Range Management*, 44(6): 530-542.
- DANIEL, W. W. 1998. *Bioestadística*. Base para el análisis de las ciencias de la salud. 3^{era} Edición. México: Editorial LIMUSA, S.A. de C.V. Grupo Noriega Editores.
- DU TOIT, G. van N.; H. A. Snyman & P. J. Malan. 2009. Physical impact of grazing by sheep on soil parameters in the Nama Karoo subshrub/grass rangeland of South Africa. *Journal of Arid Environments*, 73: 804–810.
- FARIÑAS G., M. R. 1996. *Análisis de la vegetación y de sus relaciones con el ambiente mediante métodos multivariantes de ordenamiento*. Postgrado en Ecología Tropical, ULA. Mérida.
- FEBRES CORDERO, T. 1960. *Obras completas*. Décadas de la Historia de Mérida (Concesiones de Tierra en la Antigua Gobernación de Mérida). Tomo I. Edición Conmemorativa. Bogotá, D. E.: Editorial Antares Ltda.
- FULBRIGHT, T. E. & J. A. Ortega-S. 2007. *Ecología y Manejo de Venado Cola Blanca*. Texas A&M University Press.
- HEDBERG, O. 1986. Origins of the Afroalpine flora. In: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (Ed). *High altitude tropical biogeography* (pp 443-468). New York, NY: Oxford University Press.
- HERNÁNDEZ, Z. 2004. *Modelos arquitectónicos en humedales andinos: Un abanico de respuestas funcionales* (Andes de Venezuela). Trabajo de Grado de Maestría en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- HOFSTEDE, R. 2003. Los páramos en el mundo: Su diversidad y sus habitantes. En: Hofstede, R.; P. Segarra; P. Mena V. (Eds.). *Los páramos del mundo* (pp.

- 15-38). Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/ NC-IUCN/EcoCiencia. Quito.
- HUDSON, R. J. 1995. Temporal and spatial dynamics of natural grazing systems. In: Hofmann, R. R. & H. J. Schwartz (Eds.). *Wild and domestic ruminants in extensive land use systems* (pp. 88-105). Humboldt_Universitat zu Berlin. (Symposium proceedings).
- JÄREMO, J. & E. Palmqvist. 2001. Plant compensatory growth: a conquering strategy in plant–herbivore interactions?. *Evolutionary Ecology*, 15: 91–102.
- JÁUREGUI M., J. M. 1987. Apuntes estadísticos del Estado Mérida. 32. Biblioteca Venezolana de Historia. Caracas, Venezuela. MCMLXXXVII.
- SKLENÁR, P. y Ramsay P. M. 2001. Diversity of zonal paramo plant communities in Ecuador. *Diversity and distributions*, 7: 113-124.
- LEÓN V., C. & F. Izquierdo C. 1993. *Producción y utilización de los pastizales de la zona altoandina*. Compendio. Ecuador, Quito: Red de pastizales andinos – REPAAN. Proyecto con apoyo del Centro Internacional de Investigaciones para el Desarrollo – CIID.
- LLAMBÍ L. D. & L. Sarmiento. 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria en el páramo. *Ecotropicos*, 11: 1–14.
- LUBCHENCO, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist*, 112: 23-39.
- LUTEYN, J. L. 1999. *Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature*. With contributions from Churchill, S. P.; D. Griffin III; S. R. Gradstein; H. J. M. Sipman & M. R. Gavilanes A. *Memoirs of The New York Botanical Garden, USA*. v. 84.
- MANN, C. 1991. Extinction: Are ecologists crying wolf? *Science*, 253: 736-738.

- MARTÍN, B.; O. Sosa; S. Montico & G. Zerpa. 2007. Relationship between vegetation units and microtopography of a pasture located in a poorly drained sector of Argentina. *Cien. Inv. Agr.* 34(2): 75-84.
- MCNAUGHTON, S. J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 40: 329-336.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA Y CRÍA. Dirección de Estadística. Censo Agropecuario. Años 1950, 1961 y 1985.
- MOLINILLO, M. F. 1992. *Pastoreo en ecosistemas de páramo: Estrategias culturales e impacto sobre la vegetación en la Cordillera de Mérida, Venezuela*. Trabajo de Grado de Maestría en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- MOLINILLO, M. & M. Monasterio. 1997. Pastoralism in paramo environments: practices, forage, and impact on vegetation in the Cordillera of Mérida, Venezuela. *Mountain Research and Development*, 17(3): 197-211.
- MOLINILLO, M. & M. Monasterio. 2002. Patrones de vegetación y pastoreo en ambientes de páramo. *Ecotropicos* 15(1): 19-34.
- MOLINILLO, M. & M. Monasterio. 2005. Venezuela. El complejo de humedales del páramo El Banco. En: Izurieta, X. (Ed.). *Turberas altoandinas. Espacios frágiles de vida y cultura* (pp. 7-15). Proyecto Peatlands in the Tropical Andes. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/ECOPAR/GRUPOI PÁRAMO. Quito.
- MONASTERIO, M. 1980a. Poblamiento humano y uso de la tierra en los altos Andes de Venezuela. En: Monasterio, M. (Ed.). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Capítulo 6 (pp. 170-200). CDCHT. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, M. 1980b. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En: Monasterio, M. (Ed.). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Capítulo 4 (pp. 93-158). CDCHT. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

- MONASTERIO, M. 2002. Evolución y transformación de los páramos en la Cordillera de Mérida: Paisajes Naturales y Culturales. En: Mujica, E. (Ed): *Paisajes Culturales en los Andes* (pp. 101-113). Lima: UNESCO.
- MONASTERIO, M. & J. Celecia. 1991. El norte de los Andes Tropicales. Sistemas naturales y agrarios en la Cordillera de Mérida. Argentina: Editorial "ambiente" N° 68. UNESCO.
- MONASTERIO, M. & M. Molinillo. 2003. Venezuela. En: Hofstede, R.; P. Segarra y P. Mena V. (Eds.). *Los páramos del mundo* (pp. 205-236). Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia. Quito.
- MONASTERIO, M. & S. Reyes. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. En: Monasterio, M. (Ed.). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Capítulo 3 (pp. 47-91). CDCHT. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, M. & F. Vuilleumier. 1986. Introduction: High tropical mountain biota of the World. In: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (Ed). *High altitude tropical biogeography* (pp 3-7). New York, NY: Oxford University Press.
- NACIONES UNIDAS. 1992. *Convenio sobre la Diversidad Biológica*. Extraído el 01 de marzo de 2007 desde <http://www.unep.ch>.
- NAI-BREGAGLIO, M.; E. Pucheta & M. Cabido. 2002. El efecto del pastoreo sobre la diversidad florística y estructural en pastizales de montaña del centro de Argentina. *Rev. chil. hist. nat.*, 75(3): 613-623.
- PÉREZ A., R. 2000. *Interpretación ecológica de la ganadería extensiva y sus interrelaciones con la agricultura en el piso agrícola del páramo de Gavídia. Andes venezolanos*. Trabajo de Grado de Maestría en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- PICKETT, S. T. A.; Kolasa, J.; Armesto, J. J. & Collins, S. L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54: 129-136.

- PROYECTO PÁRAMO ANDINO. 2004. Plan de acción para la conservación del Páramo de Gavidia (Mérida, Venezuela). Mérida: ICAE-ULA.
- PUCHETA, E.; M. Cabido; S. Díaz & G. Funes. 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica*, 19: 97-105.
- RAMSAR. 1971. *Convención sobre los Humedales*. Extraído el 01 de marzo de 2007 desde <http://www.ramsar.org>.
- RAMSAR. 2002. II Reunión Regional Panamericana. Convención de Ramsar, Guayaquil, Ecuador, del 01 al 05 de julio 2002. Informe Final. Extraído el 31 de enero de 2009 desde: http://www.ramsar.org/mtg/mtg_reg_panamerican2002_report_s.htm.
- RAMSAR. 2005. La Convención sobre los Humedales. Memorias del Taller “Corredor de humedales altoandinos estratégicos en el Complejo Ecorregional Andes del Norte”. Evian Danone - WWF Internacional y en Cooperación con la Secretaria Ramsar. Ubaté - Cundinamarca, Junio 15, 16, y 17 de 2005. Extraído el 30 de enero de 2009 desde: http://www.ramsar.org/mtg/mtg_altoandinos_ubate.htm.
- RODRÍGUEZ A., R. (Comp.). 1999. *Conservación de humedales en Venezuela: Inventario, diagnóstico ambiental y estrategia*. Comité Venezolano de la UICN. Caracas, Venezuela.
- RODRÍGUEZ-ITURBE, I. & A. Porporato. 2004. *Ecohydrology of water-controlled ecosystems*. Soil moisture and plant dynamics. UK: Cambridge University Press.
- RODRÍGUEZ M., M. E. 2010. *El páramo como proveedor de agua: Análisis de las unidades geomorfológicas y de vegetación sobre el balance hídrico de una microcuenca andina de Venezuela*. Proyecto del Trabajo de Grado de Maestría en Ecología Tropical. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- SIAVOSH, S.; J. M. Rivera & M. E. Gómez. 1998. Impacto de sistemas de ganadería sobre las características físicas, químicas y biológicas de suelos en

- los Andes de Colombia. *Conferencia electrónica de la FAO sobre "Agroforestería para la producción animal en Latinoamérica"*. pp. 77-95.
- SALA, O. E.; M. Oesterheld, R.J.C. León & A. Soriano. 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio*, 67:27-32.
- SARMIENTO, L. 2006. Grazing impact on vegetation structure and plant species richness in an old-field succession of the Venezuelan Páramos. In: Spehn, E., Liberman, M., Körner, C. (Eds): *Land use changes and Mountain Biodiversity*. CRC Press LLC, Boca Raton FL, USA. pp. 119-135.
- SARMIENTO, L.; J. K. Smith & M. Monasterio. 2002. Balancing Conservation of Biodiversity and Economical Profit in the High Venezuelan Andes: Is Fallow Agriculture an Alternative?. In: Körner, C. & E. Spehn (Eds). *Mountain Biodiversity - A global assessment*. London: Parthenon Publisher. pp. 285-295.
- SARMIENTO, L.; L. D. Llambí; A. Escalona & N. Márquez. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology*, 166: 63-74.
- SKLENÁR, P. & P. M. Ramsay. 2001. Diversity of zonal paramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions*, 7(3): 113-124.
- SMITH, J. K.; L. Sarmiento & D. Acevedo. 2007. *Mapeo de fincas y recolección de información agrícola a través de investigación participativa*. Informe Final. Fundacite, Mérida, Venezuela.
- SOLBRIG, O. T. 1992. Biodiversity: An introduction. In: Solbrig, O. T.; H. M. van Emden & P. G. V. J. van Oordt (Eds.). *Biodiversity and global change* (pp 13-29). Monograph N° 8. Paris: International Union of Biological Sciences.
- SUAREZ DE PAREDES, N. & M. S. Briceño B. 2003. Territorio, trabajo y parentesco en el sistema productivo hortícola de los Valles Altos andinos. *Tierra Firme*, 21(84): 503-512.
- TONGWAY, D. J.; J. Cortina & F. T. Maestre. 2004. Heterogeneidad espacial y gestión de medios semiáridos. *Ecosistemas*, 13: 2-15.

- VAN DER HAMMER, T. 2002. Diagnóstico, cambio global y conservación. Congreso Mundial de Páramo. Tomo I. Ministerio del Medio Ambiente, Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca (CAR), Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM) y Fundación Conservación Internacional Colombia. Págs. 60-71.
- VAN HAVEREN, B. P. 1983. Soil bulk density as influenced by grazing intensity and soil type on a shortgrass prairie site. *Journal of Range Management*, 36: 586–588.
- VARESCHI, V. 1970. *Flora de los páramos de Venezuela*. Universidad de Los Andes. Ediciones del Rectorado. Mérida – Venezuela.
- VARGAS, O.; J. Premauer & C. Cárdenas. 2002. Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Ecotropicos*, 15: 35-50.
- VELÁZQUEZ, N. 1995. *Población indígena y Economía. Mérida, siglos XVI XVII*. CDCHT y Consejo de Publicaciones de la Universidad de Los Andes. 101 p.
- VELÁZQUEZ, N. 2004. *Modernización agrícola en Venezuela. Los valles altos andinos 1930-1999*. Fundación Polar, Universidad de Los Andes y FUNDACITE-Mérida.
- VERWEIJ, P. A. & P. E. Budde. 1992. Burning and grazing gradients in páramo vegetation: initial ordination analyses. In: Balslev, H. & J. L. Luteyn. (Eds.). *Páramo: An andean ecosystem under human influence*. London: Academic Press.
- WALKER, B.; A. Kinzig & J. Langridge. 1999. Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2 (2): 95-113.
- WING, E. S. 1986. Domestication of Andean Mammals. Cap. 10. In: Vuilleumier, F. & M. Monasterio (Eds.). *High altitude tropical biogeography* (pp. 246-266). New York, NY: Oxford University Press.

X. ANEXOS

Fig.	Descripción	Pág.
1	Información colectada sobre los humedales cercados por la Asociación de Coordinadores de Ambiente del Municipio Rangel (ACAR)	146
2	Taxonomía de las especies vegetales determinadas en los humedales de las microcuencas de Mixteque y Gavidia	149
3	Lista de especies vegetales identificadas en los humedales de la microcuenca de Mixteque y microcuenca de Gavidia	151
4	Porcentajes de Varianza acumulada y Varianza total de los ACL para: a) Microcuencas Mixteque y Gavidia, en presencia y ausencia de pastoreo, b) Microcuenca de Mixteque, en presencia y ausencia de pastoreo, y c) Microcuenca de Gavidia, en presencia y ausencia de pastoreo	152

Anexo 1. Información colectada sobre los humedales cercados por la Asociación de Coordinadores de Ambiente del Municipio Rangel (ACAR), tomado de los informes de actividad por jornadas realizadas, hasta diciembre de 2005.

Fecha	Naciente	Comunidad	Actividad	Observaciones
2001	Pantano Ciego	Mocao	Resguardo	
27/11/2001	Agüita de la Virgen	Agricultores de Misintá	Cercado y forestación	
17/08/2002	Agüita de la Virgen	Asociación de Ecologistas	Se terminó de cercar, forestación (317 plantas)	58 personas asistieron
19/10/2002	Hoyo del Hático	Mocao	Cercado de ½ pantano	43 personas asistieron
31/10/2002	Laguna del Humo	Misintá	Cercado de uno de los ojos que alimenta la laguna	
08/11/2002	Naciente interna del Mistiquiquí	Misintá	Forestación (72 plantas entre frenos y alisos)	
10/11/2002	Naciente de “Los Chorros”	Moconoque y Misintá	Cercado	
05/04/2003	Ojo de la Laguna del Humo	Misintá	Se terminó de cercar	
01/06/2003	Pantano Grande	Cerro del Coquito, Laguna de la Pata	cercado	87 personas participaron dueño Sr. Marcelo Sulbarán
26/07/2003	“El Libertador” en Mifafí	C. R. Apartaderos	Forestación (213 plantas)	
27/07/2003	Páramo de Mifafí	C. R. Asomada	Cercado y forestación	35 personas participaron
14/08/2003	Laguna del Humo	Misintá	Forestación (417 plantas)	
16/09/2003	“Primer Pantano” de Mixteque	C. R. Mixteque y Mucumpate	Se terminó de cercar, forestación	107 personas participaron
18/09/2003	Páramo Las Escaleras	La Toma	Cercado y forestación	102 agricultores, 3 Ha
07/02/2004		El Royal	Evaluación	
14/02/2004	Pantano de La Pata	C. R. Mocao, Los Corrales y Gavidia	Se terminó de cercar	123 personas participaron 4012 m
16/02/2004	Nacientes que alimentan el tanque del Tampacal	La Toma	Evaluación	

Anexo 1. Continuación....

Fecha	Naciente	Comunidad	Actividad	Observaciones
17/02/2004	Jornada de los Verdes y Mesa del Cenicero		Evaluación	
21/02/2004	Páramo del Achotón	C. R. La Musuy	Traslado de una guaya	
25/02/2004	Naciente que alimentan el tanque del Tampacal	La Toma	Evaluación	
29/02/2004	Naciente del sector "Los Chorros"	Misigüa y Moconoque	Evaluación	
06/03/2004	Primera Laguna	C. R. El Royal	Cercado	Sembrados 300 alevines de trucha
22/03/2004	Naciente de la parte izquierda subiendo a Misintá	Misintá	Cercado y forestación	Alumnos y docentes
27/03/2004	Páramo El Achotón	C. R. La Musuy	Postura de guaya	
02/04/2004	Mesa del Caballo	El Pedregal	Evaluación	
17/04/2004	La Playa en el Cerro Hoyo Negro	C. R. Misintá	Cercado	87 personas participaron
29/05/2004	Dos nacientes del sector "Los Chorros"	La Musuy, El Vergel, Moconoque, Misigüa, Aposentos	Cercado y forestación (28 plantas)	
26/06/2004	Los Padres	La Musuy	Resguardo y cuidado	
10/07/2004	Hoyo de La Sierra	C. R. Mucuchache, El Cambote, San Rafael	Evaluación	
13-14/08/2004	Micarí, Páramo El Achotón	C. R. Aposentos	Resguardo y cuidado	
06/11/2004	La Playa en el Cerro Hoyo Negro	Misintá	Se terminó de cercar	78 personas participaron
20/11/2004	Naciente que surte agua de consumo	El Pedregal	Resguardo y cuidado (comienzo)	
27/11/2004		Las Mazorcas	Resguardo y cuidado (comienzo)	
11/12/2004	Pantano Pequeño	Mocao	Resguardo y cuidado	
23/01/2005		Las Cuevas y Los Verdes	Resguardo y cuidado	Dueño Sr. Javier Rangel

Anexo 1. Continuación.....

Fecha	Naciente	Comunidad	Actividad	Observaciones
29/01/2005	Laguna del Cheche	Mocao	Resguardo y cuidado	
20/02/2005	Pantano del Achotico	Mocao	Evaluación	
06/03/2005		La Toma	Jornada de inspección de nacientes resguardadas y protegidas	
16/04/2005	"Pantano Grande", Las Piñuelas	Gavidia	Resguardo y cuidado	
30/04/2005	Micarí	Aposento	Resguardo y cuidado	57 personas participaron
09/05/2005	Puerto Nuevo	Asomada	Resguardo y cuidado	
14/05/2005	"Pantano Grande", Las Piñuelas	Gavidia	Se terminó de cercar y forestación	73 agricultores, 2 Ha
02/06/2005	Puerto Nuevo	Asomada	Forestación	Alumnos y maestros de Esc. Puerto Nuevo Asomada
11/06/2005	"Pantano Grande", Las Piñuelas	Gavidia y Mocao	Se terminó de cercar	
20/08/2005	Los Padres	La Musuy, La Cañada	Forestación (170 plantas)	47 agricultores participaron
01/10/2005	Segundo Llano de Mifafi	Mifafi	Forestación (270 plantas)	178 personas participaron
15/10/2005	Pantano Ciego	Mocao	Bautizo con el nombre de "Laguna del Amor y la Esperanza"	
29/10/2005	La Cañada	Misintá, Finca Los Pantanos	Resguardo y cuidado	10 km, Sr. Asunción Pino

Anexo 2. Taxonómica de las especies vegetales determinadas en los humedales de las microcuencas de Mixteque y Gavidia. Cuenca alta del río Chama.

División	Orden	Familia	Especie	Abrev.	FV
Bryophyta			6 diferentes formas	Musg	
Hepaticophyta	Marchantiales	Marchantiaceae	<i>Marchantia sp</i>	Marsp	
Lycophyta	Lycopodiales	Lycopodiaceae	<i>Lycopodium venezuelanum</i>	Lycven	
		Huperziaceae	<i>Huperzia sp</i>	Hupsp	
Pterophyta	Filicales	Pteridaceae	<i>Jamesonia imbricata</i>	Jamimb	
Liliophyta	Liliales	Iridaceae	<i>Orthosanthus sp</i>	Ortsp	G
			<i>Sisyrinchium sp</i>	Sissp	G
	Juncales	Juncaceae	<i>Juncus breviculmis</i>	Junbre	G
			<i>Juncus microcephalus</i>	Junmic	G
			<i>Juncus sp1, sp2, sp3</i>	Junsp	G
	Cyperales	Cyperaceae	<i>Carex albolutescens</i>	Caralb	G
			<i>Carex amicta</i>	Carami	G
			<i>Carex sp</i>	Carsp	G
			<i>Cyperus sp</i>	Cyper	G
			<i>Eleocharis acicularis</i>	Eliaci	G
			<i>Cyperaceas sp1, sp3, sp4, sp5</i>	Cypsp	G
	Poales	Poaceae	<i>Aciachne pulvinata</i>	Acipul	C
			<i>Agrostis toluensis</i>	Agrtol	G
			<i>Agrostis trichodes</i>	Agrtri	G
			<i>Calamagrostis sp</i>	Calsp	G
			<i>Muehlenbergia erectifolia</i>	Mueere	G
			<i>Vulpia myurus</i>	Vulmyu	G
		<i>Poaceae sp1, sp2, sp3, sp4, sp5</i>	Poasp	G	
Orchidales	Orchidaceae	<i>Myrosmodes paludosa</i>	Myrpal	H	
Magnoliophyta	Piperales	Piperaceae	<i>Peperomia peruviana</i>	Pepper	H
	Rosales	Rosaceae	<i>Acaena cylindrostachya</i>	Acacyl	Ac
			<i>Acaena elongata</i>	Acaelo	Ar
			<i>Lachemilla moritziana</i>	Lacmor	H
			<i>Lachemilla orbiculata</i>	Lacorb	H
			<i>Lachemilla sp</i>	Lacsp	H
	Ranunculales	Ranunculaceae	<i>Ranunculus flagelliformis</i>	Ranfla	H
	Fabales	Fabaceae	<i>Trifolium repens</i>	Trirep	H
	Myrtales	Onagraceae	<i>Epilobium denticulatum</i>	Epiden	H
			<i>Oenothera epilobifolia</i>	Oenepi	H
	Caryophyllales	Portulacaceae	<i>Calandrinia ciliata</i>	Calcil	H
		Caryophyllaceae	<i>Drymaria paramorum</i>	Drypar	H
	Polygonales	Polygonaceae	<i>Rumex acetosella</i>	Rumace	H
	Theales	Clusiaceae	<i>Hypericum breviculmis</i>	Hypbre	Ar
			<i>Hypericum juniperinum</i>	Hypjun	Ar
			<i>Hypericum laricifolium</i>	Hyplar	Ar
Capparales	Brassicaceae	<i>Cardamine bonariense</i>	Carbon	H	
Malvales	Malvaceae	<i>Acaulimalva acaulis</i>	Acaaca	Ac	
Gentianales	Gentianaceae	<i>Gentiana sedifolia</i>	Gensed	H	
		<i>Halenia viridis</i>	Halvir	H	

	Scrophulariales	Plantaginaceae	<i>Plantago rigida</i>	Plarig	C
	Campanulales	Campanulaceae	<i>Rhizocephalum candollei</i>	Rhican	H
	Ericales	Ericaceae	<i>Pernettya postrata</i>	Perpos	Ar
			<i>Vaccinium sp</i>	Vacsp	Ar
	Araliales	Apiaceae	<i>Azorella julianii</i>	Azozul	C
	Geraniales	Geraniaceae	<i>Erodium cicutarium</i>	Erocic	H
			<i>Geranium chamaense</i>	Gercha	H
			<i>Geranium multiceps</i>	Germul	H
		Oxalidaceae	<i>Oxalis spiralis</i>	Oxaspi	H
	Scrophulariales	Scrophulariaceae	<i>Bartsia laniflora</i>	Barlan	H
			<i>Mimulus glabratus</i>	Mimgla	H
	Dipsacales	Valerianaceae	<i>Valeriana parviflora</i>	Valpar	Ar
	Asterales	Asteraceae	<i>Baccharis tricuneata</i>	Bactri	Ar
			<i>Espeletia schultzii</i>	Epsch	R
			<i>Gamochaeta americana</i>	Gamame	H
			<i>Hypochaeris setosa</i>	Hypset	H
			<i>Lucilia longifolia</i>	Luclon	H
			<i>Lucilia meridensis</i>	Lucmer	H
			<i>Lucilia venezuelensis</i>	Lucven	H
			<i>Noticastrum sp</i>	Notsp	H
			<i>Noticastrum marginatum</i>	Notmar	H
			<i>Oritrophium limnophilum</i>	Orilim	Ac
			<i>Oritrophium parasense</i>	Oripar	Ac
			<i>Oritrophium venezuelense</i>	Oriven	Ac
			<i>Taraxacum officinale</i>	Taroff	H
	<i>Werneria pigmaea</i>	Werpig	H		

Forma de vida (FV): R, roseta gigante; Ar, arbusto; Ac, roseta acaule; H, herbácea (no graminiforme); G, graminiforme (herbácea); C, cojín (modificado de la clasificación propuesta por Hedberg (1964) para la flora afroalpina).

Anexo 3. Especies vegetales presentes en las microcuencas de Gavidia (Gav) y Mixteque (Mix).

Especie vegetal	Gav	Mix	Lachemilla orbiculata	Gav	Mix
<i>Acaena cylindrostachya</i>		X	<i>Juncus sp2</i>	X	X
<i>Acaena elongata</i>	X		<i>Juncus sp3</i>	X	
<i>Calandrinia ciliata</i>	X		<i>Lachemilla moritziana</i>	X	X
<i>Acaulimalva acaulis</i>		X	<i>Lachemilla orbiculata</i>		X
<i>Aciachne pulvinata</i>	X	X	<i>Lachemilla sp</i>	X	
<i>Agrostis tolucensis</i>	X	X	<i>Lucilia longifolia</i>		X
<i>Agrostis trichodes</i>		X	<i>Lucilia meridensis</i>	X	
<i>Azorella julianii</i>	X		<i>Lucilia venezuelensis</i>	X	
<i>Baccharis tricuneata</i>		X	<i>Lycopodium venezuelanum</i>	X	
<i>Bartsia laniflora</i>		X	<i>Marchantia sp</i>	X	X
<i>Calamagrostis sp</i>		X	<i>Mimulus glabratus</i>		X
<i>Carex albolutescens</i>	X	X	<i>Muehlenbergia erectifolia</i>	X	X
<i>Carex amicta</i>	X	X	<i>Myrosmodes paludosa</i>		X
<i>Carex sp</i>	X		<i>Noticatum marginatum</i>	X	X
<i>Cardomine bonariense</i>		X	<i>Noticastrum sp</i>	X	
<i>Cyperaceae sp1</i>		X	<i>Oenothera epilobifolia</i>		X
<i>Cyperaceae sp3</i>		X	<i>Oritrophium limnophilum</i>		X
<i>Cyperaceae sp4</i>		X	<i>Oritrophium paramense</i>		X
<i>Cyperaceae sp5</i>		X	<i>Oritrophium venezuelense</i>		X
<i>Cyperus sp</i>	X	X	<i>Orthosanthus sp</i>	X	X
<i>Drymaria paramorum</i>		X	<i>Oxalis spiralis</i>	X	
<i>Eliocharis acicularis</i>	X	X	<i>Peperomia peruviana</i>	X	
<i>Epilobium denticulatum</i>		X	<i>Pernettya postrata</i>		X
<i>Erodium cicutarium</i>	X		<i>Plantago rigida</i>	X	
<i>Espeletia schultzii</i>	X	X	<i>Poaceae sp1</i>	X	X
<i>Gamochoaeta americana</i>	X		<i>Poaceae sp2</i>	X	X
<i>Gentiana sedifolia</i>	X	X	<i>Poaceae sp3</i>	X	X
<i>Geranium chamaense</i>	X	X	<i>Poaceae sp4</i>	X	X
<i>Geranium multiceps</i>		X	<i>Poaceae sp5</i>		X
<i>Halenia viridis</i>	X	X	<i>Ranunculus flagelliformis</i>		X
<i>Huperzia sp</i>		X	<i>Rhizocephalum candollei</i>		X
<i>Hypericum breviculmis</i>	X		<i>Rumex acetosella</i>	X	X
<i>Hypericum juniperinum</i>	X	X	<i>Sisyrinchium sp</i>	X	X
<i>Hypericum laricifolium</i>		X	<i>Taraxacum officinale</i>	X	X
<i>Hypochaeris setosa</i>		X	<i>Trifolium repens</i>		X
<i>Jamesonia imbricada</i>	X	X	<i>Vaccinium sp</i>	X	
<i>Juncus breviculmis</i>	X		<i>Valeriana parviflora</i>		X
<i>Juncus microcephalus</i>	X		<i>Vulpia myurus</i>	X	
<i>Juncus sp1</i>	X	X	<i>Werneria pigmaea</i>	X	

Anexo 4. Porcentajes de Varianza acumulada y Varianza total de los ACL para: a) Microcuencas Mixteque y Gavidia, en presencia y ausencia de pastoreo, b) Microcuenca de Mixteque, en presencia y ausencia de pastoreo, y c) Microcuenca de Gavidia, en presencia y ausencia de pastoreo.

a)

Eje	Autovalor (λ)	Longitud del gradiente	% Varianza acumulada	Varianza total ("inercia")
1	0.720	4.238	11.2	6.439
2	0.592	4.330	20.4	
3	0.406	3.912	26.7	
4	0.199	3.234	29.8	

b)

Eje	Autovalor (λ)	Longitud del gradiente	% Varianza acumulada	Varianza total ("inercia")
1	0.798	4.614	17.4	4.590
2	0.398	3.235	26.0	
3	0.228	3.935	31.0	
4	0.076	2.394	32.7	

c)

Eje	Autovalor (λ)	Longitud del gradiente	% Varianza acumulada	Varianza total ("inercia")
1	0.645	4.029	16.0	4.038
2	0.444	3.796	27.0	
3	0.195	2.631	31.8	
4	0.151	2.167	35.5	