

ECOLOGÍA DE *Espeletia schultzii* WEDD (ASTERACEAE) EN EL VALLE FLUVIOGLACIAL DEL PÁRAMO DE MUCUBAJÍ, MÉRIDA, VENEZUELA

ECOLOGY OF *Espeletia schultzii* WEDD (ASTERACEAE) IN THE FLUVIOGLACIER VALLEY OF PÁRAMO MUCUBAJÍ, MÉRIDA, VENEZUELA

Mario R. Fariñas¹ y Maximina Monasterio¹

Resumen

Espeletia schultzii Wedd puede ser considerada como la especie más exitosa de los páramos merideños, donde presenta una amplia distribución altitudinal y latitudinal, además de una serie de adaptaciones fisiológicas y morfológicas características, tales como evadir el congelamiento, y soportar temperaturas inferiores a -10°C y el déficit hídrico matutino. En el presente trabajo se estudian sus relaciones ambientales y sociológicas, construyendo sus perfiles ecológicos con respecto a las variables edáficas más importantes y perfiles ecológicos de las demás especies con respecto a *E. schultzii*. Los resultados muestran que *E. schultzii* es más frecuente de lo esperado en las partes altas de las morrenas, y que es indiferente a la exposición, al porcentaje de arena, al porcentaje de grava en el horizonte superficial y a la profundidad del suelo. En cambio, es sensible a la capacidad de campo, al punto de marchitez permanente, a los cambios de pH y a los contenidos de fósforo, nitrógeno, carbono y bases cambiables. Las relaciones sociológicas de la especie con otras 42 mostraron la existencia de cuatro grupos de especies: en uno, hay seis que son más frecuentes de lo esperado y en él la cobertura de *E. schultzii* es superior a 30%; en otro, hay 11 que son más frecuentes de lo esperado, y en él la cobertura de *E. schultzii* está entre 1% y 30%; en otro, hay cinco que son más frecuentes cuando *E. schultzii* está ausente; y en el restante hay 20 especies, indiferentes a la cobertura de *E. schultzii*. Se concluye que *E. schultzii* se distribuye de acuerdo con las condiciones hídricas locales, y que puede ser utilizada como indicador de la presencia de varias especies.

Palabras claves: *Espeletia*, páramo, perfiles ecológicos, comportamiento, hábitat

Abstract

Espeletia schultzii Wedd can be considered the most successful species of the paramo zone in Mérida, Venezuela, where it presents a wide altitudinal and latitudinal distribution as well as a series of typical physiological and morphological adaptations such as how it avoids freezing and endures both temperatures below -10°C and morning water deficits. In the present work, we study the environmental and sociological relations of *E. schultzii* constructing its ecological profiles with respect to the most important edaphic variables, and the ecological profiles of the rest of the species with respect to *E. schultzii*. The results suggest that *E. schultzii* occurs more frequently than expected in the highest parts of the moraines; it is indifferent to the solar exposure as well as to the content of sand and gravel on the upper and deep soil layers. In contrast, this species responds to the soil field capacity up to the extent of permanent wilting point, to changes in pH and phosphorus, nitrogen and carbon contents, and the exchangeable basis. The sociological relations of this species to 42 others show the existence of four groups: one group of six species, which occur more frequently than expected where the cover of *E. schultzii* is higher than 30%; another group composed of 11 species, which occur more frequently than expected where the cover of *E. schultzii* is between 1% and 30%; a third group made up of five species which occur more frequently when *E. schultzii* is not present, and a fourth group composed of the remaining 20 species which are indifferent to the presence of *E. schultzii*. According to the results obtained, we can say that the distribution of *E. schultzii* depends on the local water conditions and that it can be used as an indicator of the presence of several other species.

Key words: *Espeletia*, páramo, ecological profiles, behavior, habitat

Recibido: noviembre de 1997; aprobado para publicación: febrero de 1998

¹ Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales, C.I.E.L.A.T., Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida. ZP 5101, Venezuela. E-mail: mfarinas@ciens.ula.ve

INTRODUCCIÓN

Espeletia schultzii Wedd puede ser considerada como la especie más exitosa de los páramos de la cordillera de Mérida, donde posee una amplia distribución altitudinal y latitudinal, y tiene adaptaciones morfológicas y fisiológicas que la hacen especialmente adecuada al ambiente extremo de la Alta Montaña Tropical, región que presenta dos rasgos climáticos que, en conjunto, son característicos: la isoterma anual, típicamente tropical, y la microtermia, que le es conferida por la altitud. En efecto, las regiones altas de los trópicos son las únicas en las cuales predominan las bajas temperaturas (Sarmiento, 1986), en especial en grandes altitudes, donde las oscilaciones térmicas diarias se hacen más importantes y las heladas nocturnas son más frecuentes, característica que Hedberg (1964) resaltó como un clima en el que "es invierno cada noche y verano cada día", y que Monasterio (1980a) y Monasterio y Sarmiento (1991) definieron como "el trópico húmedo frío". *E. schultzii* es una caulirósula policárpica, forma de crecimiento que, de acuerdo con Cuatrecasas (1986), es la más exitosa dentro del piso de páramo. Presenta una capa de hojas marscescentes que recubren su tallo (Monasterio, 1980b; Goldstein y Meinzer, 1983) y lo aíslan de las bajas temperaturas del invierno cotidiano. La roseta tiene una forma parabólica que le permite captar una cantidad mayor de energía y mejorar su tasa fotosintética y su balance térmico (Meinzer *et al.*, 1985; Goldstein *et al.*, 1989). La distribución de las hojas en la roseta protege la yema apical y las hojas más jóvenes de las bajas temperaturas (Rada *et al.*, 1985), protección que

aumenta debido a los movimientos nictinásticos (Smith, 1974). Las hojas son densamente pubescentes (Baruch, 1979), lo cual, junto a la forma parabólica, contribuye a formar una capa limitante permanente que disminuye tanto la transpiración como la transmisión de CO₂ (Meinzer y Goldstein, 1985). Esta especie evita el congelamiento por superenfriamiento y puede soportar temperaturas inferiores a -10 °C (Goldstein y Meinzer, 1983; Goldstein *et al.*, 1985; Meinzer *et al.*, 1985; Meinzer y Goldstein, 1985; Rada *et al.*, 1985, 1987; Squeo *et al.*, 1991). Su tallo posee una médula que actúa como reservorio de agua en las primeras horas de la mañana (Goldstein *et al.*, 1984 y 1985), y la pubescencia de las hojas aumenta con la altitud (Baruch, 1979), lo mismo que el volumen de la médula (Rada *et al.*, 1987), mientras que su punto de superenfriamiento disminuye con la altitud (Rada *et al.*, 1987).

En el presente trabajo se analizan algunos aspectos de la ecología de *E. schultzii* en el valle fluvio-glacial del páramo de Mucubají, con miras a caracterizar su comportamiento ecológico. El análisis se realizó a través del estudio de sus relaciones ambientales y sociológicas mediante el método de los Perfiles Ecológicos (Gounot, 1969; Guillerm, 1971; Dagét y Godron, 1982; Fariñas, 1985 y 1987).

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio

El páramo de Mucubají se encuentra en la Sierra de Santo Domingo, en la cordillera de Mérida, a partir de 3.500 msnm, a 8° 47' de latitud norte y 70° 48' de longitud oeste (fig. 1). El valle está constituido por

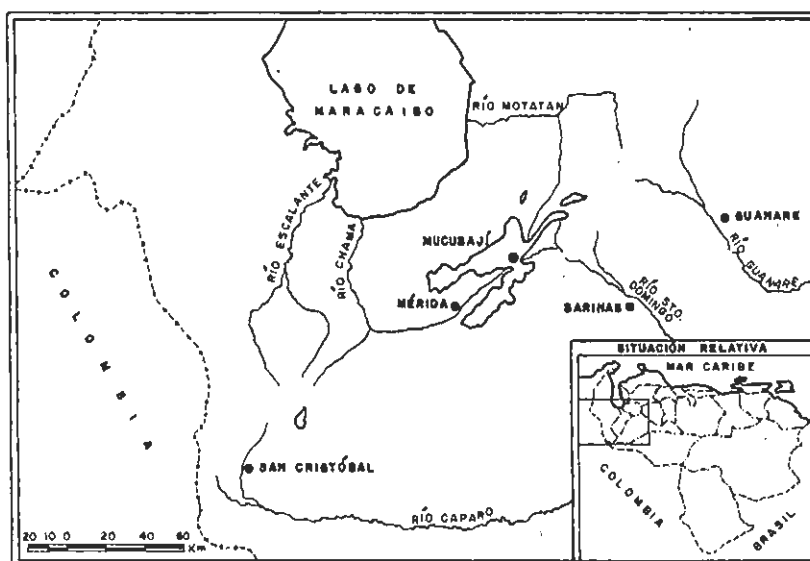


Figura 1: Localización del páramo de Mucubají en Mérida, Venezuela

dos morrenas laterales y cuatro morrenas de retroceso que fueron depositadas durante la glaciación Mérida, última glaciación andina (Schubert, 1972 y 1980). Los suelos del páramo de Mucubají son jóvenes, entre extremada a fuertemente ácidos, de texturas medias, y tienen valores elevados y muy elevados de materia orgánica, de nitrógeno total y de capacidad de intercambio catiónico, pero valores bajos y muy bajos de fósforo soluble, calcio, magnesio, potasio y sodio y de porcentaje de saturación de bases cambiables (Fariñas y Monasterio, 1980). El clima de Mucubají se caracteriza por una temperatura media de 5,4 °C y una precipitación media anual de 968,8 mm, con una estación seca de tres meses (entre diciembre y marzo) durante la cual las heladas son un evento frecuente (Azócar y Monasterio, 1980a). Estas autoras dicen que las mayores variaciones de temperatura diaria ocurren cerca del suelo, y que la exposición al sol y la insolación son determinantes en los valores de la temperatura; ellas muestran que la ladera interna de la morrena derecha, la cual está expuesta al noroeste, es la que tiene la temperatura media más baja (3,2 °C), mientras que la ladera interna de la morrena izquierda, que está expuesta al sudeste, es la de temperatura media más alta (6,1 °C); igualmente dicen estas autoras que en un período de un año registraron, a 10 cm del suelo, 230 heladas en la morrena derecha contra 115 en la morrena izquierda (Azócar y Monasterio, 1980b). El valle de Mucubají está cubierto, principalmente, por la formación vegetal Páramo Andino, constituida por rosetas de *E. schultzii*, arbustos de *Hypericum laricifolium*, gramíneas como *Calamagrostis effusa* y *Lorenzochloa erectifolia*, y otros arbustos, y ocupa las morrenas y sitios elevados y bien drenados del fondo del valle (Fariñas y Monasterio, 1980).

Toma de datos

Se realizaron 50 censos florísticos en unidades muestrales rectangulares de 10 m², dispuestas aleatoriamente. En cada una se anotaron características ambientales como la posición topográfica, la pendiente y la exposición al sol, y se tomó una muestra de suelo de los primeros 10 cm, para realizar análisis de rutina en el Laboratorio de Suelos del Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales de la Universidad de los Andes.

Tratamiento de los datos

El método de los Perfiles Ecológicos consiste en comparar las frecuencias relativas de una especie, en cada uno de los subconjuntos de unidades muestrales en los cuales un factor presente un determinado estado, con la frecuencia relativa

esperada bajo la hipótesis nula de la independencia entre la especie y el factor. Estadísticamente el método consiste en comparar la igualdad de varias proporciones, mediante una tabla de contingencia de dos por el número de estados que tome el factor (Orloci, 1978; Ezcurra y Montaña, 1984; Fariñas, 1987), realizando la prueba G o del Logaritmo de la Máxima Verosimilitud (Sokal y Rohlf, 1981). En el método original (Gounot, 1969; Guillerm, 1971; Dagét y Godron, 1982) se calculaba la cantidad de "Información mutua especie-factor", pero el valor obtenido no poseía significación estadística, por lo que Ezcurra y Montaña (1984) y Fariñas (1985, 1987) modificaron el método para calcular lo que puede llamarse "Información recíproca especie-factor", que es igual al doble del contenido de información de una tabla de contingencia, la cual se distribuye como un χ^2 , y como tal puede descomponerse. Si una especie es indiferente a un factor, su frecuencia relativa será la misma en cada estado del factor (la tabla de contingencia será homogénea) y sus frecuencias corregidas serán cercanas a 1 (valor esperado); si por el contrario la especie es sensible a, por lo menos, uno de los estados del factor, la tabla será heterogénea, y su frecuencia relativa será estadísticamente diferente de la "Frecuencia Relativa Esperada" (ésta resulta de dividir el "Número Total de Presencias" entre el "Número Total de Censos").

La tabla 1 presenta un ejemplo de Perfiles Ecológicos con respecto al porcentaje de grava gruesa en profundidad. El análisis ambiental se realizó construyendo los perfiles ecológicos de *E. schultzii*

Tabla 1. Ejemplo de perfiles ecológicos en 50 censos florísticos

	Grava gruesa a 30 cm de profundidad			
	<1%	1%-50%	50%-90%	Total
Perfil de presencias	5	10	18	33
Perfil de ausencias	11	3	3	17
Perfil de censos	16	13	21	50
Perfil de frec. relativas	0,31	0,77	0,86	0,66 (1)
Perfil de frec. corregidas	0,47	1,17	1,30	
Doble de la información	8,01	0,74	4,21	12,96 (2)
Ji-cuadrado	3,84	3,84	3,84	5,99 (3)
Respuesta de la especie	-	0	+	(4)

1	0,66: Frecuencia Relativa Esperada: FRE = 33/50
2	Contenido de información de cada estado y de la tabla; solamente el segundo es inferior al valor de χ^2
3	Valores de χ^2 con los cuales se compara
4	- La especie es menos frecuente de lo esperado en lugares con contenidos muy bajos de grava gruesa, es decir, la respuesta es negativa (0,31<0,66)
0	La especie es indiferente a lugares con contenidos intermedios, puede o no estar presente y su frecuencia observada no es diferente de la esperada
+	La especie es más frecuente de lo esperado en lugares con contenidos altos de grava gruesa (0,86>0,66)

con respecto a las variables ambientales, mientras que el análisis sociológico se realizó dividiendo la cobertura de la especie en tres estados, a saber: cobertura nula (0%), cobertura baja (1%-30%) y cobertura media (>30%), y construyendo perfiles ecológicos de las otras 42 especies presentes respecto a *E. schultzei* (Fariñas, 1985 y 1987).

RESULTADOS

Las relaciones de la especie con los factores físicos del suelo se muestran en la tabla 2, y las relaciones con los factores químicos se muestran en la tabla 3. En ellas se ve que la especie es sensible a la altura relativa al fondo del valle, a la pendiente, a la grava gruesa a 30 cm de profundidad, al pH superficial, a

la capacidad de campo, al punto de marchitez permanente, a los contenidos de fósforo soluble, nitrógeno total, magnesio, sodio, potasio, calcio, carbono orgánico, al porcentaje de saturación de bases cambiables y a la relación carbono/nitrógeno. En cambio, es indiferente a la exposición, al porcentaje de arena, a la profundidad del perfil, a la grava gruesa en superficie y a la capacidad de intercambio catiónico.

Las relaciones sociológicas de *E. schultzei* se muestran en la tabla 4. Tales relaciones muestran que de las 42 especies analizadas, cinco son más frecuentes de lo esperado cuando la especie está ausente, once son más frecuentes de lo esperado

Tabla 2. Relaciones de *E. schultzei* con los factores físicos del suelo

altura relativa al río				
	0%-5%	5%-50%	50%-100%	
Frecuencia relativa	0,35	0,86	1,00	
Respuesta	-	0	+	
exposición				
	NE	SO	otras	
Frecuencia relativa	0,75	0,57	0,63	
Respuesta	0	0	0	
pendiente				
	<5%	5%-40%	>40%	
Frecuencia relativa	0,35	0,78	0,90	
Respuesta	-	0	0	
porcentaje de arena				
	<40%	40%-50%	>50%	
Frecuencia relativa	0,79	0,79	0,64	
Respuesta	0	0	0	
profundidad del perfil				
	<30 cm	30 - 50 cm	>50 cm	
Frecuencia relativa	0,71	0,76	0,47	
Respuesta	0	0	0	
porcentaje de grava gruesa en superficie				
	<1%	1%-10%	>10%	
Frecuencia relativa	0,52	0,89	0,79	
Respuesta	0	0	0	
porcentaje de grava gruesa (30 a 40 cm)				
	<30%	30%-50%	>50%	
Frecuencia relativa	0,31	0,77	0,86	
Respuesta	-	0	+	
ph en agua				
	4,0-4,5	4,5-5,0	5,0-6,0	
Frecuencia relativa	0,65	1,00	0,31	
Respuesta	0	+	-	
capacidad de campo				
	<30%	30%-40%	40%-50%	>50%
Frecuencia relativa	0,69	0,88	0,80	0,10
Respuesta	0	+	0	-
punto de marchitez permanente				
	<20%	20%-30%	30%-40%	>40%
Frecuencia relativa	0,64	0,94	0,80	0,15
Respuesta	0	+	0	-

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

Tabla 3. Relaciones de *E. schultzei* con los factores químicos del suelo

porcentaje de nitrógeno total				
	0%-0,5%	0,5%-1,0%	<1,0%	
Frecuencia relativa	0,72	0,86	0,10	
Respuesta	0	+	-	
capacidad de intercambio catiónico (meq/100g)				
	<16	16-25	>25	
Frecuencia relativa	0,69	0,83	0,47	
Respuesta	0	0	0	
porcentaje de saturación de bases cambiables				
	<5%	5%-20%	20%-50%	
Frecuencia relativa	0,86	0,00	6,69	
Respuesta	+	0	-	
magnesio (meq/100g)				
	<0,2	0,2-0,6	>0,6	
Frecuencia relativa	0,86	0,70	0,38	
Respuesta	0	0	-	
sodio (meq/100g)				
	<0,06	0,06-0,09	>0,09	
Frecuencia relativa	0,71	0,86	0,25	
Respuesta	0	+	-	
potasio (meq/100g)				
	<0,20	0,20-0,40	>0,40	
Frecuencia relativa	0,57	0,90	0,44	
Respuesta	0	+	-	
relación carbono/nitrógeno				
	<15	15-17	>17	
Frecuencia relativa	0,35	0,82	0,81	
Respuesta	-	0	0	
calcio (meq/100g)				
	<0,3	0,3-1,0	1,0-3,0	>3,0
Frecuencia relativa	0,84	0,82	0,50	0,45
Respuesta	0	0	0	-
porcentaje de carbono orgánico				
	<7%	7%-9%	9%-10%	>10%
Frecuencia relativa	0,57	0,70	0,92	0,52
Respuesta	0	0	+	0
fósforo soluble (ppm)				
	<0,3	3,0-6,0	6,0-12,0	>12,0
Frecuencia relativa	0,78	0,75	0,70	0,22
Respuesta	0	0	0	-

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

Tabla 4. Relaciones sociológicas de *E. schultzi*

<p>Especies más frecuentes de lo esperado cuando la cobertura de <i>E. schultzi</i> es superior a 30%</p>	<p><i>Hypericum brathys</i> S.M. <i>Cyperus</i> sp. <i>Carex acutata</i> Boott.</p>
<p><i>Hypericum laricifolium</i> Juess. <i>Geranium chamaense</i> Pitt. <i>Aciachne pulvinata</i> Benth. <i>Lorenzochloa erectifolia</i> (SW) J.R. <i>Rumex acetosella</i> L. <i>Arenaria venezuelana</i> Briq.</p>	<p>Especies indiferentes a la cobertura de <i>E. schultzi</i></p>
<p>Especies más frecuentes de lo esperado cuando la cobertura de <i>E. schultzi</i> está entre 1% y 30%</p>	<p><i>Hypochoeris selosus</i> Russ. <i>Bidens humilis</i> H.B.K. <i>Stachys venezuelana</i> Briq. <i>Relbunium hypocarpium</i> Hesml. <i>Halenia viridis</i> Gilg. <i>Carex amicta</i> Boott. <i>Acaena elongata</i> L. <i>Bromus pitensis</i> H.B.K. <i>Azorella julianii</i> Math. <i>Sisyrinchium micranthum</i> Cav. <i>Aster emarginatus</i> H.B.K. <i>Lachemilla aphanoides</i> L. <i>Wernoria pygmaea</i> Gill. <i>Lucilia radians</i> Cuatr. <i>Rhizocophalum candollei</i> Wedd. <i>Carex bomplandii</i> Kunth. <i>Carex abolutescens</i> Schaw. <i>Agrostis venezuelana</i> Briq. <i>Trisetum irazuense</i> Hitch. <i>Hinterhubera lanuginosa</i> Cuatr. et A. <i>Piptochaetium</i> sp.</p>
<p><i>Hesperomeles pernatyoides</i> Wedd. <i>Pernettya elliptica</i> DC. <i>Poa trachyphylla</i> Pilg. <i>Castilleja fissifolia</i> L. F. <i>Luzula racemosa</i> Desv. <i>Hieratium venezuelense</i> A.T. <i>Calamagrostis effusa</i> Steud. <i>Acaena cylindrostachya</i> R. et P. <i>Sisyrinchium bogotense</i> H.B.K. <i>Gnaphalium paramorum</i> Bl. <i>Paepelanthus karstenii</i> Ruhl.</p>	
<p>Especies más frecuentes cuando <i>E. schultzi</i> está ausente</p> <p><i>Agrostis trichodes</i> R. et S. <i>Gnaphalium antenaroides</i> DC</p>	

cuando la especie presenta una cobertura baja (1%-30%) y seis son más frecuentes de lo esperado cuando su cobertura es mediana (>30%). Las 20 especies restantes son indiferentes a la cobertura de *E. schultzi*.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Relaciones ambientales

La frecuencia de *E. schultzi* en el valle de Mucubají está asociada positivamente a las partes altas de las morrenas y negativamente a las bajas, donde están las menores pendientes, lo que la relaciona con el drenaje, aunque es indiferente a factores del drenaje interno como el porcentaje de arena y el porcentaje de grava gruesa superficial; sin embargo, se asocia positivamente a lugares con alto porcentaje de grava gruesa en el subsuelo. Estas asociaciones con la estructura física del suelo sugieren que la presencia de la especie es favorecida por sitios bien drenados: partes altas de las morrenas, sitios que, además, son los menos fríos del valle; y podría pensarse que la especie es favorecida también por las temperaturas menos extremas, ya que no sería afectada por las bajas temperaturas nocturnas registradas en el fondo del valle (Azócar y Monasterio, 1980b). Sin embargo, se sabe que la especie, por lo menos en sus estados adulto y juvenil, soporta temperaturas extremadamente bajas sin sufrir daño por congelación

(Goldstein *et al.*, 1985; Meinzer *et al.*, 1985; Rada *et al.*, 1985 y 1987; Squeo *et al.*, 1991), lo que permite descartar el efecto de las bajas temperaturas como causa principal de la menor frecuencia de la especie en el fondo del valle. Lo anterior, unido a su indiferencia a la exposición a los rayos solares, refuerza la idea de la independencia a la temperatura. Por otra parte, en los sitios altos y bien drenados ocurre un déficit hídrico matutino que podría afectar la especie; pero ésta, sin embargo, es más frecuente de lo esperado en esos sitios, lo que tal vez se explica por la presencia del reservorio de agua en la médula (Goldstein *et al.*, 1984 y 1985; Goldstein y Meinzer, 1983), que la haría prácticamente independiente del agua del suelo en ese período. De tal manera que si el déficit hídrico matutino (que sería muy acentuado en el fondo del valle dadas las bajas temperaturas que se alcanzan) no parece afectar la especie, y las temperaturas bajas tampoco, se debe pensar en las condiciones hídricas del fondo del valle como las que causan la menor frecuencia de la especie, es decir, un exceso de humedad temporal o permanente. En efecto, se observa que la especie está asociada negativamente a los sitios con mayores valores de punto de marchitez permanente, de capacidad de campo, de pH, de fósforo soluble, de nitrógeno total, de calcio, magnesio, sodio, potasio, de porcentaje de saturación de bases y de valores bajos de la relación carbono/nitrógeno, lo que corresponde, precisamente, a los sitios más húmedos del valle.

Sin embargo, hay individuos de *E. schultzii* en el fondo del valle, en cantidades importantes, pero están en sitios bien drenados como terrazas, morrenas de retroceso y depósitos de material glacial que se encuentran elevados por encima del nivel general del fondo del valle.

Relaciones sociológicas

De las 42 especies analizadas, 22 (52%) presentaron asociación estadística con *E. schultzii*, lo que corrobora la idea de la importancia de la especie. Las especies asociadas a la mayor cobertura de *E. schultzii* poseerían sus mismos requerimientos ecológicos, por lo que se podría pensar que se trata de especies que compiten con aquélla; sin embargo, es interesante que sean más frecuentes de lo esperado en los lugares donde *E. schultzii* alcanza su mayor cobertura, lo que sugiere que no serían interferidas por la presencia ni por la mayor cobertura de *E. schultzii*. De estas especies, *H. laricifolium* es un arbusto, muy importante en la formación Páramo Andino (que incluso puede llegar a ser dominante localmente), mientras que *L. erectifolia* es un graminoide (que también puede llegar a ser dominante localmente). Las especies asociadas a la cobertura baja de *E. schultzii*, al igual que las anteriores, tendrían sus mismos requerimientos ecológicos pero, contrariamente a aquéllas, sí estarían compitiendo con ella; por esa razón su frecuencia es mayor en valores intermedios de cobertura de *E. schultzii*. Resulta muy interesante que de estas once especies solamente *Hesperomeles pernettyoides* sea un arbusto que puede alcanzar alturas hasta de 1 m, y que las otras sean especies de tamaño pequeño que difícilmente alcanzan la mitad de la altura de *E. schultzii*, lo que ayudaría a explicar el porqué de la interferencia. El tercer grupo de especies posee evidentemente requerimientos ecológicos opuestos a los de *E. schultzii*: son especies asociadas a lugares de humedad temporal y permanente, en especial *Hypericum brathys* y *Carex acutata*, por lo que no debería existir ningún tipo de interferencia entre ellas y la especie de referencia.

En conclusión, se puede decir que en el valle de Mucubají *E. schultzii* es una especie asociada a lugares altos y bien drenados, porque no tolera lugares húmedos, como lo muestra su oposición a las especies del tercer grupo y su asociación negativa con sitios bajos y planos. Esta especie aparece asociada a los sitios más pobres en nutrientes donde, además, se produce un déficit hídrico matutino, sitios que aparentemente son menos favorables, y que

corresponden a las laderas altas y muy pendientes, las cuales son predominantes en la cordillera de Mérida, lo que explicaría el éxito de *E. schultzii* en estos ambientes. A esto se puede agregar que, de acuerdo con Cuatrecasas (1986), *E. schultzii* tendría una gran vitalidad y gran capacidad para acomodarse a condiciones muy inferiores a su ambiente óptimo, ya que su evolución debió de hacerse en un ambiente cambiante como consecuencia de los períodos glaciares e interglaciares, lo que, sin duda, le confirió gran plasticidad y muy buena adaptación al ambiente. Por otra parte, se puede concluir que la especie puede usarse eficientemente como indicadora de ciertas condiciones ambientales, así como de la presencia de algunas especies.

REFERENCIAS

- Azócar, A. y M. Monasterio.** 1980a. Caracterización ecológica del clima en el páramo de Mucubají. En: Monasterio, M., ed. *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, pp 207-223.
- Azócar, A. y M. Monasterio.** 1980b. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el páramo de Mucubají. En: Monasterio, M., ed. *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, pp 225-262.
- Baruch, Z.** 1979. Elevational differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), a giant rosette plant of the Venezuelan páramos. *Ecology* 60:85-98.
- Cuatrecasas, J.** 1986. Speciation and radiation of the *Espeletinae* in the Andes. En: Villeumieur, F. y M. Monasterio, eds. *High altitude biogeography*. Oxford University Press, pp 267-303.
- Dagét, Ph. & M. Godron.** 1982. *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés*. Masson, Paris, 163 p.
- Ezcurra, E. & C. Montaña.** 1984. On the measurement of association between plant species and environmental variables. *Oecol. Generalis* 5:21-33.
- Fariñas, M. R.** 1985. Análisis de la asociación entre especies usando perfiles ecológicos. *Acta Cient. Venezol.* 35:47. Suplemento N° 1.
- Fariñas, M. R.** 1987. Études sur la structure de la végétation des páramos des hautes Andes tropicales du Venezuela. Tesis de Estado en Ciencias. Universidad de Montpellier. Francia.

- Fariñas, M. R. y M. Monasterio.** 1980. La vegetación del páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. *En: Monasterio, M., ed. Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos.* Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, pp 263-297.
- Goldstein, G., F. Rada, M. Canales & O. Zabala.** 1989. Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *Oecol. Plant.* 10:355-370.
- Goldstein, G. & F. Meinzer.** 1983. Influence of insulating dead leaves and low temperature on water balance in an andean giant rosette species. *Plant Cell Environ.* 6:649-656.
- Goldstein, G., F. Meinzer & M. Monasterio.** 1984. The role of capacitance in the water balance of an andean giant rosette. *Plant Cell Environ.* 7:179-186.
- Goldstein, G., F. Rada & A. Azócar.** 1985. Cold hardiness and supercooling along an altitudinal gradient in andean giant rosette species. *Oecologia* 68:147-152.
- Gounot, M.** 1969. *Méthodes d'étude quantitative de la végétation.* Masson, Paris, 314 p.
- Guillerm, J. L.** 1971. Calcul de l'information fournie par un profil écologique et valeur indicatrice des espèces. *Oecol. Plant.* 6:209-225.
- Hedberg, O.** 1964. Features of afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeografica Suecica* 49:1-114.
- Meinzer, M. & G. Goldstein.** 1985. Some consequences of leaf pubescence in the andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Ecology* 66:512-520.
- Meinzer, F., G. Goldstein & R. Rundel.** 1985. Morphological changes along an altitudinal gradient and their consequences for an andean giant rosette plant. *Oecologia* 65:278-283.
- Monasterio, M.** 1980a. Los páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidades con otras regiones andinas. *En: Monasterio, M., ed. Estudios Ecológicos en los Paramos Andinos.* Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, pp 16-27.
- Monasterio, M.** 1980b. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. *En: Monasterio, M., ed. Estudios Ecológicos en los Paramos Andinos.* Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, pp 93-153.
- Monasterio, M. & L. Sarmiento.** 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold andean tropics. *Trends Ecol. Evol.* 9:387-391.
- Orloci, L.** 1978. *Multivariate analysis in vegetation research.* 2ª ed. Dr Junk. The Hague. 451 p.
- Rada, F., G. Goldstein, A. Azócar & F. Meinzer** 1985. Freezing avoidance in andean giant rosette plants. *Plant Cell Environ.* 8:501-507.
- Rada, F., G. Goldstein, A. Azócar & A. Torres.** 1987. Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzei*, a caulescent giant rosette species. *J. Exp. Bot.* 188:491-497.
- Sarmiento, G.** 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. *En: Villeumieur, F. & M. Monasterio, eds. High Altitude Biogeography.* Oxford University Press, pp 11-48.
- Schubert, C.** 1972. Cronología glacial tardía y evidencias neotectónicas en los Andes venezolanos nororientales. *Acta Cient. Venezol.* 23:89-94.
- Schubert, C.** 1980. Aspectos geológicos de los andes venezolanos: Historia, breve síntesis, el cuaternario y bibliografía. *En: Monasterio, M., ed. Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos.* Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, pp 29-46.
- Smith, A.** 1974. Bud temperature in relation to nyctinastic leaf movement in an andean rosette plant. *Biotropica* 6:263-266.
- Sokal, R. & F. Rohlf.** 1981. *Biometry.* 2ª ed. Freeman, San Francisco, 859 p.
- Squeo, S. F., F. Rada, A. Azócar & G. Goldstein.** 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical andean plants: Is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia* 86:378-382.