

PEREZ - ARBELAEZIA

Volumen II Nos. 6-7 Enero-Junio 1988



JARDIN BOTANICO DE BOGOTA
"JOSE CELESTINO MUTIS"

JARDIN BOTANICO DE BOGOTA

"JOSE CELESTINO MUTIS"

JUNTA DIRECTIVA

Sven Zethelius Peñalosa
Germán Botero de los Ríos
Joaquín Caicedo Salazar

Patricio Samper Gnecco
Rafael García Espinosa

ALCALDE MAYOR

Andrés Pastrana Arango

SECRETARIO DE OBRAS, D.E.

Guillermo Villate S.

DIRECCION

Teresa Arango Bueno

Registrado en el Ministerio de Gobierno
el 7-V-1986. Res. No. 001440

Tarifa Postal Reducida
Permiso No. 594 de 1986
Administración Postal Nacional

JARDIN BOTANICO

Carrera 66A No. 56-84
Teléfonos 2313965 — 2400483
A.A. 59887 — Bogotá, Colombia

JARDÍN BOTÁNICO DE BOGOTÁ "JOSE CESTINO MUTIS"

COMITÉ DIRECTIVO

Presidente: Rafael García
Vicepresidente: Rafael García

Secretario: Germán Botero de los Ríos
Tesorero: Joaquín Cárdenas

ALCALDE MAYOR

Andrés Bello

SECRETARÍO DE OBRAS, D.E.

Gustavo Villate

DIRECCIÓN

Francisco Bello

Registrado en el Ministerio de Gobierno
El 17 de 1988, No. 001440

Fecha Postal: 1988
Período: 1.º de 1988
Administración Postal Nacional

La reproducción total o parcial de un artículo debe citar la fuente.

Corresponde a los autores la total responsabilidad de las ideas, tesis y conceptos emitidos en sus respectivos artículos.

Los editores se reservan el derecho de aceptar o de rechazar los trabajos.

CARATULA

Emblema del Jardín Botánico de Bogotá. *Mutisia Clematis* L.

JARDIN BOTANICO DE BOGOTA
"JOSE CELESTINO MUTIS"

PEREZ - ARBELAEZIA

Bogotá, D.E. Colombia	Vol. II Nos. 6-7; pp. Enero-junio 1988	ISSN 0120-7717
--------------------------	---	-------------------

Directora de la Revista
Teresa Arango Bueno

Comité Editorial

César Escallón E.

Gustavo Morales L.

Edgar Linares C.

Juan F. Jaramillo G.

Publicación del Jardín Botánico de Bogotá dedicada a la memoria de su fundador, el doctor Enrique Pérez-Arbeláez, quien consagró su vida a institucionalizar la tradición científica de Colombia y fomentar la investigación, divulgación y defensa de nuestros recursos naturales.

CONTENIDO

	Pág.
✓ UDO SCHMIDT-MUMM Vegetación acuática y palustre de la parte alta de la hoya del río Na- may (Albán, Cundinamarca)	9
✓ GERMAN AMAT & LUIS SOTO Efectos del uso actual del suelo sobre la macrofauna edáfica en la re- gión del Güejar (Reserva Natural Integral La Macarena, Meta) ...	43
✓ MARTHA LUCIA CHAPARRO DE VALENCIA Anatomía del fruto de <i>Solanum sisymbriifolium</i> Lam	69
✓ EDGAR LINARES C. Briófitos y Líquenes Epifíticos de la-cuenca del río Súbía, Cundina- marca	95
✓ EDUARDO BARRERA TORRES Contribución al estudio ecológico y florístico de los bosques relictua- les secundarios en el Jardín Botánico "El Bosque", Sylvania, Cundinamarca, Colombia	109

NOTAS DE LA DIRECCION

Es motivo de orgullo para la Junta Directiva y la Dirección del Jardín comunicar a tantos interesados en el estudio de la naturaleza y al público en general, que gracias a la desinteresada y efectiva colaboración del Concejo de Bogotá, al Alcalde Mayor Julio César Sánchez y, en forma especial, al doctor Patricio Samper, está terminada la nueva sede del Jardín que comprende áreas administrativas, técnica, cultural, así como la cafetería y el laboratorio, donde esperamos nuevos hallazgos en estudios de fisiología vegetal, germinación y multiplicación de especies nativas.

Aun cuando las dificultades persisten para disponer de una dotación moderna, con los elementos que contamos iniciaremos la importante tarea de cristalizar el programa que con visión de patria, formuló desde 1955 el fundador del Jardín Botánico, doctor Enrique Pérez Arbeláez.

----- 0 -----

Entregamos en este número cinco artículos originales y de positivo interés para los estudiosos de la naturaleza.

Un breve análisis podría ser:

- 1o. El estudio de la vegetación acuática y palustre de la parte alta de la hoya del río Namay, donde se muestran las comunidades allí dominantes y concluye que la vegetación cambia paulatinamente a lo largo del gradiente ambiental en forma continua.*
- 2o. Efectos del uso actual del suelo sobre la macro-fauna edáfica en la región del Güejar donde se evaluaron las incidencias de las principales prácticas agrícolas sobre las propiedades biológicas del suelo, observando la composición que la fauna de éste presenta en una selva intervenida, una platanera y un pastizal. Después del análisis de las muestras colectadas, los autores concluyeron que la fauna del suelo se afecta significativamente a varios niveles: frecuencia, abundancia y diversidad biológica, así como también incide y modifica sus cadenas alimenticias.*

30. *Un estudio anatómico de la "Guinda" (Solanum sisymbriifolium), en todas sus fases analiza los cambios que ocurren durante su desarrollo, revelándose los orígenes de la pulpa. Es un fruto comestible, agradable que ofrece grandes posibilidades de explotación comercial, una vez que se hayan hecho prácticas de mejoramiento.*
40. *"Briófitos y líquenes epifíticos de la cuenca del río Subia", interesante trabajo sobre el registro de la flora inferior, su distribución y el papel que juegan como bio-indicadores de humedad. Para el Jardín, es de vital importancia este trabajo por su íntima relación con el proyecto que en esta área está desarrollando, para un conocimiento mayor de los bosques próximos a Bogotá y para la siembra de su Cryptogamium.*
50. *Contribución al estudio ecológico y florístico de los "Bosques relictuales secundarios" en el Jardín Botánico "El Bosque de Sylvania" donde el autor ha estudiado las características de la vegetación y la composición florística, como también los patrones de comportamiento de floración y fructificación relacionados con las lluvias. Es un trabajo de auténtico valor, porque recoge y nos da a conocer la flora de un área hasta ahora poco conocida y que ha sufrido serias transformaciones por la acción del hombre durante varias décadas en la antigua hacienda del "Chocho".*

TERESA ARANGO BUENO
Directora JARDIN BOTANICO DE BOGOTA
"JOSE CELESTINO MUTIS"

Vegetación acuática y palustre de la parte alta de la hoya del río Namay (Albán, Cundinamarca)

Udo Schmidt-Mumm

ABSTRACT

Using transects, a description of the aquatic and wetland vegetation of the upper Río Namay water shed was made. To reduce heterogeneity on each transect a monothetic divisive strategy, group analysis of Crawford & Wishart (1967), was performed. Resulting groups were subjected to ordination and classification. Additional information on life and growth forms of the species and profile diagrams showing the zonation were presented.

Results show three definitive vegetation types: The first (Comunidad I), dominated by *Panicum polygonatum*, established in vernal pools, on the border of marshes, ponds and a lagoon, indicates conditions of waterlogged soils. The second type (Comunidad II) is dominated by *Leersia hexandra* and *Heteranthera reniformis*, representing the wetland vegetation. The third, a plannophytic community of *Spirodela intermedia* and *Utricularia gibba* (Comunidad III), is found on eutrophic waters in an animal waste lagoon.

In spite of the discontinuities found through ordination, wich show the pronounced environmental gradient studied and the existing patches of vegetation due to disturbances, it is concluded that the vegetation is organized into a complex and largely continous population pattern corresponding to the pattern of environments.

1. Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS), Departamento de Biología, Universidad Javeriana, A.A. 56710, Bogotá.

RESUMEN

Mediante la utilización de transectos se describió la vegetación acuática y semiacuática de la parte alta de la hoya del Río Namay. Para reducir la heterogeneidad en cada transecto se aplicó la técnica monotética divisiva de Crawford & Wishart (1967). Los grupos resultantes se sometieron a ordenación y clasificación. Además se presenta información sobre los biotipos de las especies como también perfiles para mostrar la estructura de la zonación.

Los resultados muestran tres comunidades definidas: La primera (Comunidad I), dominada por *Panicum polygonatum*, se establece en charcas temporales, al borde de pantanos, estanques y una laguna, y se considera indicadora de suelos mal drenados; la segunda (Comunidad II) es dominada por *Leersia hexandra* y *Heteranthera reniformis*, ella muestra preferencia por lugares que presentan un espejo de agua durante la mayor parte del año, es decir, determina condiciones pantanosas, y la (Comunidad III), comunidad planophyta de *Spirodela intermedia* y *Utricularia gibba*, refleja condiciones eutróficas debido al alto contenido de materia orgánica en suspensión.

Se concluye, aunque la discontinuidad de los datos es evidente debido al marcado gradiente ambiental estudiado y a diferentes regímenes de disturbios existentes en la región que determinan un patrón de mosaicos en la vegetación, que no existen asociaciones sino que la vegetación cambia gradualmente a lo largo del gradiente en forma de un continuo.

INTRODUCCION

En Colombia, considerada por muchos como una potencia en recursos hídricos, son todavía pocos los estudios limnológicos realizados. Las plantas acuáticas, macrófitos acuáticos, sensu Westlake (1975) en este trabajo, juegan un papel importante en la ecología tanto de los cuerpos de agua lóticos como lenticos. Desde las descripciones generales realizadas por Cuatrecasas (1958) y Dugand (1973) se ha observado un constante aumento en el estudio de las comunidades de macrófitos acuáticos y semiacuáticos sobre todo en los trabajos recientes de Cleef (1981), Rangel et al. (1982), Rangel & Aguirre (1983), Cleef et al. (1983), Cleef & Hooghiemstra (1984), Franco et al (1986), Wijninga & Vink (1986), Donato et al. (1987) y Zuluaga (1987).

La gran mayoría de los anteriores estudios han utilizado el fitosociológico propuesto por Braun-Blanquet (1979), con este método se llegó a definir y describir una serie de asociaciones que luego fueron clasificadas sintaxonómicamente. De acuerdo con Westhoff & Van der Maarel (1978) dicha metodología es aplicable siempre y cuando los cuadrados de muestreo (relevés) no representen una fitocenosis o sinecia mixta, inestable o incompleta. Un estudio realizado por Schmidt-Mumm (1986), y observaciones a lo largo de va-

rios años han mostrado que los supuestos anteriormente mencionados no se cumplen en la presente área de estudio, por lo cual fue necesario elaborar una metodología diferente para poder estudiar y describir las diferentes zonaciones hídricas. Por otro lado, más que como simple problema de clasificación y/u ordenación, puede resultar importante considerar las comunidades y sus especies como indicadoras de propiedades del ambiente.

Descripción general del área

El área de estudio, cuyas alturas sobre el nivel del mar se encuentran entre 1.800 y 1.900 m, se localiza en la parte sur-occidental superior de la hoya del Río Namay y pertenece a la vereda Santana, municipio Albán, en el departamento de Cundinamarca. Se ubica entre los $4^{\circ}54' - 4^{\circ}55'$ lat. norte y $74^{\circ}25' - 74^{\circ}26'$ long. oeste.

GEOLOGIA: Geológicamente pertenece al Grupo Villeta, Formación Villeta Superior, y su edad se extiende desde el Albiano hasta finales del Cenomaniano. Se compone de areniscas cuarzosas gris-claras, duras y de grano fino a medio. Localmente las areniscas tienen un alto contenido de moscovita y en algunas áreas son ligeramente glauconíticas. Ocasionalmente afloran mantos de carbón (Gallo, 1977).

Según Thouret (1981) la geomorfoestructura se caracteriza por ser una zona con vertientes constituidas por una sucesión de crestas agudas y un relieve fuertemente quebrado a escarpado, las cadenas de montañas poseen pliegues de cobertura poco flexibles; anticlinales y sinclinales de gran amplitud.

SUELOS: Los suelos de la zona de estudio pertenecen a la asociación Albán, dentro de la fase Alef, con pendientes 12–25% y 25–50%, sin erosión. Integran la asociación los conjuntos Albán (Typic Dystropept) en proporción de 70% y Robles (Typic Dystrandept) en 30%. El conjunto Albán se caracteriza por presentar suelos derivados de lutitas y areniscas; relieve quebrado a fuertemente quebrado con pendientes dominantes superiores al 25%. Moderadamente profundos, limitados por la abundancia de gravilla; texturas medias; bien drenados; con afloramientos pedregosos en 10%. El conjunto robles consiste de suelos coluviales derivados de cenizas volcánicas; relieve fuertemente ondulado y pendientes de 7–12% y 12–25%; profundos; de texturas medias; bien drenados; con afloramientos pedregosos en cantidad de 15% (Igac., 1979).

CLIMA: El clima, de acuerdo con el sistema de Köppen (Eidt., 1952), se establece como tropical lluvioso (A) con una selva siempre verde estacionalmente húmeda o subhúmeda (Am), con algunos meses que ofrecen cortos períodos de sequía. De acuerdo con el sistema de clasificación de Holdridge (Espinal & Montenegro, 1963) se presenta un clima de bosque muy húmedo premontano (bmh-PM) con influencia de bosque muy húmedo montano bajo (bmh-MB).

Con base en los valores registrados y suministrados por Helmuth Schmidt-Mumm en la finca "San Pablo" se elaboró el histograma de precipitaciones (figura 1), con valores medios anuales para el período de 1978 a 1983. El diagrama climático (figura 2) se construyó de acuerdo a Walter (1973), con estimación de la temperatura media anual por medio de la fórmula de Eidt (1952) debido a la falta de registros en ésta zona.

La precipitación media anual es de 2.696 mm. y la temperatura media anual calculada es de 19.2°C. El régimen de lluvias es claramente bimodal cuyos registros muestran los valores máximos en marzo, con un promedio de 361.6 mm, y noviembre, con un promedio de 319.4 mm. El registro más bajo corresponde a julio con 43.0 mm, y algunos años registran también valores que indican sequías.

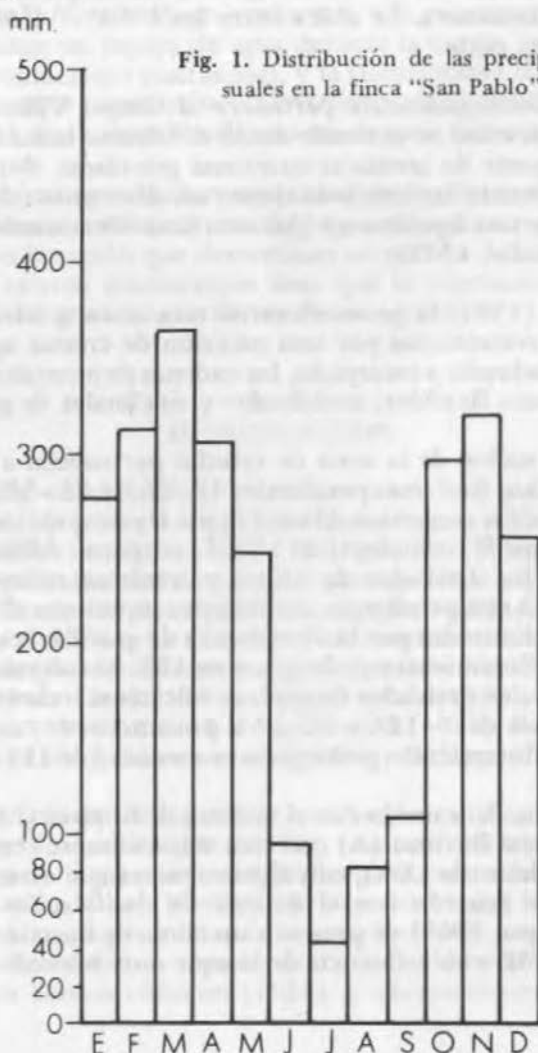
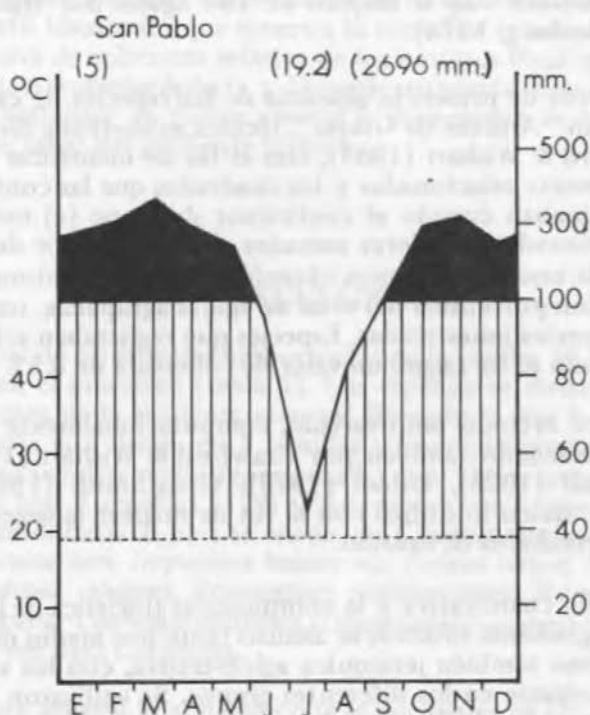


Fig. 1. Distribución de las precipitaciones medias mensuales en la finca "San Pablo" (Años 1979 a 1983).

Fig. 2. Diagrama climático para la finca "San Pablo" (1800 m.s.n.m.). La temperatura media anual calculada es de 19.2°C.



MATERIALES Y METODOS

Conocimiento sobre la flora regional de lagunas, estanques, pantanos y charcas temporales, de suelos mal drenados se obtuvo durante varias excursiones en 1986 y 1987. El material colectado e identificado se depositó en el Herbario Nacional Colombiano (COL) y en la Unidad Investigativa "Federico Medem" (UNIFEM - INDERENA).

La lista de macrófitos se organizó de acuerdo con el biotipo o fisiotipo siguiendo a Hutchinson (1975), incluido el tipo *Ludwigiida* propuesto por Schmidt-Mumm (1986). Las especies más afines al medio fueron clasificadas como *Hygrophyta*.

En los sitios considerados como más representativos, mediante transectos en banda de 10 m². (forma variable), se realizaron durante julio y agosto

de 1987 muestreos cuantitativos de la vegetación, en los que se determinó tanto la presencia/ausencia de especies en subcuadrados, como la cobertura. La frecuencia local (p/a) se estimó mediante 20 subcuadrados de 50 x 50 cm, arreglados en forma sistemática, y la cobertura por medio de unidades muestrales puntuales con el empleo de 100 agujas por transecto (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974).

Los registros de presencia/ausencia de las especies de cada transecto se sometieron a un "Análisis de Grupo", técnica monotética divisiva desarrollada por Crawford & Wishart (1967), con el fin de identificar grupos de especies ecológicamente relacionadas y los cuadrados que las contienen. Las divisiones se terminaban cuando el coeficiente de grupo (c) excedía un límite $\phi = 0.60$ y/o cuando los valores sumados de S_i caían por debajo de 9 ($\Sigma S_i = 9$). Para cada uno de los grupos obtenidos se calculó entonces la cobertura como proporción porcentual del total de agujas agrupadas, teniendo en cuenta todas las especies muestreadas. Especies que registraban solamente presencia en el cuadrado se les asignó un valor de cobertura de 0.5%.

El anterior método multivariado, computacionalmente menos extenso que otros, es reseñado también por Crawford & Wishart (1968), Crawford (1969), Goodall (1978), Orloci (1978), Greig-Smith (1983) y Schmidt-Mumm (1986), quien lo utilizó con el fin de mapear la vegetación de un estanque en el actual área de estudio.

La relación cuantitativa y la composición florística de las comunidades a lo largo del gradiente hídrico, se analizó tanto por medio de una técnica de ordenación como también jerárquica aglomerativa, con los valores de cobertura de cada especie en los diferentes grupos. Se utilizaron datos primarios para no oscurecer la relación de cobertura entre las especies mediante una estandarización.

Debido a su fácil manejo, y a que en la mayoría de los casos produce resultados ecológicamente interpretables, se escogió la ordenación polar de Bray & Curtis (1957), tomando como medida de distancia (o disimilitud) el índice.

$$D = \sum |X_{1p} - X_{2p}| / \sum (X_{1p} + X_{2p})$$

en donde D es la distancia entre los grupos y X_{qp} los valores de cobertura de la especie p en el grupo q. La selección de los puntos de referencia para cada eje de ordenación se realizó mediante el análisis de la varianza-regresión (Beals, 1984), con el fin de hacer la ordenación más objetiva.

Para determinar la existencia de entidades sociológicas o comunidades se utilizó la aglomeración de unión promedio (técnica, politética, aglomerativa y jerárquica), a partir de la matriz de distancias obtenida durante la ordena-

ción. Esta estrategia se ejecutó en un ordenador personal mediante los algoritmos de Orloci (1978), previa conversión de las distancias en valores de similitud ($S = 1 - D$).

Los "clusters" obtenidos por medio de la aglomeración se trasladaron luego a un perfil idealizado que muestra la zonación estudiada, referida cada zona a los valores de cobertura relativa de los biotipos Hygróphyta, Helóphyta, Hyphydata, Acropleustóphyta y Mesopleustóphyta. Esta zonación idealizada permite visualizar en forma general la proporción de biotipos de cada comunidad a lo largo del gradiente hídrico.

RESULTADOS

De un total de 60 especies herborizadas en la región, 44 o sea el 73%, están incluidas en el muestreo (tabla 1). Las especies se distribuyen entre los diferentes taxones de la siguiente manera: Bryophyta con 5 spp. en 4 familias, Pteridophyta con 2 spp. en 2 familias y Spermatophyta con 52 spp. en 27 familias. Las familias mejor representadas son: Cyperaceae con 7 especies (12%), Poaceae con 7 especies (12%) y Asteraceae con 5 especies (8%). Entre las especies introducidas al país se encuentra *Cyperus papyrus*, *Egeria densa*, *Hedychium coronarium*, *Impatiens balsamina*, *Juncus tenuis*, *Nasturtium officinale*, *Nymphaea elegans*, *Pennisetum clandestinum*, *Rumex obtusifolius* y *Trifolium repens*. *Ludwigia palustris* (Onagraceae) aparentemente se reporta por primera vez para Colombia.

De manera general la zonación que se encuentra en los diferentes cuerpos de agua es representada, en su parte más afín al medio terrestre, por los Hygróphyta con 17 especies (28%), seguida por los Helóphyta con 34 especies (57%). La vegetación con hojas flotantes (Ephydata) y aquella completamente sumergida (Hyphydata) contiene cada una sólo una especie (2%), además de dos especies (3%) de Hydrophyta adnatas sumergidas durante la época de máximas lluvias. Un estanque y una laguna presentan Acropleustóphytas (3 especies, 5%) y la misma laguna más un pantano Mesopleustóphytas (2 especies, 3%) (tabla 1).

La estratificación horizontal y vertical de la zonación es difícil de visualizar a partir de los datos numéricos y las fotografías (figuras 3 a 7), no revelan de manera completa detalles estructurales, por lo cual fue necesario elaborar algunos diagramas de perfil. El primer diagrama (figura 8) muestra el aspecto de una charca temporal frecuentemente pisoteada y pastada por el ganado. El segundo perfil (figura 9) ilustra la situación de un estanque menos alterado pero cubierto en su mayor parte por árboles. La vegetación de la laguna se muestra en el tercer perfil (figura 10), el cual muestra una zonación más o menos típica.

Tabla 1. Clasificación de biotipos y fisiotipos de los macrófitos encontrados en la región.
Especies marcadas con un asterisco (*) se encuentran incluidas en el muestreo.

HYDROPHYTA

A. Errantes, sin raíces o con las raíces colgando en el agua (Planóphyta).

I. En la interface aire-agua, usan el CO₂ atmosférico (Acropleustóphyta).

a. Lemnida

**Lemna minuscula* Herter

LEMNACEAE

**Spirodela intermedia* W. Koch

LEMNACEAE

Azolla filiculoides Lam.

SALVINIACEAE

II. Plantas sumergidas, entre dos aguas, usan el CO₂ del agua (Mesopleustóphyta).

a. Wolffiiellida.

* *Riccia fluitans* L.

RICCIACEAE

b. Utricularida.

**Utricularia gibba* L.

LENTIBULARIACEA

(Continúa)

B. Plantas enraizadas en un sedimento (Rhizophyta).

I. Con hojas completamente emergidas (Helophyta).

a. Gramínida.

**Carex albolutescens* Schwein.

CYPERACEAE

**Carex polystachia* Swartz ex Wohlenb.

CYPERACEAE

Cyperus papyrus L.

CYPERACEAE

**Eleocharis elegans* Roem. & Schult.

CYPERACEAE

**Eleocharis nodulosa* (Roth.) Schult.

CYPERACEAE

**Kyllingia pumila* Michx.

CYPERACEAE

**Pycreus rivularis* (Kunth) Palla

CYPERACEAE

**Juncus densiflorus* H.B.K.

JUNCACEAE

**Juncus microcephalus* H.B.K.

JUNCACEAE

**Juncus effusus* L.

JUNCACEAE

Juncus tenuis Willd.

JUNCACEAE

**Leersia hexandra* Swartz

POACEAE

**Panicum polygonatum* Schrad.

POACEAE

**Paspalum vaginatum* Sw.

POACEAE

**Polypogon elongatus* H.B.K.

POACEAE

**Typha angustifolia* L.

TYPHACEAE

b. Herbida

**Hygrophila guianensis* Nees

ACANTHACEAE

**Milleria quinqueflora* L.

ASTERACEAE

**Spilanthes americana* (Mutis) Hieron

ASTERACEAE

**Cardamine bonariensis* Pers.

BRASSICACEAE

Nasturtium officinale R. Br.

BRASSICACEAE

Callitriche deflexa A. Br. ex Hegelman var. *Subsessilis*

CALLITRICHACEAE

Fassett

CALLITRICHACEAE

(Continúa)

	<i>*Drymaria cordata</i> (L.) Willd. ex Roem. & Schult.	CARIOPHYLLACEAE
	<i>*Commelina diffusa</i> Burn. f.	COMMELINACEAE
	<i>Tradescantia gracilis</i> H.B.K.	COMMELINACEAE
	<i>Lycopodium reflexum</i> Lam.	LYCOPODIACEAE
	<i>Ludwigia palustris</i> (L.) Ell.	ONAGRACEAE
	<i>*Polygonum punctatum</i> Ell.	POLYGONACEAE
	<i>Rumex obtusifolius</i> L.	POLYGONACEAE
c.	Ludwigiida	
	<i>Ludwigia nervosa</i> (Poir.) Hara	ONAGRACEAE
d.	Ipomeida	
	<i>*Mikania micrantha</i> H.B.K.	ASTERACEAE
g.	Sagittariida	
	<i>*Hydrocotyle bonplandii</i> A. Rich.	APIACEAE
	<i>*Heteranthera reniformis</i> R. & P.	PONTEDERIACEAE
	<i>*Ranunculus flagelliformis</i> J.E. Smith	RANUNCULACEAE
II.	Con hojas flotantes que se hallan parcialmente en contacto con la atmósfera (Ephydata).	
a.	Nymphaeida	
	<i>Nymphaeae elegans</i> Hook	NYMPHAEACEAE
III.	Planta sumergida; uso exclusivo del CO ₂ del agua (Hyphydata).	
a.	Vittata.	

1. Parvopotamida.

**Egeria densa* Planch.

HYDROCHARITACEAE

C. Plantas aplicadas al sustrato (Haptóphyta).

I. Plantas de aguas tranquilas (Hydrophyta adnata).

Philonotis uncinata (Schwaegr.) Brid.

Isopterygium sp.

BARTRAMIACEAE

PLAGIOTHECIACEAE

HYGROPHYTA

**Jaegeria hirta* (Lag.) Less

**Pseudelephantopus spicatus* (Juss.) Rohr.

**Impatiens balsamina* L.

Canna indica L.

**Desmodium* cf. *caripense* (H.B.K.) G. Don.

**Trifolium repens* L.

**Hyptis capitata* Jacq.

**Lycopodium* cf. *cernuum* L.

**Cuphea racemosa* (L. f.) Spreng.

Marchantia polymorpha L.

Calathea sp.

**Tibouchina ciliaris* (Vent.) Cogn.

**Axonopus compressus* (Sw.) Beauv.

**Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov.

**Pseudechinolaena polystachya* (H. B.K.) Stapf.

Thelypteris rudis (Kunze) Proctor

Hedychium coronarium Koenig

ASTERACEAE

ASTERACEAE

BALSAMINACEAE

CANNACEAE

FABACEAE

FABACEAE

LAMIACEAE

LYCOPODIACEAE

LYTRACEAE

MARCHANTIACEAE

MARANTACEAE

MELASTOMATACEAE

POACEAE

POACEAE

POACEAE

THELYPTERIDACEAE

ZINGIBERACEAE



Fig. 3. Vegetación de un pequeño pantano con *Typha angustifolia*.



Fig. 4. Vegetación de un estanque cubierto por árboles con *Leersia hexandra*, *Heteranthera reniformis* y *Egeria densa*.



Fig. 5. Vegetación de un estanque parcialmente cubierto por árboles con *Heteranthera reniformis*, *Eleocharis elegans* y *Hygrophila guianensis*.



Fig. 6. Aspecto general de la laguna de desechos orgánicos.



Fig. 7. Población de *Spirodela intermedia* entre *Paspalum vaginatum* en la orilla de la laguna.

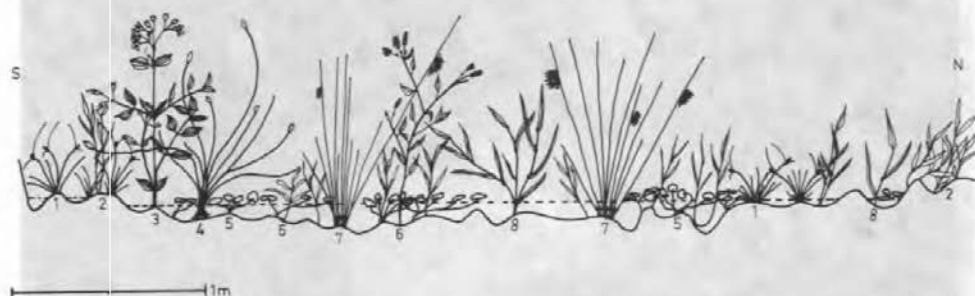


Fig. 8. Perfil de la vegetación de una charca temporal pastada por el ganado 1. *Kyllingia pumila*, 2. *Panicum polygonatum*, 3. *Tibouchina ciliaris*, 4. *Eleocharis nodulosa*, 5. *Heteranthera reniformis*, 6. *Polygonum punctatum*, 7. *Juncus effusus*, 8. *Leersia hexandra*.

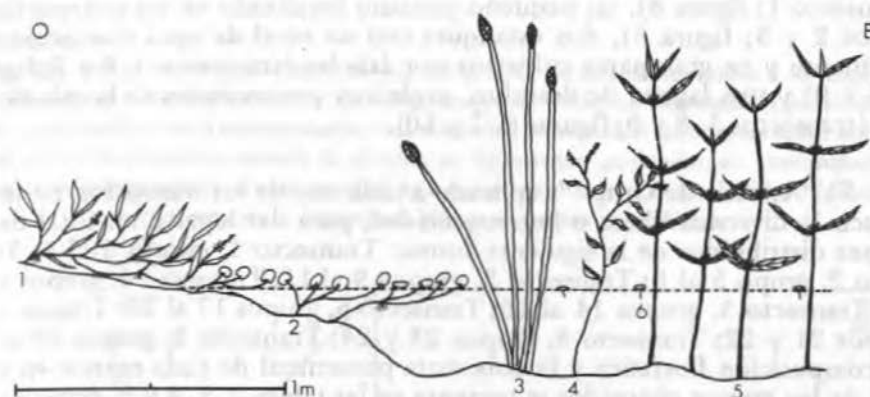


Fig. 9. Perfil de la vegetación de un estanque parcialmente cubierto por árboles. 1. *Panicum polygonatum*, 2. *Heteranthera reniformis*, 3. *Eleocharis elegans*, 4. *Polygonum punctatum*, 5. *Hygrophila guianensis*, 6. *Lemna minuscula*.

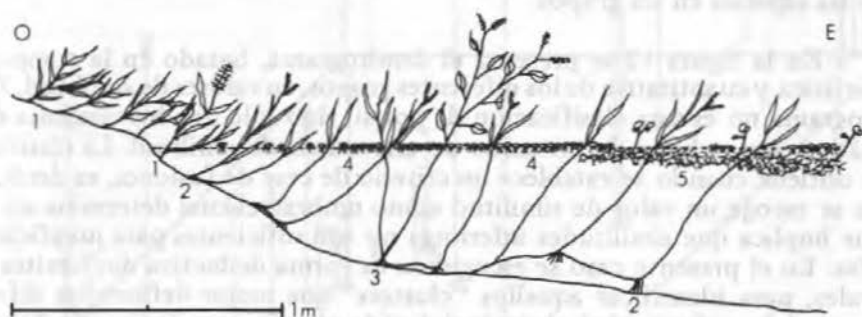


Fig. 10. Perfil de la vegetación de la laguna de desechos orgánicos. 1. *Panicum polygonatum*, 2. *Paspalum vaginatum*, 3. *Polygonum punctatum*, 4. *Spirodela intermedia*, 5. *Utricularia gibba*.

Los diferentes hábitats muestreados incluyen una charca temporal (transecto 1; figura 8), un pequeño pantano localizado en un potrero (transectos 2 y 3; figura 3), dos estanques con un nivel de agua marcadamente fluctuante y en gran parte cubiertos por árboles (transectos 4, 6 y 7; figuras 4, 5 y 9) y una laguna de desechos orgánicos provenientes de la cría de pollos (transectos 5, 8 y 9; figuras 6, 7 y 10).

El "Análisis de Grupo", aplicado a cada uno de los transectos, permitió reducir la diversidad beta o heterogeneidad, para dar lugar a un total de 28 grupos distribuidos de la siguiente forma: Transecto 1, grupos 1 al 4; Transecto 2, grupo 5 al 8; Transecto 3, grupos 9 al 11; Transecto 4, grupos 12 y 13; Transecto 5, grupos 14 al 16; Transecto 6, grupos 17 al 20; Transecto 7, grupos 21 y 22; Transecto 8, grupos 23 y 24; Transecto 9, grupos 25 al 28. La composición florística y la cobertura porcentual de cada especie en cada uno de los grupos obtenidos se presenta en las tablas 2, 3, 4 y 5, organizados de acuerdo con la clasificación propuesta más adelante.

La razón de realizar un ordenamiento de los diferentes grupos radica en tratar de reducir el espacio multidimensional a unos pocos ejes de variación y visualizar así el cambio de la vegetación a lo largo de uno o varios gradientes ambientales. En la figura 11 los ejes de ordenación se determinaron por medio de los grupos 16 y 27, para el eje X; 19 y 23, para el eje Y; y, 6 y 26, para el eje Z. En la ordenación los grupos se distribuyen diagonalmente a través del gráfico; en él, sólo en el extremo más acuático se muestra un enjambre recurrente. Esto se puede interpretar como un cambio gradual de la vegetación a lo largo del gradiente terrestre-acuático, lo cual se ajusta al concepto del "continuum". El cambio también refleja la variación florística y cuantitativa de las especies en los grupos.

En la figura 12 se presenta el dendrograma, basado en la composición florística y cuantitativa de los diferentes grupos, en valores de similitud. El dendrograma no es una clasificación de por sí, sino sólo una herramienta diagramática para exhibir el contenido de una matriz de similitud. La clasificación se obtiene cuando se establece un criterio de cese de fusiones, es decir, cuando se escoge un valor de similitud como umbral, el cual determina un límite que implica que similitudes inferiores no son suficientes para justificar la fusión. En el presente caso se escogieron de forma deductiva dos límites o umbrales, para identificar aquellos "clusters" que mejor definen las diferentes zonas del gradiente. Así el umbral 1 aísla el máximo número de "clusters" mayores, minimizando el número de grupos individuales. El umbral 2, se escogió, con el fin de determinar varios "sub-clusters" que se aglomeran en el rango determinado por los dos límites.

Con el anterior criterio, se utiliza el umbral 1, a un nivel de similitud del 64%, y el umbral 2, a un nivel de similitud del 70%; se obtienen: tres clases, o comunidades finales, y dos subcomunidades. La primera comunidad, formada por 7 grupos, se aglomera a un nivel de similitud del 69% y presenta dos sub-

Fig. 11. Ordenación Bray-Curtis de los 28 grupos en tres dimensiones a lo largo del gradiente terrestre-acuático. Los ejes son valores de distancia calculados a partir de datos cuantitativos no estandarizados. Los símbolos representan las comunidades obtenidas en la clasificación usando la técnica de ligamiento promedio; Δ : comunidad de *Panicum polygonatum*; $\star$: comunidad de *Leersia hexandra*; $\circ$: comunidad de *Spirodela intermedia* y *Utricularia gibba*; $\bullet$: grupos sin clasificar.

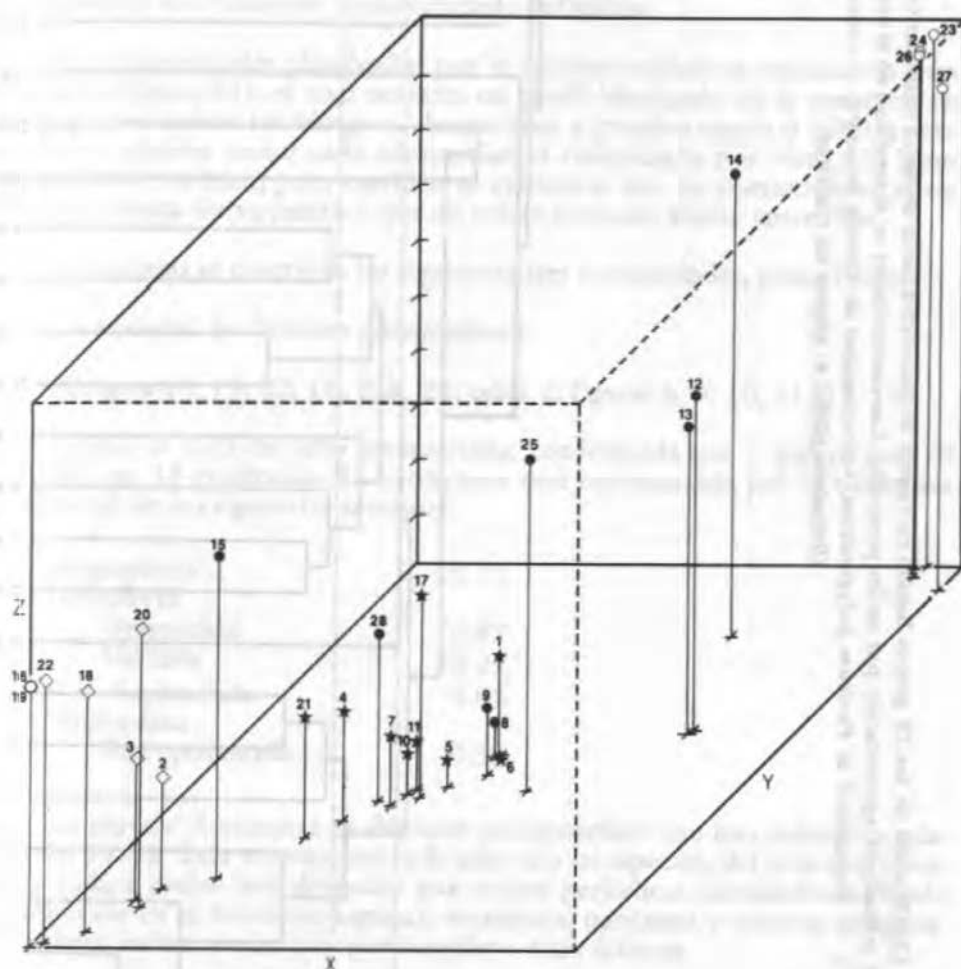
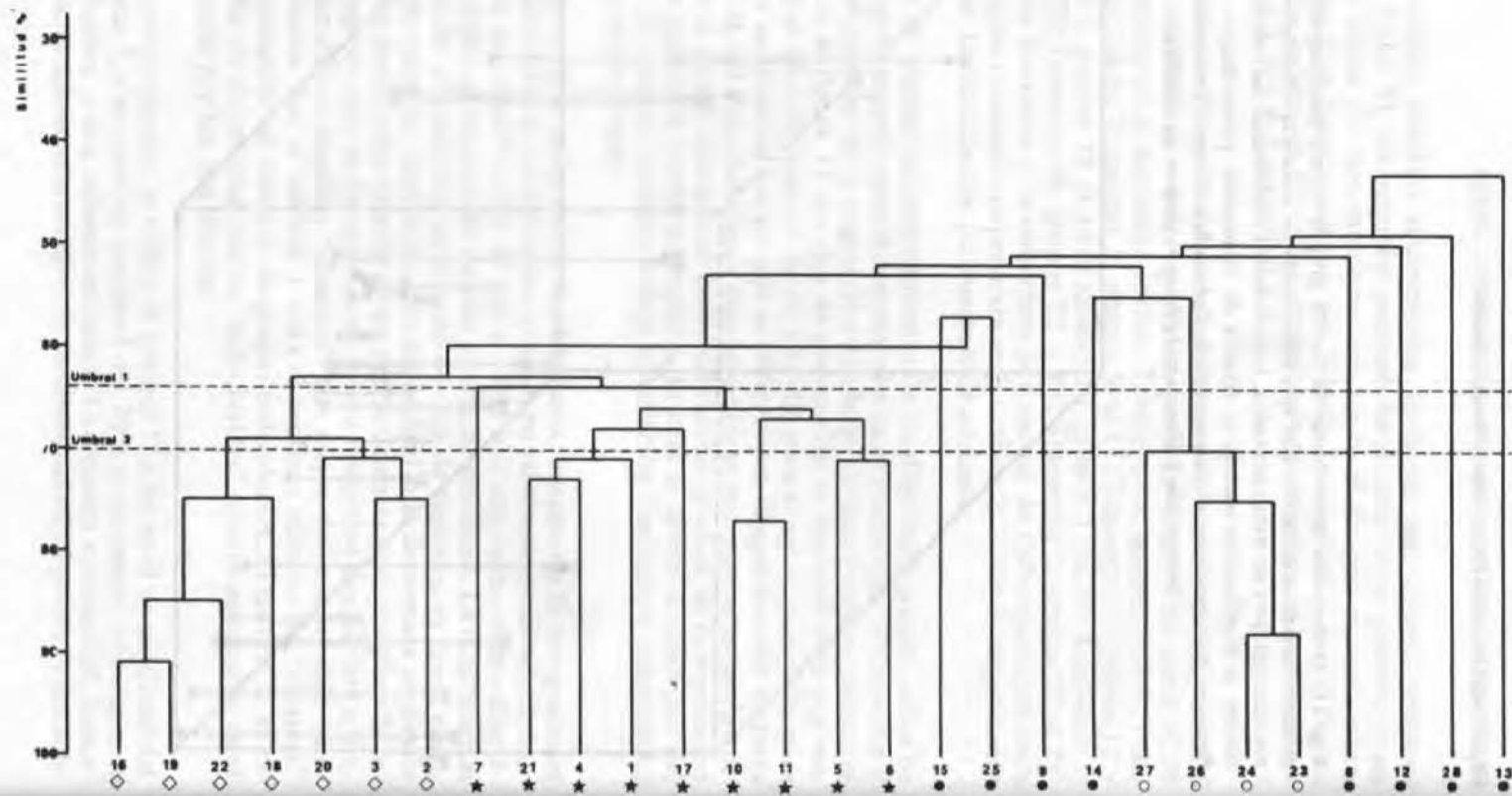


Fig. 12. Clasificación de los 28 grupos basado en valores de similitud a partir de datos cuantitativos. El dendrograma se obtuvo mediante el método de aglomeración por unión promedio. Las comunidades se determinan en el umbral 1, las sub-comunidades en el umbral 2. ◊: comunidad de *Panicum polygonatum*; ★: comunidad de *Leersia hexandra*; ○: comunidad de *Spirodela intermedia* y *Utricularia gibba*; ●: grupos sin clasificar.



comunidades. La segunda comunidad, formada por 9 grupos, se aglomera a un nivel de similitud del 64% y presenta dos sub-comunidades más un grupo individual. La tercera comunidad, formada por 4 grupos, se aglomera a un nivel de similitud del 70% y no presenta sub-comunidad alguna. Quedan sin definir 8 grupos que muestran poca afinidad entre si o con las anteriores comunidades, debido en gran parte a su baja similitud florística y cuantitativa. Las dos primeras comunidades se diferencian entre si por la dominancia de *Panicum polygonatum*, en la primera, y *Leersia hexandra*, en la segunda. Existe además una marcada y significativa correlación negativa entre la cobertura de ambas especies ($N = 22$, $r = -0.60$, $P < 0.005$), lo cual también explica la separación de los dos "clusters" como núcleos definidos.

Las comunidades clasificadas por el anterior criterio se trasladaron a un diagrama (figura 13), el cual muestra un perfil idealizado de la zonación en general y en donde los biotipos determinan a grandes rasgos el hábitat ocupado. Se observa como cada comunidad es remplazada por otra, a lo largo del gradiente hídrico, pero también se evidencia que las comunidades se sobrepone hasta cierto punto y que no existe marcado límite entre ellas.

En síntesis se describen las siguientes tres comunidades, para el área:

I. Comunidad de *Panicum polygonatum*

(Grupos 16, 19, 22, 18, 2, 3, 20; tabla 2; figuras 8, 9, 10, 11, 12, 13).

Ocupa el 9.8% del área inventariada, conformada por 7 grupos con 20 especies, en 18 cuadrados. La estructura está representada por la cobertura relativa (%) de los siguientes biotipos:

Hygrophyta	10.7%
Helophyta	
Gramínida	72.8%
Herbida	13.2%
Sagittariida	3.0%
Hyphydata	
Parvopotamida	0.3%

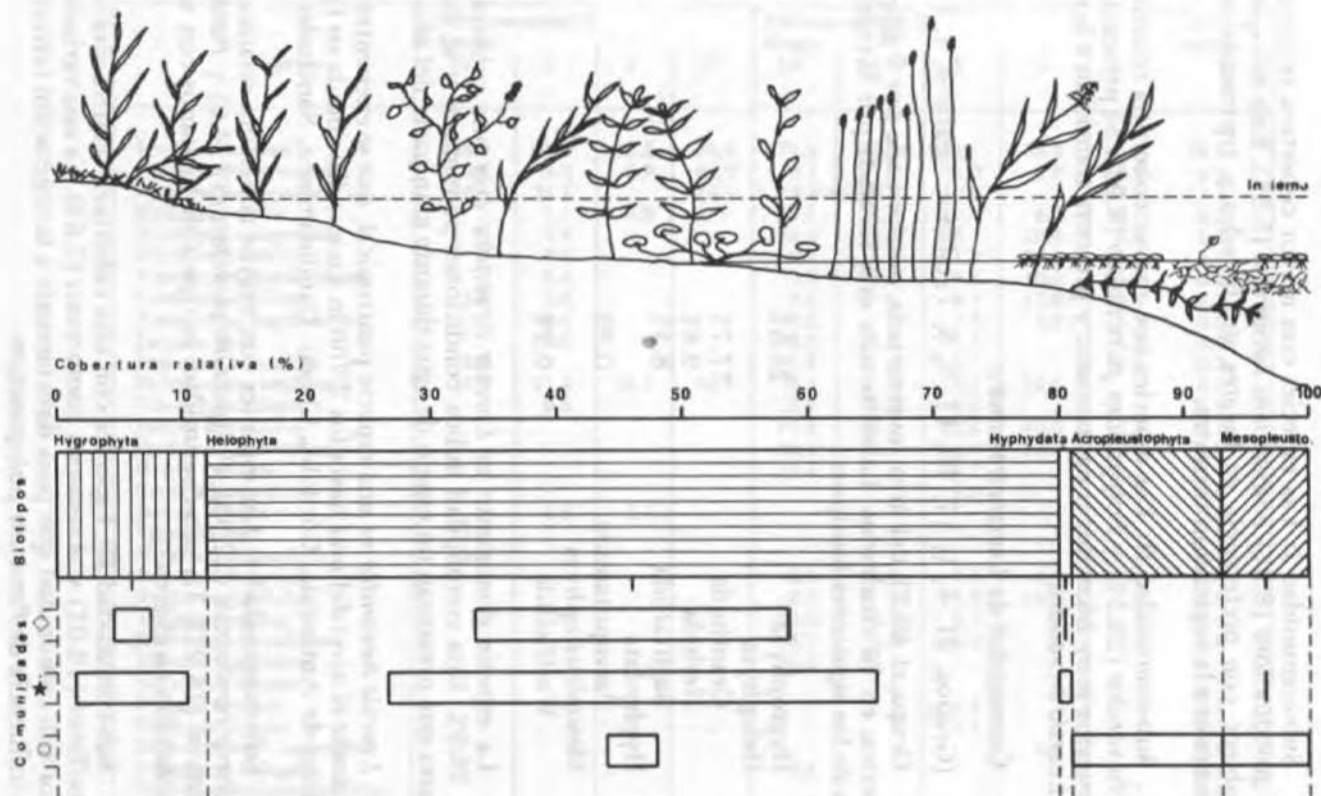
La especie dominante es *Panicum polygonatum* con una cobertura relativa del 61.8%. Esta comunidad es la más rica en especies, del área muestreada, e indica suelos mal drenados que sufren periódicas inundaciones. Suele establecerse en el borde de lagunas, estanques, pantanos y charcas temporales, y llega inclusive a invadir por completo éstas últimas.

Panicum polygonatum se distribuye geográficamente desde México a Paraguay; Trinidad y Jamáica. En Colombia se encuentra en los departamentos de Antioquia, Cundinamarca, Huila, Meta y Santander, desde el nivel del

Tabla 2. Composición florística y participación cuantitativa (cobertura %) de las especies en los diferentes grupos para la comunidad de *Panicum polygonatum*.

Especie	Sub-comunidad I				Sub-comunidad II			Cobertura relativa %
	Grupo 16	19	22	18	Grupo 2	3	20	
<i>Panicum polygonatum</i>	100.0	100.0	100.0	100.0	66.0	64.0	66.7	61.8
<i>Polygonum punctatum</i>				15.0	2.0	2.0	33.3	5.4
<i>Heteranthera reniformis</i>			2.5		10.0	10.0		2.3
<i>Cuphea racemosa</i>				25.0	2.0			2.8
<i>Drymaria cordata</i>				15.0		2.0		1.8
<i>Commelina diffusa</i>				5.0	6.0			1.1
<i>Millieria quinqueflora</i>		10.0	30.0	5.0				4.7
<i>Impatiens balsamina</i>		10.0	20.0					3.1
<i>Pseudechinolaena polystachya</i>				5.0				0.5
<i>Egeria densa</i>			2.5					0.3
<i>Leersia hexandra</i>					26.0	40.0	20.0	8.9
<i>Eleocharis nodulosa</i>					6.0	4.0		1.0
<i>Kyllingia pumila</i>					8.0	2.0		1.0
<i>Tibouchina ciliaris</i>					2.0	4.0		0.6
<i>Jaegeria hirta</i>					2.0	2.0		0.4
<i>Axonopus compressus</i>					26.0			2.7
<i>Hydrocotyle bonplandii</i>					6.0			0.6
<i>Pennisetum clandestinum</i>					4.0			0.4
<i>Cardamine bonariensis</i>					2.0			0.2
<i>Trifolium repens</i>					2.0			0.2

Fig. 13. Perfil idealizado de la zonación. Los valores de las comunidades se determinaron por la proporción en la cobertura relativa de sus biotipos con respecto al total, excluyendo los grupos sin clasificar; ◊: comunidad de *Panicum polygonatum*; *: comunidad de *Leersia hexandra*; ○: comunidad de *Spirodela intermedia* y *Utricularia gibba*.



mar hasta unos 1900 m.s.n.m., según los registros del Herbario Nacional Colombiano (COL).

Sub-comunidad I: Las especies con mayor cobertura relativa son *Mille-
ria quinqueflora* (8.3%) e *Impatiens balsamina* (5.5%). Esta sub-comunidad se establece con preferencia en lugares sombreados y representa además una transición a la vegetación terrestre.

Sub-comunidad II: Las especies con mayor cobertura relativa son *Leersia hexandra* (20.5%) y *Polygonum punctatum* (8.9%). Se presenta en lugares expuestos muy húmedos a pantanosos, y presenta transición a la comunidad de *Leersia hexandra*.

II. Comunidad de *Leersia hexandra*.

(Grupos, 21, 4, 1, 17, 10, 11, 5, 6, 7; tabla 3; figuras 4, 8, 11, 12, 13).

Ocupa el 40.2% del área inventariada, conformada por 9 grupos con 32 especies, en 74 cuadrados. La estructura esta formada por la cobertura relativa de los siguientes biotipos:

Hygrophyta	23.6%
Helophyta	
Gramínida	57.7%
Herbida	9.8%
Sagittariida	8.3%
Hyphydata	
Parvopotamida	0.2%
Mesopleustophyta	
Wolffiellida	0.2%

La especie dominante es *Leersia hexandra* con una cobertura relativa del 28.9%. Esta comunidad indica condiciones pantanosas y se establece en lugares que presentan un espejo de agua durante gran parte del año.

Leersia hexandra es una especie pantropical, que se encuentra en Colombia desde el nivel del mar hasta los 2.700 m.s.n.m., distribuida en los departamentos de Antioquia, Córdoba, Chocó, Cundinamarca, Santander y Tolima.

Sub-comunidad I: Las especies con mayor cobertura relativa son *Heteranthera reniformis* (22.9%), *Polygonum punctatum* (14.6) y *Panicum polygonatum* (13.2%). La sub-comunidad es típica de pantanos con una amplia distribución en el área.

Sub-comunidad II: Especies con una cobertura relativa alta son *Juncus densiflorus* (10.0%) y *Axonopus compressus* (7.6%). Es una variante de la anterior sub-comunidad que pasa directamente a la vegetación terrestre sin mucha influencia de *Panicum polygonatum*.

Tabla 3. Composición florística y participación cuantitativa (cobertura %) de las especies en los diferentes grupos para la comunidad de *Leersia hexandra*.

Especie	Sub-comunidad I				Sub-comunidad II				Cobertura relativa %
	Grupo 21	4	1	17	Grupo 10	11	5	6	
<i>Leersia hexandra</i>	45.0	48.6	50.2	39.3	71.8	73.3	51.7	64.0	28.9
<i>Polygonum punctatum</i>	0.6	4.0	0.9	62.9	2.7		5.0	2.0	4.9
<i>Panicum polygonatum</i>	24.4	21.1		16.4	19.1	16.7	10.0		7.7
<i>Kyllingia pumila</i>		1.1	0.9		14.5	13.3	10.0	4.0	3.2
<i>Axonopus compressus</i>		3.4			34.5	13.3	6.7	20.0	4.9
<i>Drymaria cordata</i>		0.6			9.1	6.7	31.7	20.0	4.7
<i>Pennisetum clandestinum</i>		0.6			5.5	3.3	13.3	10.0	6.0
<i>Commelina diffusa</i>	2.5	0.6			3.6		6.7	12.0	2.3
<i>Ranunculus flagelliformis</i>		0.6			3.6		3.3	4.0	0.9
<i>Jaegeria hirta</i>		0.6			4.5	3.3	1.7		0.8
<i>Impatiens balsamina</i>	0.6				1.8		6.7		0.7
<i>Heteranthera reniformis</i>	18.8	14.4	38.7	34.3	5.5		13.3	18.0	8.6
<i>Tibouchina ciliaris</i>		0.6			3.6	6.7	3.3		0.9
<i>Juncus densiflorus</i>					11.8	3.3	43.3	40.0	6.1
<i>Hydrocotyle bonplandii</i>					16.4	16.7	8.3	12.0	3.8
<i>Hyptis capitata</i>					16.4		21.7		2.7
<i>Carex albolutescens</i>							5.0		0.5
<i>Juncus effusus</i>		4.6	2.7						0.4
<i>Egeria densa</i>	28.8								1.7
<i>Millieria quinqueflora</i>	3.8								0.2
<i>Ludwigia palustris</i>					4.5	3.3	3.3	4.0	0.9
<i>Typha angustifolia</i>					0.9		13.3	18.0	1.9
<i>Trifolium repens</i>					10.0	6.7	6.7		1.4
<i>Juncus microcephalus</i>					2.7	3.3	10.0		1.0
<i>Eleocharis nodulosa</i>					18.2	36.7			3.3
<i>Eleocharis elegans</i>						3.3			0.2
<i>Pycnus rivularis</i>							3.3		0.2
<i>Thelypteris rudis</i>							3.3		0.2
<i>Desmodium cf. caripense</i>								2.0	0.1
<i>Polypogon elongatus</i>					0.9				0.1
<i>Pseudelephatopus spicatus</i>									6.7
<i>Riccia fluitans</i>									3.3

Al igual que la sub-comunidad anterior, el grupo 7, una población en la que domina *Pennisetum clandestinum* con una cobertura relativa del 32.3%, representa otra transición a la vegetación terrestre.

III. Comunidad de *Spirodela intermedia* y *Utricularia gibba*.

(Grupos 23, 24, 26, 27; tabla 4; figuras 6, 7, 10, 11, 12, 13).

Tabla 4. Composición florística y participación cuantitativa (cobertura %) de las especies en los diferentes grupos para la comunidad de *Spirodela intermedia* y *Utricularia gibba*.

Especie	Grupo				Cobertura relativa %
	23	24	26	27	
<i>Spirodela intermedia</i>	93.3	80.0	100.0	100.0	49.8
<i>Utricularia gibba</i>	49.3	56.0	96.0	20.0	29.5
<i>Lemna minuscula</i>	16.0		14.0		4.0
<i>Hygrophila guianensis</i>			2.0	40.0	5.6
<i>Polygonum punctatum</i>			28.0	10.0	5.1
<i>Eleocharis elegans</i>			8.0	26.7	4.5
<i>Heteranthera reniformis</i>			10.0		1.3

Ocupa un 15.2% del área muestreada y representa 4 grupos con 7 especies en 28 cuadrados. La estructura esta formada por la cobertura relativa de los siguientes biotipos:

Helophyta	
Gramínida	4.5%
Herbida	10.7%
Sagittariida	1.3%
Acropleustophyta	
Lemnida	53.8%
Mesopleustophyta	
Utricularida	29.5%

En ésta comunidad se mezclan dos sinusias. La una es dominada por *Spirodela intermedia* con una cobertura relativa del 49.8% entre la cual se puede encontrar a *Lemna minuscula* con una cobertura relativa del 4.0%. En muchas partes las raíces de éstas especies penetran en una densa maraña formada por *Utricularia gibba* (cobertura relativa 29.5%). En ocasiones trazos de ésta comunidad mixta, la cual se encuentra anclada entre la vegetación emergente de la

ribera, se desprende por la acción del viento y flota a la deriva. Muchos sitios muestran además una invasión secundaria por especies emergentes como lo son *Heteranthera reniformis*, *Polygonum punctatum* y *Mikania micrantha*.

En el área de estudio esta comunidad solamente se ha encontrado en una laguna cuyas aguas mantienen un alto contenido de materia orgánica en suspensión, lo cual indica condiciones eutróficas.

Spirodela intermedia, especie distribuida por Centro y Suramérica, es reportada para Colombia en los departamentos de Boyacá y Cundinamarca entre los 200 y 2.600 m.s.n.m. *Lemna minuscule* se encuentra en todo el Continente Americano y para Colombia en la gran mayoría de los departamentos que presentan un clima templado o frío. En cambio *Utricularia gibba* es una especie pantropical, distribuida en Colombia en los departamentos con un clima templado o frío.

Esta comunidad posiblemente haga parte de la asociación denominada *Spirodela-Utricularietum*. Las dos especies Acropleustophytas se han visto juntas en varios lugares de la Sabana de Bogotá (Asociación *Lemno-Spirodeletum*), muchas veces *Lemna minuscule*, erróneamente identificada como *Lemna minor*, hace parte de la asociación *Lemno-Azolletum filiculoides*.

IV. Poblaciones sin clasificar

(Grupos 15, 28, 9, 8, 25, 13, 12, 14; tabla 5; figuras 11, 12).

Los restantes grupos no aglomerados representan poblaciones que muestran, según la ordenación (figura 11), afinidad por una u otra comunidad o como puntos aislados. Así el grupo 15 se ubica dentro de la parte más acuática de la comunidad de *Panicum polygonatum*, con *Paspalum vaginatum* como especie dominante. Los grupos 9, 8 y 25 muestran su afinidad para la comunidad de *Leersia hexandra*, mientras que el 28 representa una población submuestreada de Hygrophytas, en la cual domina *Axonopus compressus*, especie común en los potreros de la región. Los grupos 12 y 13 determinan a su vez una población saliente que se establece en lugares con un espejo de agua durante la mayor parte del año. Tomados como unidad la especie dominante es *Hydrophila guianensis* y en menor grado *Eleocharis elegans* y *Polygonum punctatum*. Su fisionomía se puede apreciar en las figuras 5 y 9. La composición florística del grupo 14 muestra que se trata de una población de transición entre la vegetación emergente y flotante.

Por último hay que notar que la única planta sumergida y enraizada encontrada en la zona, *Egeria densa*, es una especie adventicia proveniente de la parte sur del cono americano, esta planta ha ocasionado grandes problemas en algunos embalses de Colombia y en particular en el Lago de Tota, en donde supuestamente ha provocado una disminución del flujo turístico interesado en los deportes acuáticos. En éste lago se reporta la especie como parte de

Tabla 5. Composición florística y participación cuantitativa (cobertura %) de las especies en los diferentes grupos para las poblaciones sin clasificar.

Especie	Grupo 15	28	9	8	25	13	12	14
<i>Polygonum punctatum</i>	32.0		5.0		20.0		55.4	20.4
<i>Panicum polygonatum</i>	56.0	20.0			19.2			12.7
<i>Carex polystachya</i>	16.0	10.0			8.3			8.2
<i>Paspalum vaginatum</i>	58.0				75.0			48.2
<i>Drymaria cordata</i>		15.0	5.0	26.7			3.1	
<i>Mikania micrantha</i>		17.5			11.7			10.0
<i>Tibouchina ciliaris</i>		20.0	3.3		0.8			
<i>Axonopus compressus</i>		100.0			3.3			
<i>Lycopodium cf. cernuum</i>		10.0						
<i>Commelina diffusa</i>			3.3			1.4		0.9
<i>Pennisetum clandestinum</i>			35.0	10.0				
<i>Leersia hexandra</i>			36.7	30.0				
<i>Typha angustifolia</i>			25.0	66.7				
<i>Hyptis capitata</i>			10.0	10.0				
<i>Polypogon elongatus</i>			1.7	1.7				
<i>Carex albolutescens</i>			20.0					0.9
<i>Juncus microcephalus</i>			40.0					
<i>Hydrocotyle bonplandii</i>			6.7					
<i>Impatiens balsamina</i>			8.3					
<i>Ranunculus flagelliformis</i>			1.7					
<i>Riccia fluitans</i>			1.7					
<i>Thelypteris rudis</i>			1.7					
<i>Juncus densiflorus</i>				63.3				
<i>Ludwigia palustris</i>				13.3				
<i>Pycnanthemum rivularis</i>				1.7				
<i>Hygrophila guianensis</i>					15.0	68.6	40.0	
<i>Eleocharis elegans</i>					35.0	17.1	38.5	
<i>Eleocharis nodulosa</i>					10.0		3.8	28.2
<i>Spirodela intermedia</i>					4.2			52.7
<i>Heteranthera reniformis</i>					4.2		32.3	
<i>Lemna minúscula</i>							12.3	8.2
<i>Cardamine bonariensis</i>							6.9	
<i>Spilanthes americana</i>							0.8	
<i>Utricularia gibba</i>								45.5
<i>Juncus effusus</i>								46.4

la asociación *Naja guadeloupensis-Egerietum densae*, descrita por Rangel & Aguirre (1983), bajo el nombre *Naja guadeloupensis-Elodetum canadensis*, la cual alcanza en ciertos lugares, hasta una profundidad de 8 m. y logra tapizar por completo el fondo del lago. También la he encontrado asociada con *Mayaca fluviatilis* en la Represa La Fe (Antioquia), aunque no en esas cantidades.

DISCUSION

El presente estudio se realizó con el fin de determinar y describir los tipos de comunidades que se establecen a lo largo de un gradiente terrestre-

acuático en una región escarpada con los cuerpos de agua representados principalmente por charcas temporales sobre suelos mal drenados, pequeños pantanos, estanques naturales y artificiales y una pequeña laguna.

Debido al evidente cambio de la vegetación a lo largo del gradiente y a la marcada heterogeneidad fruto de años de intervención humana, se optó por realizar el inventario mediante transectos en banda que atravesaban las diferentes zonaciones y estimar los valores de cobertura por medio de unidades muestrales puntuales. Para recuperar la información acerca de la zonación fue necesario subdividir la vegetación a lo largo del transecto en grupos ecológicos de tal forma que, conjuntos de cuadrados contuvieran un grupo de especies gregarias, el cual a su vez determinaría una zona del gradiente hídrico.

En muchos estudios fitosociológicos, sobre todo en la escuela Braun-Blanquetiana, se ha puesto gran énfasis en el concepto de área mínima y de homogeneidad. Estos son conceptos que plantean grandes problemas en su determinación y no tienen significación en la caracterización de las comunidades (Matteucci & Colma, 1982), sobre todo en zonaciones tan estrechas como las estudiadas, por lo cual no se han tomado en cuenta en el presente estudio. Se considera además que el modelo matemático propuesto por Crawford & Wishart (1967), hasta cierto punto establece un área mínima al reunir varios cuadrados que determinan especies ecológicamente relacionadas.

La ordenación de los grupos da resultados similares al de la aglomeración. En la clasificación, más que en la ordenación, se pueden reconocer tres comunidades dependientes de ciertas condiciones ambientales, estando determinadas por medio de una combinación de especies y sus valores cuantitativos. Los modelos matemáticos describen aquí únicamente una organización espacio-temporal puntual de los organismos a lo largo del gradiente.

Las comunidades, determinadas con bases en las especies dominantes, tienen, en general, una amplia distribución en la región y tal distribución puede explicarse por la tolerancia de las especies dominantes tanto a variaciones en las características microclimáticas y topográficas como a los eventos inducidos por la actividad humana y al pastoreo del ganado. Así mismo la dominancia de *Panicum polygonatum* y *Leersia hexandra* en las dos primeras comunidades se debe también en gran parte a la vigorosa propagación vegetativa por medio de estolones y rizomas que presentan éstas, lo cual les permite aumentar rápidamente su población, excluir a otros competidores y recuperarse prontamente de algún efecto de disturbio.

La discontinuidad que se observa en los datos se explica en base al riguroso gradiente ambiental estudiado y a la marcada dominancia que presenta una sola especie en cada comunidad. Es además de importancia el hecho de que casi un tercio de los grupos no muestren una definida aglomeración, determinando a su vez una distribución dispersa en el gráfico de ordenación. Por otro lado, y de acuerdo con Whittaker (1970), la discontinuidad también

refleja el régimen de disturbios existente en la región, el cual crea una serie de condiciones ambientales que determinan, de esta forma, el aspecto de mosaico presente en la vegetación. Estos regímenes establecen tanto una heterogeneidad espacial como temporal, y muchas veces constituyen una fuente de mortalidad para las especies componentes. Acentúan, además, la diversidad, y aumentan la heterogeneidad del medio y/o disminuyen localmente la dominancia de una o varias especies (Harper, 1977; Denslow, 1985). Los diferentes grupos no clasificados son en parte el resultado de esta heterogeneidad espacial y muestran los diferentes parches de vegetación, pero hay que tener en cuenta que la mayoría de ellos se fusionan a la estructura en su parte superior y en donde existe cierta distorsión en la jerarquía (Lambert, 1972; Matteucci & Colma, 1982), lo cual se hace evidente al comparar la posición de los grupos 15 y 25, 8 y 9, 12 y 13 con respecto a la ordenación.

Es conveniente tener en cuenta que desde un comienzo se aplicó un modelo matemático que busca "unidades discretas" en la vegetación, la ordenación deja apreciar un aspecto diferente de ésta y muestran los grupos en una gradación continua a lo largo del gradiente hídrico. Estos resultados apoyan el principio individualista de las especies y la continuidad de las comunidades (Gleason, 1926) con su resultante hipótesis del "continuum" (Curtis & McIntosh, 1951; Whittaker, 1951, 1970), la cual establece que la vegetación cambia gradualmente en el espacio y no se diferencia, excepto arbitrariamente, en entidades sociológicas o asociaciones. En Estados Unidos Swindale & Curtis (1957), estudiaron las comunidades acuáticas de Wisconsin con resultados parecidos; estos autores concluyen que no existe una asociación real entre las especies sino una completa independencia entre ellas y sus límites de tolerancia.

Las comunidades de macrófitos acuáticos ofrecen problemas conceptuales y metodológicos particulares debido a que presentan en muchos casos un nivel de organización más bajo con respecto a las terrestres y a que las poblaciones se caracterizan por la presencia de una sola especie dominante o por una combinación aparentemente casual en la composición específica de ellas. Igualmente muestran un mosaico inestable y complejo de especies, sobre todo en cuerpos de agua lóticos, el cual cambia continuamente de lugar en lugar y en el tiempo. Algunos autores la consideran como vegetación con una estructura muy sencilla, y la dividen *a priori* en varios estratos, para caracterizar las "asociaciones" de acuerdo con la especie dominante y su aspecto biotipológico. Otros rechazan este punto de vista, lo consideran demasiado subjetivo y de poca utilidad, sobre todo si se imponen compartimientos rígidos a un continuo de variación. De todas formas dichas "asociaciones" pueden representar un artificio útil para describir, a grandes rasgos, las características bióticas de los ecosistemas de un país, sin dejar que esto lleve la investigación a un indeseable formalismo, que podría crear además confusión, sobre todo en los trópicos y aún más en condiciones acuáticas en donde la taxonomía de las especies es todavía caótica debido en gran parte a los constantes cambios nomenclaturales. Los esquemas sintaxonómicos intuitivos más acepta-

dos hasta la fecha fueron evaluados por Feoli & Gerdol (1982), mediante diferentes modelos matemáticos aglomerativos, estos incluyen el ligamiento por unión promedio utilizado en el presente estudio, para concluir que en todos los casos los métodos numéricos son más eficientes y se pueden juzgar superiores a los intuitivos. Por otro lado considero que la técnica de ordenación polar podrá hacer respetable el análisis de comunidades acuáticas, sacándolo de lo mucho que ahora tiene de subjetivo. Recomendación parecida ya fue expresada anteriormente por Vargas & Zuluaga (1986) para la vegetación de los páramos, aunque con el objetivo de corroborar las unidades de vegetación derivadas por la metodología de Braun-Blanquet y precisar mejor los límites entre la sintaxis. Por último se confirma una vez más lo anotado por Greig-Smith (1983) de que tanto los modelos de ordenación como de clasificación retienen o ignoran cierta información, por lo cual es aconsejable analizar los datos mediante diferentes técnicas y aumentar así la efectividad en la descripción e interpretación de las comunidades vegetales.

Durante el presente trabajo se ha descrito la zonación existente a lo largo del gradiente terrestre-acuático. En varias publicaciones actuales ésta zonación ha sido equiparada con una hidroserie o proceso sucesional, aún sin tener evidencia directa alguna del cambio implícito, expresando así la idea de un proceso unidireccional. Estudios realizados en diferentes ecosistemas acuáticos han mostrado que tal comparación pocas veces es aplicable (por ej. Daubenmire, 1968; Hogeweg & Brenkert, 1969; Drury & Nisbet, 1973; Hutchinson, 1975; Lugo, 1980; Wheeler, 1984; entre otros), y si adicionalmente se toman en cuenta los efectos de disturbios y fluctuaciones ambientales, los cuales moldean la estructura de la comunidad, dicho proceso sucesional es aún más difícil de predecir (Pickett & White, 1985). Por tanto únicamente el conocimiento detallado acerca del cambio y, mejor, la velocidad del cambio, pueden confirmar que una secuencia espacial representa también un ejemplo de sucesión ecológica (Spence, 1982). Con base en lo expuesto, será entonces demasiado especulativo y arriesgado trasladar las comunidades descritas o el perfil de zonación, del presente estudio, a un esquema sucesional.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mis agradecimientos a la bióloga Luz Elena Velásquez por la colaboración prestada durante la fase de campo; a los botánicos Roberto Jaramillo M., Edgar Linares, María Teresa Murillo y Polidoro Pinto E. del Herbario Nacional Colombiano (COL) por su ayuda en la identificación de algunos ejemplares; y al biólogo Silvio Zuluaga del Jardín Botánico "José Celestino Mutis" por sus comentarios al manuscrito.

REFERENCIAS

- BEALS, E.W. 1984. Bray-Curtis ordination: An effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Adv. Ecol. Res.* 14: 1-55.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. Fitosociología. Bases para el estudio de las comunidades vegetales. Editorial Blume, Madrid. 820 pp.
- BRAY, J.R. & CURTIS, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.* 27: 325-349.
- CLEEF, A.M. 1981. The vegetation of the páramos of the Colombian Cordillera Oriental. *Diss. Bot.* 61, Cramer, Vaduz. 320. pp.
- & HOOGHIESTR, H. 1984. Present vegetation of the area of the high plain of Bogotá. In: H. Hooghiemstra (author). Vegetational and climatic history of the high plain of Bogotá, Colombia: A continuous record of the last 3.5 million years, pp. 42-66. *Diss. Bot.* 79, Cramer, Vaduz.
- , RANGEL-CH. & SALAMANCA, S. 1983. Reconocimiento de la vegetación de la parte alta del transecto Parque Los Nevados. En: T. van der Hammen, A. Pérez P. & P. Pinto E. (eds.). Estudios de ecosistemas tropandinos. I. La Cordillera Central colombiana, transecto Parque Los Nevados (Introducción y datos iniciales), pp. 150-173. Cramer, Vaduz.
- CRAWFORD, R.M.M. 1969. The use of graphical methods in classification. In: A.J. Cole (ed.). Numerical taxonomy, pp. 32-41. Academic. Press, London.
- & WISHART, D. 1967. A rapid multivariate method for the detection and classification of groups of ecologically related species. *J. Ecol.* 55: 505-524.
- 1968. A rapid classification and ordination method and its application to vegetation mapping. *J. Ecol.* 56: 385-404.
- CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Rev. Acad. Col. Cien. Exac. Fis. Nat.* 10 (40): 221-264.
- CURTIS, J.T. & McINTOSH, R.P. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32 (3): 476-496.
- DAUBENMIRE, R. 1968. Plant communities. A textbook of plant synecology. Harper & Row, New York. 300 pp.
- DENSLOW, J.S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. In: S.T.A. Pickett & P.S. White (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics, pp. 307-323. Academic Press, Orlando.

- DONATO, J. CH., DUQUE, S.R. & MORA-OSEJO, L.E. 1987. Estructura y dinámica del fitoplancton de la Laguna de Fúquene. *Rev. Acad. Col. Cien. Exac. Fis. Nat.* 16 (62): 113-144.
- DRURY, W. & NISBET, I.C.T. 1973. Succession. *J. Arnold Arbor.* 54 (3): 331-368.
- DUGAND, A. 1973. Elementos para un curso de geobotánica en Colombia. *Cespedesia* 2 (6, 7): 139-479.
- EIDT, R.C. 1952. La climatología en Cundinamarca. *Rev. Acad. Col. Cien. Exac. Fis. Nat.* 8 (32): 489-503.
- ESPINAL, L.S. & MONTENEGRO, E. 1963. Formaciones vegetales de Colombia. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi", Bogotá. 201 pp.
- FEOLI, E. & GERDOL, R. 1982. Evaluation of syntaxonomic schemes of aquatic plant communities by cluster analysis. *Vegetation* 49 (1): 21-27.
- FRANCO, P., RANGEL-CH., O. & LOZANO, G. 1986. Estudios ecológicos en la Cordillera Oriental. 2. Las comunidades vegetales de los alrededores de la Laguna de Chingaza (Cundinamarca). *Caldasia* 15 (71-75): 219-248.
- GALLO, J. 1977. The environmental facies analysis of selected tertiary and cretaceous outcrops along the Villeta-Honda road. In: Col. Soc. of Geol. and Geof. (eds.). *Geological field-trips Colombia 1959-1978*, pp. 471-487. Editorial Geotec, Bogotá.
- GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bul. Torrey Bot. Club* 53: 7-26.
- GOODALL, D.W. 1978. Numerical classification. In: R.H. Whittaker (ed.). *Classification of plant communities*, pp. 247-286. Dr. W. Junk bv Pub., The Hague.
- GREIG-SMITH, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. 3th. ed., University of California Press, Berkeley. 359 pp.
- HARPER, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London, 892 pp.
- HOGEWEG, P. & BRENKERT, A.L. 1969. Structure of aquatic vegetation: A comparison of aquatic vegetation in India, The Netherlands and Czechoslovakia. *Trop. Ecol.* 10: 139-162.
- HUTCHINSON, G.E. 1975. *A treatise on limnology*, Vol. III. Limnological botany. John Wiley & Sons, New York. 660 pp.
- IGAC. 1979. Estudio semidetallado de suelos de la parte plana de los municipios de Armero, Honda y general de Guaduas, Villeta, Sasaima, Albán y parte de Facatativá. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi", Bogotá. 669 pp.

- LAMBERT, J.M. 1972. Theoretical models for large-scale vegetation survey. In: J.N.R. Jeffers (ed.). *Mathematical models in ecology*, pp. 87-109. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- LUGO, A.E. 1980. Mangrove ecosystems: Successional or steady state? *Biotropical* 12 (Suppl.): 65-72.
- MATTEUCCI, S.D. & COLMA, A. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Monografía No. 22, O.E.A., Washington. 168 pp.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, New York. 547 pp.
- ORLOCI, L. 1978. *Multivariate analysis in vegetation research*. 2nd. ed. Dr. W. Junk bv Pub., The Hague. 451 pp.
- PICKETT, S.T.A. & WHITE, P.S. 1985. Patch dynamics: A synthesis. In: S.T.A. Pickett & P.S. White (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, pp. 371-384. Academic Press, Orlando.
- RANGEL-CH., O. & AGUIRRE, J. 1983. Comunidades acuáticas altoandinas. I, Vegetación sumergida y de ribera en el Lago de Tota, Boyacá, Colombia. *Caldasia* 13 (65) 719-742.
- CLEEF, A.M., VAN DER HAMMEN, T. & JARAMILLO, R. 1982. Tipos de vegetación en el transecto Buritaca-La Cumbre, Sierra Nevada de Santa Marta (entre 0 y 4.100 m.s.n.m.). *Colombia Geográfica* 10 (1): 1-21.
- SCHMIDT-MUMM, U. 1986. Aspectos fitosociológicos de un estanque en la Cordillera Oriental de Colombia (Albán, Cundinamarca). Tesis de grado. Depto. de Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá. 114 pp.
- SPENCE, D.H.N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Adv. Ecol. Res.* 12: 37-125.
- SWINDALE, D.N. & CURTIS, J.T. 1957. Phytosociology of the larger submerged aquatic plants in Wisconsin. *Ecology* 38: 397-407.
- THOURET, J.C. 1981. Mapa geomorfoestructural de los Andes Colombianos. Memoria explicativa. Instituto Geográfico "Agustín Codazzi", Bogotá. 40 pp.
- VARGAS, O. & ZULUAGA, S. 1986. Clasificación y ordenación de comunidades vegetales de páramo. *Pérez-Arbelaesia* 1 (2): 125-143.
- WALTER, H. 1973. *Vegetation of the earth in relation to climate and the eco-physiological conditions*. Springer Verlag, New York. 237 pp.

- WESTHOFF, V. & VAN DER MAAREL, E. 1978. The Braun-Blanquet approach. In: R. H. Whittaker (ed.). Classification of plant communities, pp. 287-399. Dr. W. Junk bv Publ., The Hague.
- WESTLAKE, D.F. 1975. Macrophytes. In: B.A. Whitton (ed.). River ecology, pp. 106-128. University of California Press, Berkely.
- WHEELER, B.D. 1984. British fens: A review. In: P. Moore (ed.). European mires, pp. 237-281. Academic Press, London.
- WHITTAKER, R.H. 1951. A criticism of the plant association and climatic climax concepts. *Northwest Sic.* 25 (1): 17-31.
- 1970. The population structure of vegetation. In: R. Tüxen (ed.). Gesellschaftsmorphologie, pp. 39-59. Ber. Symp. Int. Ver. Vegetationskunde, Rinteln 1966. Dr. W. Junk bv Pub., The Hague.
- WIJNINGA, V. & VINK, R. 1986. Botany and ecology of Laguna de la Herrera (Colombia). Internal report No. 215, University of Amsterdam. 59 pp.
- ZULUAGA, S. 1987. Observaciones fitoecológicas en el Darien colombiano. I. Parque Nacional Natural Los Katios. *Pérez-Arbelaezia* 1 (4): en imprenta.