



**UNIVERSIDAD CENTRAL
DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

**Caracterización florística, estructural y edáfica de
un herbazal halófilo en la Laguna La Reina, estado
Miranda**

Trabajo Especial de Grado presentado
ante la Ilustre Universidad Central de
Venezuela por el Bachiller Yamilex Karen
Avendaño Acosta como requisito parcial
para optar al título de Licenciado en
Biología.

Tutores:
Dra. Lourdes María Suárez Villasmil
Lic Irene Carolina Fedón Chacón

CARACAS-VENEZUELA

Octubre 2014

Introducción

Los humedales son sistemas complejos que exhiben una gran variabilidad espacial (Reddy, 1993) y están en cambio permanente (Maltby y Barker, 2009), lo que se refleja en la composición y dinámica de sus comunidades, tanto vegetales como animales (Mitsch y Gosselink, 2007). Según la propuesta de la convención internacional Ramsar, los humedales son ecosistemas con dependencia a los regímenes acuáticos, naturales o artificiales, permanentes o temporales, lénticos o lóticos, dulces, salobres o salados, incluyendo las extensiones marinas hasta el límite más profundo de los fanerógamas marinas y/o arrecifes coralinos, o en su ausencia, hasta los seis metros de profundidad, medidos en marea baja (Rodríguez, 1999). Este concepto, a pesar de ser muy específico, no abarca en su plenitud todas las características y procesos asociados con los humedales, que si bien se encuentran ubicados entre ecosistemas acuáticos y terrestres, sus características y su biota, no se corresponden ni con la de ambientes acuáticos, ni con las de ambientes exclusivamente terrestres (Mitsch y Gosselink, 2000), sino que por el contrario determinan un ecosistema completamente distinto.

Estos sistemas son importantes por sus distintos aportes. En primer lugar, intervienen en la dinámica del carbono atmosférico, por dos razones: La primera, los humedales captan el anhídrido carbónico (CO_2) que posteriormente transforman en productos orgánicos a través de la fotosíntesis. En particular, la mayoría de los humedales están dominados por plantas emergentes (Gordon, 1998; Mitsch y Gosselink, 2007; Suárez-Villasmil, 2010) las cuales son muy productivas y crecen en ambientes con elevado suministro de nutrientes y bajo estrés hídrico (Gordon, 2001). La segunda razón, es que los humedales secuestran el carbono en el suelo, que es aportado por los residuos orgánicos de las plantas (Hernández, 2010) en un ambiente donde la alta productividad, las condiciones anóxicas y suelos generalmente mal drenados, conducen a la prevalencia de tasas de descomposición muy bajas (Collins y Kuehl, 2000; Torres y col., 2013). Estas características los identifican como sumideros de carbono, lo

que eleva su importancia a nivel ambiental, ya que el CO₂ es un gas con efecto invernadero, que contribuye con el calentamiento global.

Por otro lado, los humedales mejoran la calidad del agua, reducen los efectos de inundaciones, sequías y erosión, además de constituir reservas naturales de biodiversidad, (Bloom y col., 1996; Mitsch y Gosselink, 2007) y al hablar de biodiversidad, no solo es referente a especies, sino también a procesos (Mitsch y Gosselink, 2007). Los humedales también retienen materia orgánica y sedimentos (Mitsch y Gosselink, 2007) y aumentan la capacidad de aprovechar el agua, ya que en ausencia de vegetación el agua se pierde por escorrentía (Gordon, 2003). Por todas estas razones, fue creada la Convención Internacional Ramsar con el objetivo de preservar y fomentar el uso racional de los humedales mediante acciones locales, regionales y nacionales (Rodríguez, 1999). Nuestro país es signatario de esta convención y se han decretado cinco sitios protegidos por este tratado: 1) el Refugio de Fauna Silvestre Cuare, 2) el Parque Nacional Laguna de Tacarigua, 3) el Refugio de Fauna Silvestre y Reserva de Pesca Ciénaga los Olivitos, 4) el Parque Nacional Laguna de la Restinga y 5) el Parque Nacional Archipiélago Los Roques (Ramsar, 2014). Sin embargo, muchas otras áreas del país, en especial en el estado Miranda, presentan numerosos ecosistemas de este tipo, cuyas especies podrían estar amenazadas por el creciente desarrollo de actividades antrópicas, principalmente urbanas, recreativas, agrícolas y ganaderas (Suárez-Villasmil y col., 2013), lo que motivó el interés en el desarrollo de estudios de investigación en esta área, comenzando por un inventario de los humedales presentes (Suárez-Villasmil y col., 2013) y posteriormente preparando investigaciones más detalladas, como la que se presenta en este trabajo y que están basadas en el estudio de la vegetación herbácea y sus asociaciones con el factor abiótico.

Aunque los humedales puedan verse como una transición entre ambientes puramente terrestres y totalmente acuáticos, este paso crea condiciones abióticas muy distintas a las de ambos tipos de ambientes, y es esto lo que permite encontrar especies y procesos únicos que los posicionan como sistemas de alta

biodiversidad y de alta productividad, la cual es a su vez influenciada por las condiciones climáticas, las especies vegetales, la disponibilidad de nutrientes y el hidroperíodo (Mistch y Gosselink, 2000), que es un factor muy importante a tener en cuenta porque afecta la frecuencia, intensidad, profundidad y duración de la inundación (Maltby y Baker, 2009).

Los cambios que produce la inundación tienen efecto sobre la humedad, pH y en general sobre las condiciones del suelo, lo que modifica la vegetación (Ponnamperuma, 1984), tanto a nivel de su estructura (Gordon y col., 2007) como de su composición (Gordon y col., 2001; Suárez-Villasmil, 2010). Esto se produce porque al permanecer los suelos inundados por cierto período de tiempo, se crean condiciones anóxicas (Reddy y De Laune, 2008) donde las plantas no solo tienen baja disponibilidad de oxígeno, sino que enfrentan también cambios en la disponibilidad de los nutrientes (Mistch y Gosselink, 2000). No cualquier tipo de planta puede ocupar exitosamente un ambiente así, y es precisamente esta la principal característica de las plantas que crecen en los humedales, las cuales presentan adaptaciones que les permiten desarrollarse óptimamente en medios variables (Sculthorpe, 1971), y que cambian tanto como el hidroperíodo lo determine (Suárez-Villasmil, 2010). Para ello cuentan con adaptaciones como la succulencia, excreción de sales y ajuste osmótico intracelular (Tezara y col., 2003).

De acuerdo con lo anterior, el tipo de vegetación en estos ambientes es muy característica, porque cada espacio está compuesto por especies capaces de tolerar cierta combinación de condiciones abióticas. Esto hace que las especies se ubiquen en sitios específicos y que al observar el paisaje se aprecien “parches” o franjas homogéneas (Gordon, 1998) que se diferencian de aquellas donde hay otras condiciones. Este tipo de patrón se conoce como zonación (Sculthorpe, 1971; Maltby y Barker, 2009) y se refiere a la distribución diferencial de las especies dependiendo de su tolerancia a las características edáficas (Suárez-Villasmil, 2010) o a otros factores, como se verá más adelante. Estos patrones de zonación reproducen espacialmente una sucesión ecológica (Hutchinson, 1957;

Sculthorpe, 1971) y son muy evidentes cuando los factores abióticos cambian drásticamente en pocos metros (Suárez-Villasmil, 2010).

La zonación no solo está asociada con el grado de anaerobiosis del suelo (Gordon y col., 2001), humedad en el suelo y fluctuaciones en el nivel de agua (Gordon y col., 2001), también puede producirse por cambios de salinidad (Barreto, 2008) y por factores bióticos como la quema, el pastoreo (Gordon y col., 2001) y la competencia (Gleen-Lewin y van der Maarel, 1992). Aunque algunas de estas condiciones no siempre son fáciles o posibles de medir, en el presente trabajo se presenta una descripción de un herbazal inundable cercano a un ecosistema marino, en el que fueron medidos una serie de factores en el suelo, los cuales se piensa pueden estar relacionados con la composición florística de la vegetación así como sus atributos estructurales.

Objetivos

❖ **Objetivo General**

El presente trabajo tiene como objetivo general caracterizar la composición de especies, atributos estructurales y suelos de un herbazal halófilo en la Laguna La Reina. Para ello, se propusieron los siguientes objetivos específicos:

❖ **Objetivos Específicos**

- 1) Determinar la composición florística de un herbazal halófilo en la Laguna La Reina.
- 2) Cuantificar la cobertura y biomasa de un herbazal halófilo en la Laguna La Reina.
- 3) Caracterizar el suelo de un herbazal halófilo en la Laguna La Reina y determinar si las variables edáficas están asociadas con la composición, cobertura y biomasa de la vegetación.

Pregunta

La interrogante que se desea responder con la realización de este trabajo es: ¿Las variables hidroedáficas registradas son determinantes en la forma como se distribuyen las especies vegetales presentes en las parcelas establecidas en el herbazal?

Área de estudio

El área de este estudio corresponde a un herbazal ubicado a menos de un Kilómetro de la Laguna La Reina en el estado Miranda, entre las poblaciones de Higuerote ($10^{\circ}29'15''$ N, $66^{\circ}06'00''$ W) y Carenero ($10^{\circ}32'15''$ N, $66^{\circ}32'15''$ W); ocupando un área de 1 km^2 (Google Inc. 2013). El sector estudiado está ubicado aproximadamente a una latitud de $10^{\circ}31'N$ y longitud de $66^{\circ} 07' W$; con una elevación de 3 msnm, en un sector conocido como Loma de Viento (Figura 1).

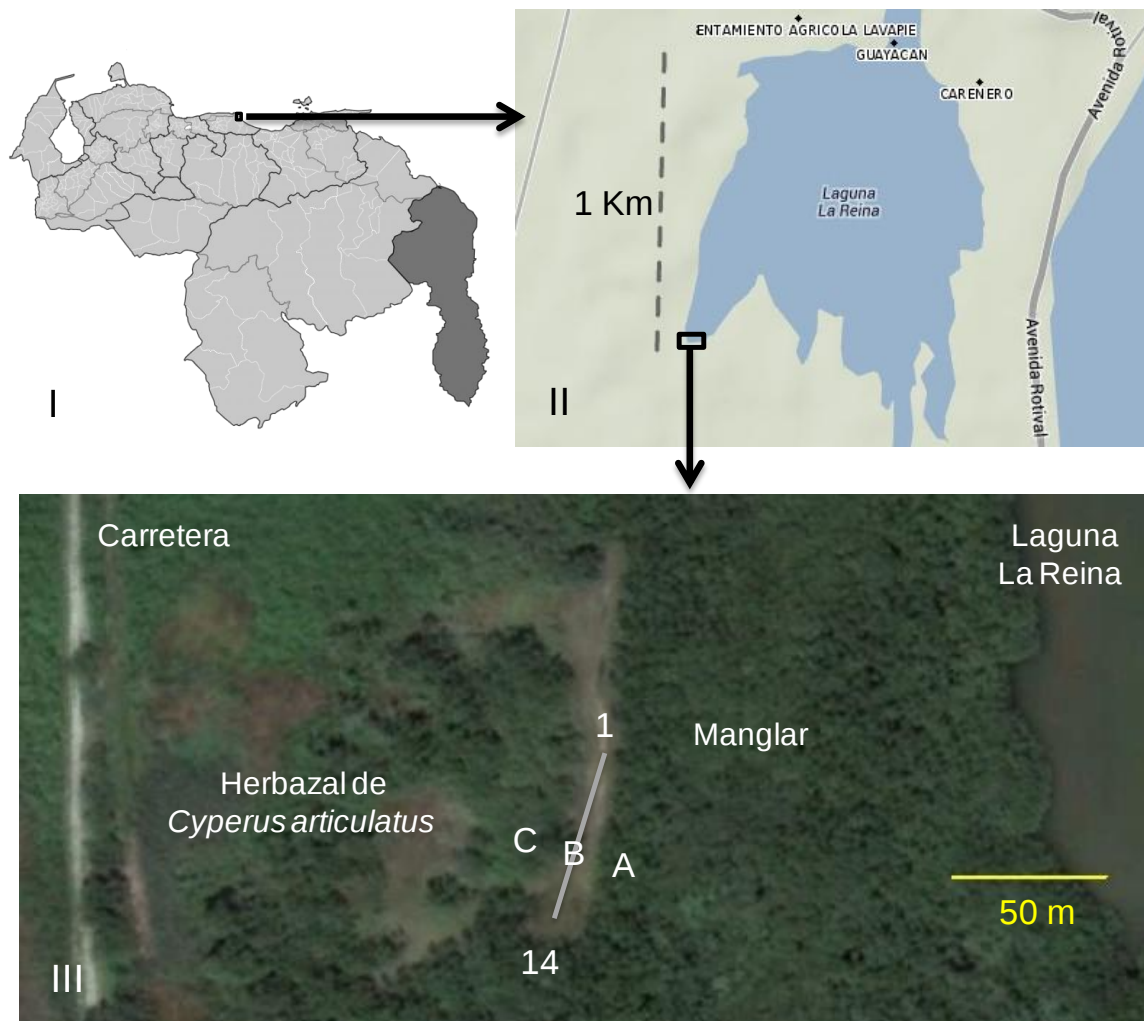


Figura 1. Ubicación del área de estudio en las inmediaciones de la Laguna La Reina en el estado Miranda. Figura realizada a partir de imágenes tomadas de: I - www.venciclopedia.com. II - Sistemas.miranda.gob.ve y III: Google Earth (Google Inc. 2013), a una altura de 382 m. Las denominaciones 1 al 14 y A, B, C sólo orientan la ubicación de las muestras y no es propósito presentarlas a escala.

El clima es biestacional con un período de lluvia entre agosto y diciembre y una precipitación promedio anual de 1135 mm (Barreto y col., 2001). Esta laguna costera pertenece al Área Bajo Régimen de Administración Especial (ABRAE) del litoral barloventeño, la cual es considerada como alta prioridad para su reglamentación por el Ministerio del Poder Popular para el Ambiente. La vegetación está conformada por manglares litorales y estuarinos y áreas intermareales cubiertas por vegetación halófila, así como lagunas costeras. En la actualidad, los bosques que rodean la laguna, han estado bajo una intensa presión antrópica debido al desarrollo turístico y recreacional de la región (Barreto y col., 2001).

En cuanto a la clasificación de los humedales, hay distintos sistemas mediante los cuales se puede obtener una clasificación, entre los más destacados se encuentran los de Cowardin y el de Ramsar. Según Cowardin hay más de una clasificación, en cuanto a la clasificación paisajística que parte de unidades de paisaje y las relaciones funcionales de sus componentes (http://www.inbio.ac.cr/es/biod/minae/Estudio_Pais/estudio/cap2-b.html [consulta en línea 12 sept 2014]) el humedal objeto de este estudio se puede considerar una llanura de inundación, mientras que la clasificación de sistemas ecológicos lo clasificaría como estuarino. La convención Ramsar ha adoptado un sistema Ramsar de clasificación que incluye 42 tipos, agrupados en 3 categorías (humedales marinos y costeros, humedales continentales y humedales artificiales) (<http://www.ramsar.org/pdf/lib/manual6-2013-sp.pdf> [Consulta en línea 12 sept 2014]) donde el humedal de este estudio entra en la categoría de humedales continentales, específicamente en el tipo de: llanuras de inundación que incluye varios tipos de humedales como praderas y sabanas, entre otros.

Metodología

❖ Trabajo de Campo

El muestreo (14, 15 y 16 de agosto de 2013) se realizó en una zona adyacente a la Laguna La Reina dominada por especies herbáceas, donde se definió una transecta en un área lo suficientemente extensa a lo largo del herbazal halófito sobre la cual se consideraron 14 puntos, con una separación de 4m. En cada punto se colocaron perpendicularmente tres parcelas de 1 m² que se denominaron A, B y C, con una separación vertical entre ellas de 2 m; de esta manera por cada punto hubo tres parcelas identificadas como 1A, 1B, 1C, 2A, 2B... y así sucesivamente hasta 14C. En total fueron colocadas 42 parcelas (Figura 2). La ubicación general de las direcciones en la que se orientan los puntos y las parcelas (Figura 1) responde a la intención de evaluar la existencia de dos gradientes: en primer lugar, el que está orientado en la dirección en la que el herbazal alcanza su mayor extensión (puntos de muestreo), en dirección perpendicular al borde de la Laguna La Reina, y en segundo lugar, en un gradiente paralelo a la costa de la laguna La Reina, en el que las parcelas A están más cerca y las C, más lejos de la laguna.

Una vez colocada la parcela lo primero a realizar fue la toma de una fotografía de la parcela, aproximadamente desde 2 m de altura y procurando una vista lo más perpendicular posible a la superficie, con el propósito de tener información de respaldo de la misma antes de efectuar el muestreo.

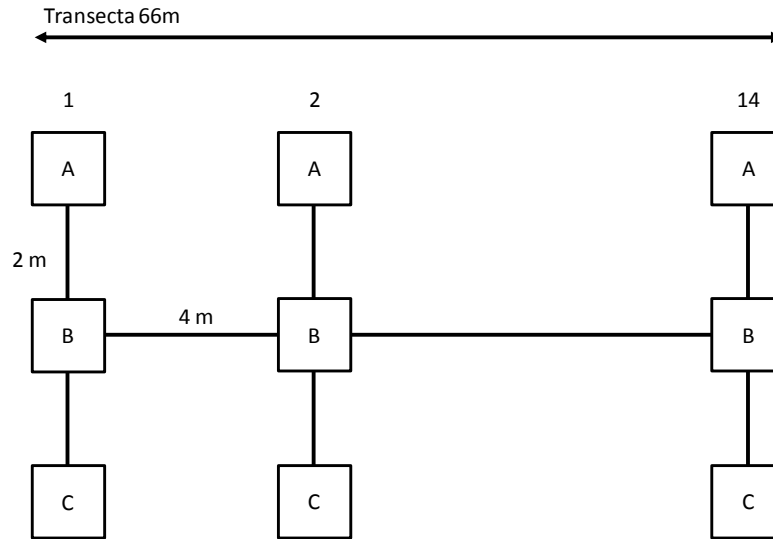


Figura 2. Esquema de muestreo en el cuál se puede observar la ubicación de las parcelas (A, B y C) en cada uno de los puntos (1 al 14) a lo largo de todo el transecto de 66 m.

Muestreo del agua

Dentro de cada unidad muestral de 1 m² y en posición concéntrica a ésta, se colocó una sub-parcela, o unidad más pequeña (50 x 50 cm²) para ubicar los puntos en los que se colectarían las muestras de agua intersticial (cuatro esquinas de dicha sub-parcela). Esta numeración (1 a 4) se hizo empezando siempre por la esquina superior izquierda, y siguiendo en sentido horario (Figura 3).

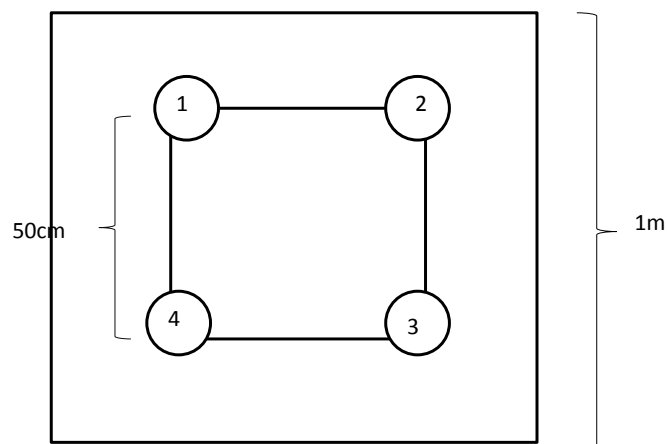


Figura 3. Esquema donde se observa la parcela más pequeña que se tomó como medida para ubicar los puntos para la toma del agua intersticial (1, 2, 3 y 4).

Para tomar la muestra (Figura 4) se utilizó un dispositivo consistente en un tubo de aluminio con múltiples perforaciones a lo largo del mismo, en cuyo extremo se conectó una manguera. Al final de la manguera se ejerció una succión con una inyectora de 60 mL de modo de extraer a presión el agua intersticial. El agua colectada se almacenó en frascos previamente lavados y rotulados.



Figura 4. Toma de muestra de agua intersticial.

También se midió la profundidad de la lámina de agua en cada una de las parcelas, en caso de estar presente. Esto se hizo con una cinta métrica de apreciación 0,1 cm.

Muestreo del suelo

En el centro de cada parcela de 1 m² y con un barreno, se tomó una muestra de suelo superficial entre los 0 cm y 20 cm de profundidad (Figura 5). Con esta muestra se determinó la textura, conductividad específica, la salinidad, el pH, el porcentaje de materia orgánica, carbonatos totales y el color del suelo, con una metodología que será especificada más adelante. Para medir la densidad aparente del suelo, fue utilizado un cilindro de policloruro de vinilo (PVC) de diámetro 5 cm y altura 10 cm, el cual fue insertado en el suelo a nivel del punto central de la unidad muestral. Posteriormente este cilindro fue retirado con mucho cuidado, manteniendo intacto el cilindro de suelo que se generó en su interior, apartando el material externo al cilindro y evitando presionar la muestra contenida en su interior. El cilindro extraído fue almacenado en bolsas de plástico previamente rotuladas para su posterior tratamiento.



Figura 5. Toma de la muestra de suelo con tubo de PVC y barreno.

Para determinar la presencia de carbonatos en el suelo, se aplicó la prueba de reacción al Ácido Clorhídrico (HCl) (Casanova, 2005). Para ello se tomó una cantidad de suelo en la palma de la mano, se le añadieron unas gotas de HCl al 10% y se hizo una mezcla con el suelo (Figura 6). Posteriormente se observó la cantidad de suelo que quedó luego de la reacción y se asignó un valor del 1 al 4 en una escala ordinal, donde 4: 0% – 25 % de suelo remanente después de la reacción, 3: 25% – 50 % de suelo remanente después de la reacción y así sucesivamente para los niveles 2: 50% – 75% y 1: 75% – 100%, de forma que el valor de la escala es mayor cuanto menos material queda después de la reacción.



Figura 6. Reacción al HCl en escala cualitativa (4: 0% – 25 %, 3: 25% – 50 %, 2: 50% – 75%, 1: 75% – 100%).

Muestreo de la vegetación

En cada parcela se estimó el porcentaje de cobertura (aérea) total y por especie. Las parcelas de 1 m² tuvieron subdivisiones de 25cm² para tomar los datos de cobertura de una manera más precisa (Figura 7).



Figura 7. Parcela de 1 m² con subdivisiones de 25 cm² utilizada para el registro detallado de la cobertura total y por especie.

En cada punto de muestreo se realizó la recolección de biomasa de acuerdo con un muestreo sistemático que permitió seleccionar una unidad de biomasa por cada punto de la transecta, obteniendo un total de 14 muestras (Figura 8). Para ello se utilizó una unidad muestral de 50 x 50 cm² que se colocó en la esquina superior izquierda de la unidad muestral de 1 m². Una vez ubicada la parcela, se procedió a cortar todo el material en pie presente, el cual fue colocado en una bolsa de papel previamente rotulada. El material cosechado fue pesado inmediatamente para registrar el peso fresco antes que las plantas comenzaran a deshidratarse.

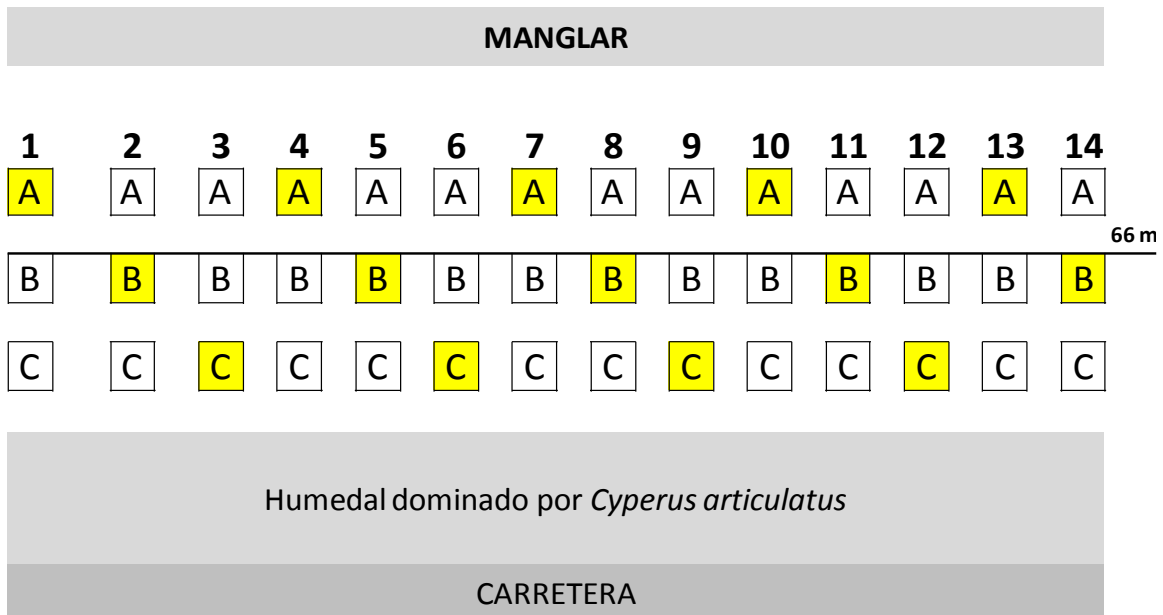


Figura 8. Esquema de muestreo donde se sombrean las parcelas en las cuales se realizó la colecta de la biomasa, y ubicación relativa de las parcelas en relación con un humedal dominado por *Cyperus articulatus* y la carretera de acceso.

Adicionalmente se realizó una colecta de muestras botánicas de las especies presentes en las parcelas de acuerdo con los métodos tradicionales de recolección, prensado y secado para su posterior identificación. Este material fue numerado, descrito, almacenado en papel periódico y colocado en una prensa (Figura 9) y las muestras, una vez identificadas, fueron depositadas en el Herbario Nacional de Venezuela.



Figura 9. Prensado de las muestras botánicas.

❖ Análisis de Laboratorio

Procesamiento del agua

A las muestras de agua intersticial se les determinó la salinidad con un refractómetro digital. Para ello se tomaron 200 μL de agua con una micropipeta y se colocaron en el prisma del mismo, procediendo a registrar la medición.

Procesamiento del suelo

Las muestras de suelo tomadas con el barreno y las muestras de los cilindros de PVC para la determinación de la densidad aparente, fueron pesadas en una balanza de 0,01 g de apreciación, luego fueron colocadas en una estufa a una temperatura de 55°C. El peso de este material fue monitoreado semanalmente hasta verificar que alcanzaron un peso constante. Luego de esto, las muestras se disgregaron y tamizaron (cedazo de diámetro 2 mm) para trabajar con la fracción de suelo cuyas partículas son menores a este tamaño (Figura 10).



Figura 10. Materiales utilizados para la obtención de la fracción menor a 2 mm del suelo, con la cual se realizaron los análisis.

La densidad aparente fue determinada para el contenido de cada cilindro de PVC. Este valor se calculó a través de la relación entre la masa seca de la muestra y el volumen ocupado, de acuerdo con la siguiente expresión:

$$Densidad\ aparente = \frac{peso\ seco\ (g)}{volumen\ del\ cilindro\ (cm^3)}$$

El pH, la salinidad y la conductividad específica se determinaron rehidratando 3 g de suelo seco en 15 mL de agua deionizada (relación 1:5). La suspensión se agitó manualmente durante 5min y luego se dejaron en reposo por 14 h; transcurrido el tiempo se midió en el sobrenadante el pH, la salinidad y la conductividad, con un pH-metro marca HANNA (Figura 11).



Figura 11. Instrumentos utilizados para la medición de pH, salinidad y la conductividad específica.

La textura de los suelos (Figura 12) se determinó por el método del hidrómetro (Bouyoucos, 1962). Para ello se pesaron 100 g de suelo seco al cual se le añadieron 50 mL de pirofosfato de sodio ($Na_4P_2O_7$) al 0,02 N. Esta suspensión se dejó en reposo 15 min, posterior a lo cual se añadieron 150 mL de agua y se trasvasó a un mezclador eléctrico, para agitar por 15 min más. Transcurrido el tiempo, la mezcla fue colocada en un cilindro graduado de 1 L, teniendo en cuenta no dejar ningún residuo en el envase del mezclador, y se aforó con agua destilada. Finalmente se midió la gravedad específica (g/L) con un hidrómetro de alta sensibilidad, así como la temperatura de la solución a los 40 seg, 2 h y 24 h. El cilindro se cubrió con una bolsa plástica y se agitó la solución hasta tener todas las

partículas en suspensión para proceder a realizar la primera medición (10 seg). El blanco para este procedimiento se preparó con 50mL de pirofosfato de sodio 0,02N llevándolo a 1 L con agua destilada.

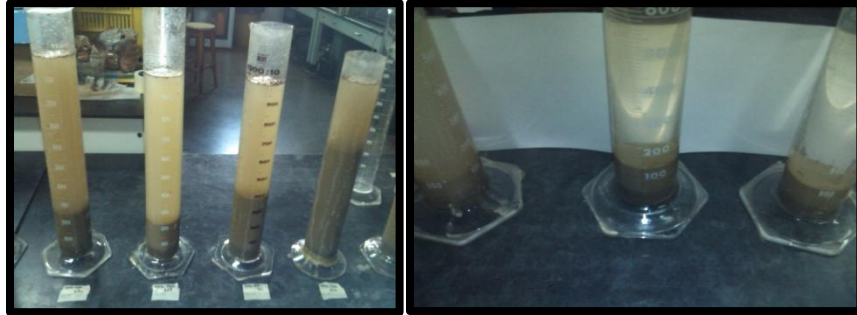


Figura 12. Determinación de la textura del suelo a través del método del hidrómetro.

Se corrigieron las lecturas de la gravedad específica con la temperatura según la siguiente expresión:

$$Lectura\ real = medida\ leída\ (g/L) + (temperatura\ medida\ (°C) - 20°C) \times 0,36\ g/L°C$$

Los cálculos del porcentaje de arena, limo y arcilla se realizaron con las siguientes expresiones, a partir de los valores corregidos de gravedad específica y el peso de las muestras.

$$\% \text{ de arcilla} = \frac{lectura\ del\ hidrómetro\ \left(\frac{g}{L}\right)\ a\ las\ 2\ horas}{Peso\ de\ la\ muestra\ (g)} \times 100$$

$$\% \text{ de limo} + \text{arcilla} = \frac{lectura\ del\ hidrómetro\ \left(\frac{g}{L}\right)\ a\ los\ 40\ segundos}{Peso\ de\ la\ muestra\ (g)} \times 100$$

$$\% \text{ de arena} = 100 - \% \text{ de limo} + \text{arcilla}$$

El porcentaje de humedad, de materia orgánica y de carbonatos totales en las muestras de suelo fueron estimados por ignición (Heiri y col., 2001). Para ello se pesó 1 g de suelo seco con una balanza analítica de 0,001 g de apreciación, en crisoles de cerámica previamente lavados con HCl (por 24 h). Seguidamente las muestras fueron colocadas en la estufa a 105 °C por 24 horas; transcurrido este tiempo, se colocaron en un desecador hasta alcanzar temperatura ambiente, luego de lo cual se pesaron y por diferencia de peso (pérdida de masa) se estimó el porcentaje de humedad. Posteriormente, las muestras se colocaron en una mufla por 2½ h a 450°C, y se repitió el procedimiento anterior para estimar por diferencia de peso el contenido de materia orgánica. Finalmente el porcentaje de carbonatos totales se determinó colocando las muestras nuevamente en la mufla a 950°C por 2½h (Figura 13).

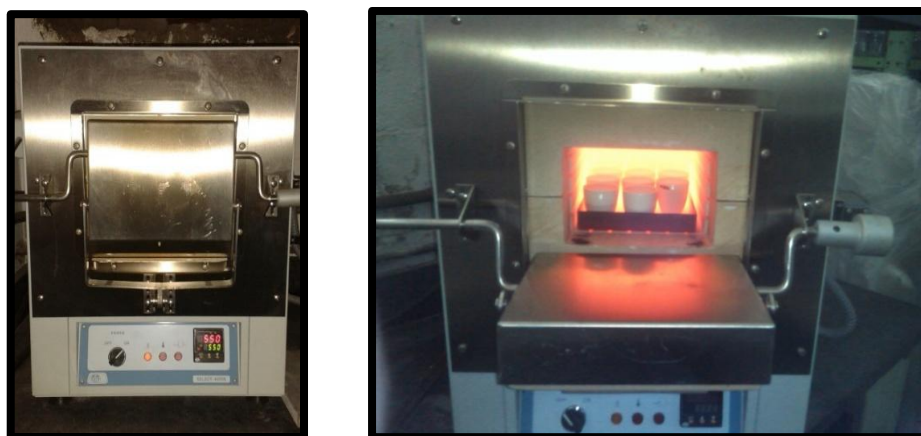


Figura 13. Incineración de la muestra en la mufla para la determinación del porcentaje de humedad, materia orgánica y carbonatos totales.

El color del suelo se determinó con la utilización de una tabla Munsell (Munsell, 1954) y el mismo se registró en condición húmeda y seca.

Procesamiento de la vegetación

La biomasa fue separada en material verde y seco (Figura 14) el mismo día de su cosecha, para poder diferenciar bien la condición verde de las plantas. En el laboratorio, se secaron a 35°C aproximadamente hasta que alcanzaron peso constante. Una vez secas se procedió a pesarlas con una balanza de 0,01g de precisión, y a calcular la relación de peso verde/seco.



Figura 14. Determinación de la relación verde/seco de las muestras de biomasa.

La identificación de las muestras botánicas se realizó con el uso de claves taxonómicas (Conrad, 1905; Velázquez, 1994; Rial, 2009) así como a través de la consulta a material del Herbario Nacional de Venezuela (VEN) y del herbario del Laboratorio de Ecología de Plantas Acuáticas. Para las características de las especies, se utilizaron las observaciones de campo y el hábito según Font Quer (2001).

❖ **Análisis estadísticos**

Para determinar la significancia estadística de las variables hidroedáficas, la cobertura total y la biomasa a lo largo de los 14 puntos de la transecta y a lo largo de las tres parcelas de cada punto (A, B, C), se aplicó un ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis (Siegel y Castellan, 2001), ya que algunas variables no cumplieron con los supuestos requeridos para hacer un ANOVA (Daniel, 2002). En los casos donde hubo diferencias significativas, se aplicó la prueba de Comparación de Rangos Múltiples (StatSoft, 2007), como alternativa no paramétrica de comparación a posteriori entre tratamientos y se presentó un gráfico tipo “caja y bigotes” (Azzimonti, 2003) para mostrar la variación en la mediana. Este análisis fue realizado con el programa Statistica para Windows v.8.0 (StatSoft, 2007). La interpretación de dichos gráficos es muy parecida a un ANOVA, la varianza “dentro” de cada grupo está determinada en el largo de las cajas, mientras que la ubicación vertical es lo que determina la varianza “entre” grupos, entonces los grupos serán distintos entre mayor distanciamiento vertical presenten.

Las correlaciones entre las distintas variables hidroedáficas fueron medidas con el coeficiente r de Pearson (Daniel, 2002) entre pares de variables. Las mismas fueron calculadas utilizando el programa PAST (Hammer, 2001).

Para sintetizar las asociaciones entre las variables hidroedáficas se realizó un Análisis de Componentes Principales (Quinn y Keough, 2002). Esta técnica multivariada permite obtener una ordenación de las muestras en función de las variables ambientales registradas, además de observar gráficamente la asociación o correlación entre las distintas variables ambientales y su relación con los puntos de muestreo a través de un gráfico (Biplot) que representa simultáneamente muestras y variables (Gabriel, 1971). Este análisis se hizo con el programa PAST, empleando la opción de matriz de correlación, ya que las variables fueron medidas en distintas unidades (Quinn y Keough, 2002).

Los resultados de los ANOVA para determinar las diferencias de las variables ambientales sobre los puntos y parcelas, así como la descripción de la abundancia

de las especies sobre los puntos y parcelas, permitieron identificar tres zonas naturales cuya validación se hizo mediante dos procedimientos. En primer lugar, se aplicó un Análisis de Similitudes (ANOSIM) de una vía (Clarke, 1993), para determinar si las tres zonas están conformadas por distintas combinaciones de especies o si por el contrario son ecológicamente una misma comunidad. Este análisis produce un estadístico (R), cuya magnitud refleja la existencia o no de similitudes entre las comunidades (Hammer, 2003). Un valor grande del estadístico producirá un nivel de significancia bajo (p) que indicará que las comunidades son distintas. Este análisis se hizo con el programa PAST (Hammer, 2001), utilizando la distancia Bray Curtis, una de las más recomendadas para medir en este caso distancias ecológicas (Anderson, 2001). La salida del programa también produce una prueba comparativa que permite determinar a posteriori cuáles comunidades son distintas y cuáles similares entre sí, mediante permutaciones.

Para determinar si las zonas naturalmente diferenciadas responden a algún factor ambiental, se aplicó un Análisis Discriminante (Afifi y Clark, 1997), que permitió identificar la existencia de variables ambientales que puedan diferenciar las zonas; este análisis fue realizado con el programa Statistica Para Windows (StatSoft, 2007) utilizando el método de selección de variables por pasos (*Forward Stepwise*), con valores F to enter de 4,00 y F to remove de 3,99.

La independencia entre morfotipos distintos de una misma especie fue calculada con el estadístico Chi Cuadrado (Daniel, 2002), el cual tiene asociada una probabilidad que permite evaluar su significancia. Adicionalmente se colocó el coeficiente Phi (Φ), que es una transformación del valor de Chi cuadrado de forma que queda estandarizado para variar entre -1 (perfecta asociación negativa) y +1 (perfecta asociación positiva) (IBM SPSS, 2011).

El efecto de las variables hidroedáficas sobre los atributos estructurales se estudió mediante Regresión Lineal Múltiple entre todos los factores abióticos medidos y cada una de las variables estructurales (Biomasa verde, Biomasa seca, Biomasa total, Relación Verde/Seco). Este análisis se hizo con el programa Statistica para

Windows, utilizando el método por pasos (*Forward Stepwise*), con F to enter de 4,00 y F to remove de 3,99.

Para evaluar si hay variables hidroedáficas con efecto sobre la estructura de la comunidad herbácea se aplicó un Análisis de Correspondencia Canónica (Ter Braak, 1987) con el programa CANOCO para Windows (Ter Braak y Šmilauer, 2003). Para realizar este análisis es necesario disponer de dos matrices: una con variables ambientales (previamente estandarizadas) y otra con datos de las especies, en este caso, coberturas relativas, corrigiéndolas previamente por la cobertura total, de forma que si una especie aparece con cobertura relativa de 40% en una muestra con 50% de cobertura total, refleje la mitad del valor que una muestra con 40% de cobertura relativa cuando la cobertura total es de 100%. La selección del análisis bajo el supuesto de que las especies tienen distribución unimodal (CCA) sobre la opción que supone que tienen distribución lineal (RDA; Ter Braak y Šmilauer, 1998), se hizo tomando en cuenta que los métodos unimodales son preferibles cuando hay pocas o ninguna especie en común entre algunas de las muestras (Quinn y Keough, 2002). El resultado final del análisis produce un Triplot (Ter Braak, 1987) que muestra simultáneamente las muestras, las variables hidroedáficas y las especies.

Resultados

Parte I: Variación por puntos y parcelas

❖ Factor Hidroedáfico

En la Tabla 1, se reflejan los valores de salinidad del agua por punto; en ellos se puede observar que la salinidad menor es de 19,00ppt en el punto 11, mientras que la salinidad más alta es de 24,83ppt en el punto 14. Al realizar la misma evaluación por parcelas, se observó un cambio entre 19,27 y 23,27ppt (Tabla 2).

Tabla 1. Media $\pm$ desviación estándar de las muestras de agua intersticial tomada en los 14 puntos del muestreo con $n=3$.

Muestra	Salinidad (ppt)
1	19,92 $\pm$ 6,10
2	20,17 $\pm$ 5,05
3	24,42 $\pm$ 6,45
4	22,25 $\pm$ 6,02
5	20,08 $\pm$ 3,75
6	21,00 $\pm$ 4,58
7	23,94 $\pm$ 1,42
8	22,50 $\pm$ 2,95
9	23,61 $\pm$ 0,79
10	22,42 $\pm$ 5,08
11	19,00 $\pm$ 1,56
12	19,50 $\pm$ 3,46
13	20,33 $\pm$ 1,26
14	24,83 $\pm$ 2,25

Tabla 2. Media $\pm$ desviación estándar de las muestras de agua intersticial tomada en las tres distintas parcelas (A, B y C) con $n=14$.

Parcela	Salinidad (ppt)
A	22,98 $\pm$ 4,42
B	22,88 $\pm$ 2,94
C	19,27 $\pm$ 3,12

La salinidad media del agua en todas las muestras fue de $21,71 \pm 3,88$ ppt. Al aplicar la prueba de Kruskal-Wallis por punto (Tabla 1) y por parcela (Tabla 2), se detectaron cambios significativos en las parcelas ($p < 0,02$), mientras que para la variación por los 14 puntos, no se obtuvo un resultado significativo ($p = 0,50$).

En el primer caso, se determinó con la prueba a posteriori (Tabla 15, Anexos) que la diferencia significativa encontrada entre parcelas ocurrió entre las parcelas A y C (Figura 15). En esta Figura se observa el comportamiento de la salinidad del agua en las distintas parcelas: hay una diferencia significativa en las medianas de solo dos parcelas, para la parcela A, la misma es aproximadamente de 23ppt mientras que para la parcela C, el valor es de aproximadamente 19ppt. La mediana de la parcela B no difirió de la de la parcela A.

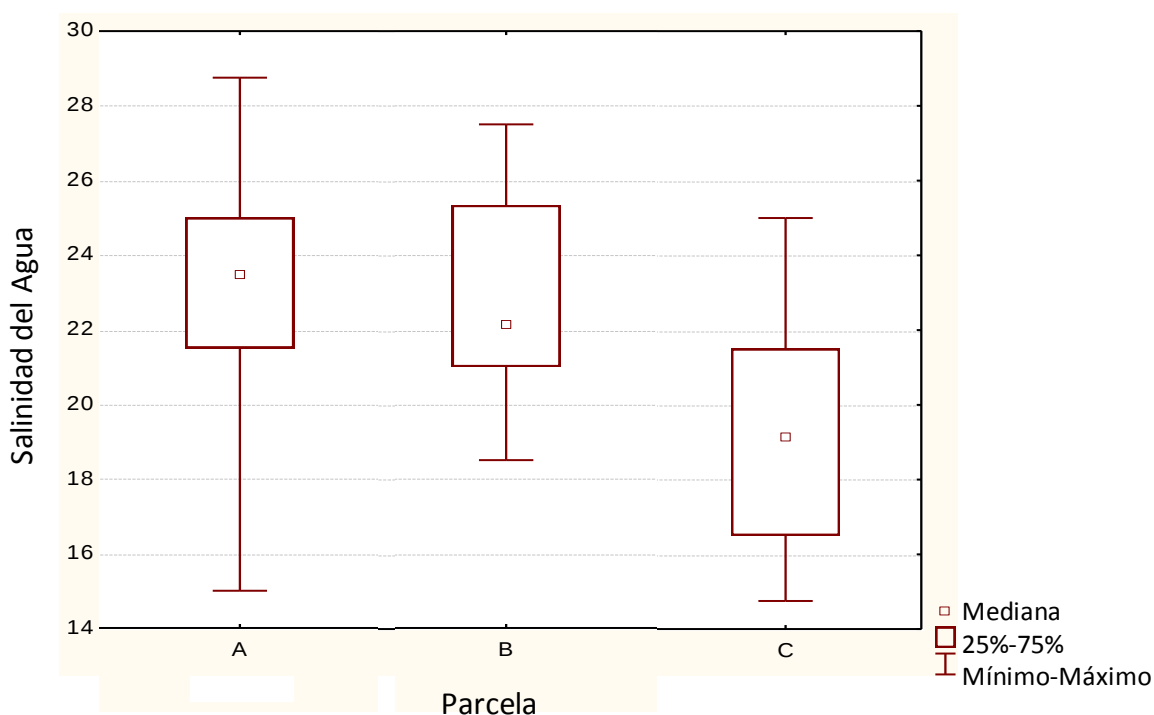


Figura 15. Variación de la salinidad del agua en las parcelas A, B y C.

De las 10 variables edáficas medidas sobre los 14 puntos del muestreo, solo dos resultaron tener una variación estadísticamente significativa (Tabla 3) y fueron el porcentaje de materia orgánica ($p = 0,02$) y el pH ($p = 0,03$).

Tabla 3. Media $\pm$ desviación estándar de las variables registradas en el suelo en cada uno de los 14 puntos del muestreo con $n=3$: Densidad aparente (DA), porcentaje de materia orgánica (MO), porcentaje de carbonatos totales (Carbonatos T), porcentaje de humedad (Humedad), pH, conductividad específica (Conduc. Específ.), porcentaje de arena (Arena), porcentaje de limo (Limo), porcentaje de arcilla (Arcilla) y salinidad. El nivel de significancia (p) corresponde a la prueba de Kruskal-Wallis.

Variables Edáficas	Trans. 1	Trans. 2	Trans. 3	Trans. 4	Trans. 5	Trans. 6	Trans. 7	
DA (g/cm ³)	1,11 $\pm$ 0,16	1,16 $\pm$ 0,09	1,25 $\pm$ 0,07	1,20 $\pm$ 0,11	1,09 $\pm$ 0,33	1,28 $\pm$ 0,09	1,27 $\pm$ 0,08	
MO (%)	3,22 $\pm$ 0,12	2,85 $\pm$ 0,17	2,29 $\pm$ 0,46	2,71 $\pm$ 0,47	2,39 $\pm$ 0,43	2,59 $\pm$ 0,23	2,59 $\pm$ 0,48	
Carbonatos T (%)	5,61 $\pm$ 1,36	5,80 $\pm$ 1,11	7,13 $\pm$ 0,58	6,33 $\pm$ 0,31	6,31 $\pm$ 0,41	6,14 $\pm$ 0,67	5,75 $\pm$ 0,52	
Húmedad (%)	30,41 $\pm$ 3,32	31,00 $\pm$ 1,91	26,25 $\pm$ 2,91	28,23 $\pm$ 5,15	24,07 $\pm$ 1,56	26,38 $\pm$ 0,97	25,47 $\pm$ 2,17	
pH	7,58 $\pm$ 0,32	7,57 $\pm$ 0,14	7,70 $\pm$ 0,03	7,72 $\pm$ 0,18	7,86 $\pm$ 0,11	7,95 $\pm$ 0,09	7,88 $\pm$ 0,04	
Conduc. Específ. (ms/cm)	22,29 $\pm$ 3,02	16,85 $\pm$ 0,84	20,19 $\pm$ 5,71	20,11 $\pm$ 2,81	17,34 $\pm$ 3,99	13,21 $\pm$ 0,94	13,35 $\pm$ 1,99	
Arena (%)	67,09 $\pm$ 3,96	64,97 $\pm$ 2,83	66,67 $\pm$ 3,06	70,43 $\pm$ 4,52	70,43 $\pm$ 3,02	70,67 $\pm$ 6,43	71,09 $\pm$ 3,10	
Limo (%)	31,45 $\pm$ 3,03	32,55 $\pm$ 1,01	32,00 $\pm$ 2,00	28,79 $\pm$ 4,23	28,24 $\pm$ 2,01	27,88 $\pm$ 7,06	28,24 $\pm$ 3,57	
Arcilla (%)	1,45 $\pm$ 0,95	2,48 $\pm$ 1,82	1,33 $\pm$ 1,15	0,79 $\pm$ 1,07	1,33 $\pm$ 1,15	1,45 $\pm$ 0,95	0,67 $\pm$ 1,15	
Salinidad (ppt)	11,08 $\pm$ 1,62	8,36 $\pm$ 0,54	10,07 $\pm$ 2,82	10,06 $\pm$ 1,38	8,59 $\pm$ 1,93	6,53 $\pm$ 0,41	7,13 $\pm$ 0,95	

Variables Edáficas	Trans. 8	Trans. 9	Trans. 10	Trans. 11	Trans. 12	Trans. 13	Trans. 14	p
DA (g/cm ³)	1,30 $\pm$ 0,04	1,23 $\pm$ 0,05	1,20 $\pm$ 0,14	1,23 $\pm$ 0,03	1,18 $\pm$ 0,09	1,12 $\pm$ 0,06	1,11 $\pm$ 0,04	0,23
MO (%)	2,74 $\pm$ 0,10	1,98 $\pm$ 0,32	2,41 $\pm$ 0,36	2,90 $\pm$ 0,30	2,66 $\pm$ 0,15	3,04 $\pm$ 0,28	3,60 $\pm$ 0,13	0,02
Carbonatos T (%)	6,17 $\pm$ 0,61	6,99 $\pm$ 0,44	6,39 $\pm$ 0,09	6,52 $\pm$ 0,41	6,65 $\pm$ 0,35	7,03 $\pm$ 0,43	6,57 $\pm$ 0,29	0,10
Húmedad (%)	25,77 $\pm$ 2,26	24,20 $\pm$ 0,15	26,14 $\pm$ 2,17	26,46 $\pm$ 3,36	24,81 $\pm$ 1,25	28,06 $\pm$ 0,92	28,63 $\pm$ 2,59	0,10
pH	7,96 $\pm$ 0,08	7,88 $\pm$ 0,19	7,75 $\pm$ 0,09	7,59 $\pm$ 0,07	7,70 $\pm$ 0,21	7,69 $\pm$ 0,19	7,53 $\pm$ 0,11	0,03
Conduc. Específ. (ms/cm)	14,93 $\pm$ 0,69	16,28 $\pm$ 2,46	15,52 $\pm$ 3,43	16,17 $\pm$ 2,80	15,80 $\pm$ 4,61	13,02 $\pm$ 3,37	17,39 $\pm$ 1,71	0,09
Arena (%)	70,97 $\pm$ 4,83	66,85 $\pm$ 6,27	69,09 $\pm$ 3,22	67,88 $\pm$ 4,18	66,31 $\pm$ 7,38	68,55 $\pm$ 4,02	61,21 $\pm$ 2,13	0,33
Limo (%)	27,03 $\pm$ 4,83	31,57 $\pm$ 4,87	30,12 $\pm$ 4,18	31,45 $\pm$ 5,20	32,12 $\pm$ 6,00	30,00 $\pm$ 4,95	38,00 $\pm$ 1,64	0,39
Arcilla (%)	2,00 $\pm$ 0,00	1,57 $\pm$ 1,41	0,79 $\pm$ 1,07	0,67 $\pm$ 1,15	1,57 $\pm$ 1,41	1,45 $\pm$ 0,95	0,79 $\pm$ 0,82	0,66
Salinidad (ppt)	7,47 $\pm$ 0,34	10,28 $\pm$ 3,95	7,78 $\pm$ 1,73	8,09 $\pm$ 1,39	7,91 $\pm$ 2,32	6,53 $\pm$ 1,69	8,72 $\pm$ 0,86	0,14

Al realizar la prueba a posteriori para el porcentaje de materia orgánica (Tabla 16, Anexos), se determinó que la diferencia estadísticamente significativa se encontró únicamente entre los puntos 9 y 14 (Figura 16), donde se puede observar que estos dos puntos son los que presentan el mayor distanciamiento vertical en el gráfico, lo que refleja una gran diferencia entre las varianzas de dichos puntos: para el punto 9, la mediana es de aproximadamente 2,1 %, mientras que para el punto 14 fue 3,7 %, diferencia que fue significativa.

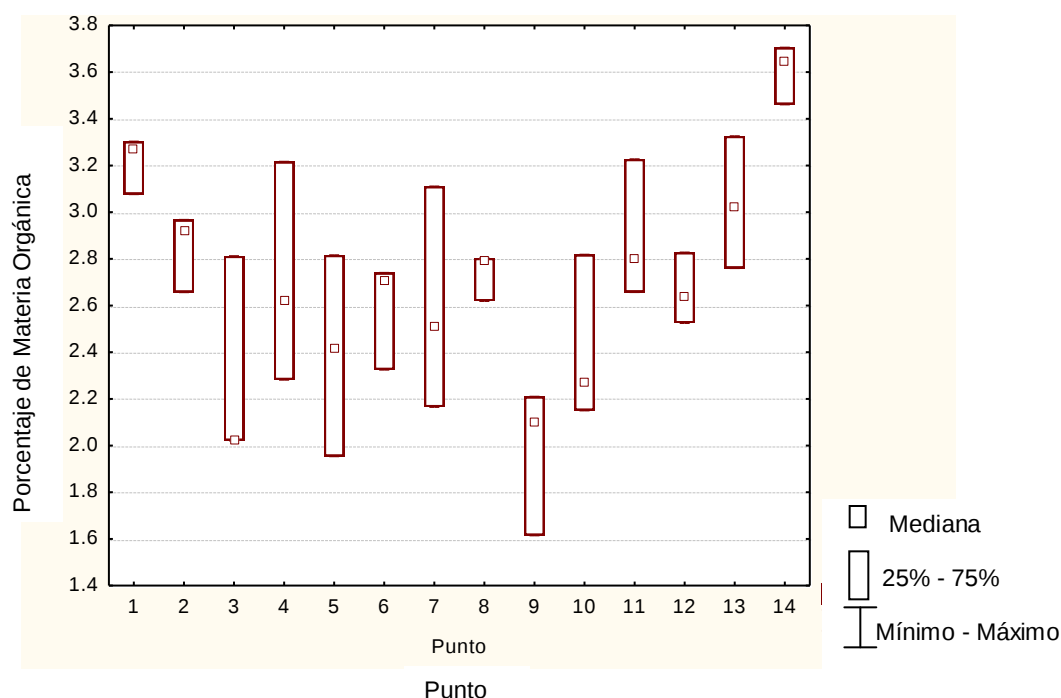


Figura 16. Variación en el porcentaje de MO a lo largo de los 14 puntos del muestreo.

Al realizar la prueba a posteriori para el pH, no se obtuvo un resultado coherente, pues a pesar de haber obtenido un valor altamente significativo para la prueba de Kruskal-Wallis ($p=0,03$), la prueba de comparación de rangos múltiples no mostró diferencias entre ninguno de los puntos (Tabla 17, Anexos). Vale mencionar que en este caso también fue verificado con un ANOVA (Daniel, 2002), pero tampoco se pudieron detectar diferencias entre tratamientos en la prueba a posteriori, a pesar de que el F del ANOVA fue significativo (datos no mostrados). Este punto se retomará más adelante.

Al comparar los cambios en las variables edáficas por parcelas (Tabla 4), de las 10 variables registradas solo una resultó tener una variación estadísticamente significativa y fue el pH ($p=0,04$).

Tabla 4. Media $\pm$ desviación estándar de las variables registradas en el suelo en cada una de las parcelas (A, B, C) del muestreo con $n=14$: Densidad aparente (DA), porcentaje de materia orgánica (MO), porcentaje de carbonatos totales (Carbonatos T), porcentaje de humedad (Humedad), pH, conductividad específica (Conduc. Especif.), porcentaje de arena (Arena), porcentaje de limo (Limo), porcentaje de arcilla (Arcilla) y salinidad. Medidas promedio y de desviación de las variables registradas en el suelo en cada una de las tres parcelas muestreadas. El nivel de significancia (p) corresponde a la prueba de Kruskal-Wallis.

Variables Edáficas	Parcelas A	Parcelas B	Parcelas C	p
DA (g/cm ³)	1,21 $\pm$ 0,09	1,22 $\pm$ 0,09	1,16 $\pm$ 0,17	0,69
MO (%)	2,81 $\pm$ 0,53	2,72 $\pm$ 0,45	2,61 $\pm$ 0,46	0,26
Carbonatos T (%)	6,36 $\pm$ 0,85	6,40 $\pm$ 0,57	6,39 $\pm$ 0,70	0,94
Humedad (%)	26,67 $\pm$ 2,19	26,36 $\pm$ 2,71	27,51 $\pm$ 3,80	0,75
pH	7,83 $\pm$ 0,18	7,74 $\pm$ 0,16	7,64 $\pm$ 0,19	0,04
Conduc. Especif. (ms/cm)	16,47 $\pm$ 4,07	17,46 $\pm$ 3,66	15,89 $\pm$ 3,45	0,59
Arena (%)	69,38 $\pm$ 6,06	68,18 $\pm$ 3,84	66,48 $\pm$ 3,18	0,19
Limo (%)	29,48 $\pm$ 5,80	30,45 $\pm$ 3,87	32,09 $\pm$ 3,12	0,25
Arcilla (%)	1,14 $\pm$ 1,04	1,36 $\pm$ 1,28	1,43 $\pm$ 0,95	0,93
Salinidad (ppt)	8,24 $\pm$ 2,04	8,70 $\pm$ 1,82	8,48 $\pm$ 2,41	0,78

La prueba a posteriori arrojó una diferencia significativa entre las parcelas A y C (Tabla 18, Anexos), que fueron las mismas donde se detectaron diferencias en la salinidad del agua (Figura 15). En la Figura 17 se observa que las medianas en las parcelas A y la C son estadísticamente diferentes, lo que se refleja en el distanciamiento vertical de las mismas, los máximos y mínimos también se observan bastantes distintos.

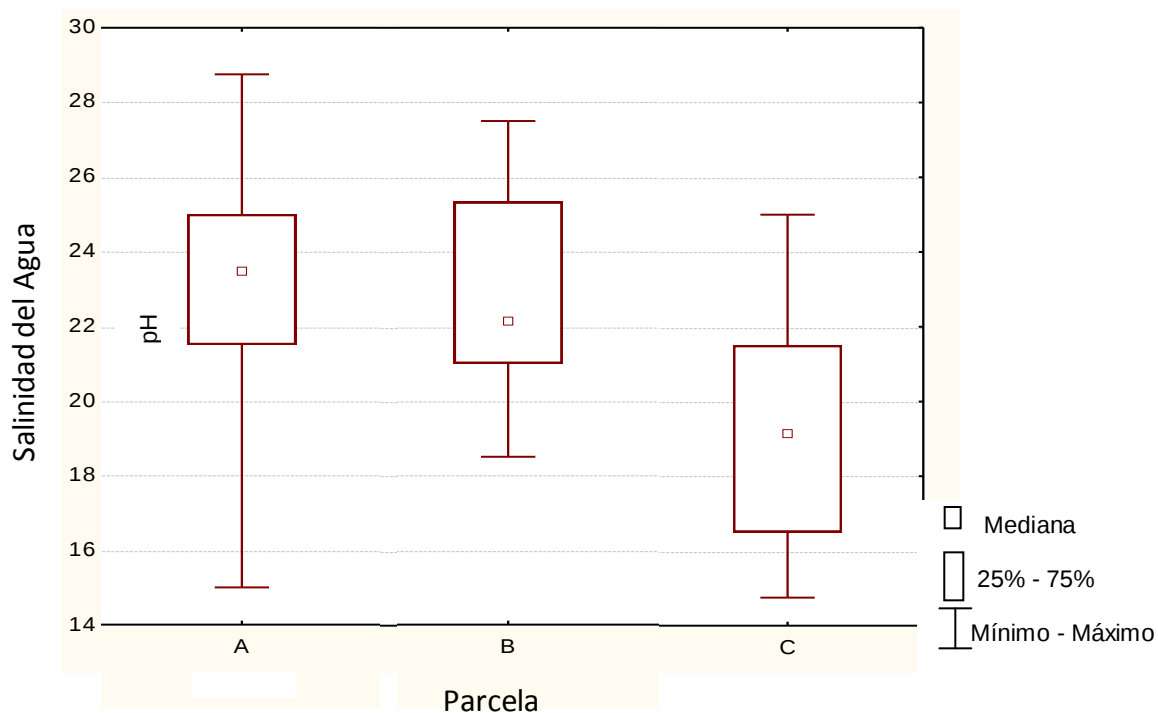


Figura 17. Variación del pH en las tres parcelas del muestreo (A, B y C).

Se encontraron algunas correlaciones entre las variables ambientales (Tabla 5) altamente significativas. Las asociaciones halladas fueron las siguientes: 1) El porcentaje de humedad del suelo está relacionado negativa y significativamente con la densidad aparente del suelo ($r=-0,48$) y el pH ($r=-0,53$), indicando que a medida que la humedad del suelo aumenta el pH y la densidad aparente disminuyen, la humedad del suelo también tiene una relación positiva y altamente significativa con el porcentaje de materia orgánica ($r=0,48$). 2) La conductividad tuvo una asociación positiva con la salinidad del suelo ($r=0,87$) y la salinidad del agua ($r=0,26$), indicando una conducta muy similar entre la conductividad y las salinidades registradas. 3) El pH estuvo asociado negativamente con la conductividad, el porcentaje de limo y el porcentaje de materia orgánica, y positivamente con el porcentaje de arena %Arena y la DA y 4) Una muy alta correlación negativa entre el porcentaje de arena y el de limo ($r=-0,97$), indicando una redundancia casi perfecta entre las dos variables.

Tabla 5. Correlación (coeficiente r de Pearson) entre las variables físico-químicas: Porcentaje de humedad (Humedad), Densidad aparente (DA), pH, conductividad específica (Conductividad), porcentaje de arcilla (%Arcilla), porcentaje de limo (%Limo), porcentaje de arena (%Arena), Salinidad del agua (Salinidad_agua), porcentaje de materia orgánica (%MO), porcentaje de carbonatos totales (%Carbonatos T), y salinidad del suelo (Salinidad). En esta tabla se presentan los valores del coeficiente de correlación donde los valores en rojos obtuvieron una significación con $p < 0,01$, los valores en negrita corresponden a valores con una significación $p < 0,05$ y los valores no subrayados son aquellos no significativos.

	%Humedad	DA_(m/v)	pH	Conductividad	Salinidad	%Arcilla	%limo	%Arena	Salinidad Agua(ppt)	%MO
%Humedad										
DA_(m/v)	-0.48									
pH	-0.53	0.37								
Conductividad	0.24	-0.13	-0.34							
Salinidad	0.12	-0.08	-0.31	0.87						
%_Arcilla	0.19	-0.23	-0.11	-0.08	-0.05					
%limo	0.24	-0.25	-0.36	0.02	0.05	0.01				
%Arena	-0.27	0.29	0.37	0.00	-0.04	-0.25	-0.97			
Salinidad_Agua(ppt)	-0.13	0.16	0.10	0.26	0.28	-0.23	-0.19	0.24		
%MO	0.48	-0.26	-0.42	0.19	0.08	-0.14	0.16	-0.12	0.11	
%CarbonatosT	-0.14	-0.15	-0.14	-0.09	-0.05	0.14	0.19	-0.22	0.22	-0.15

El Análisis de Componentes Principales (PCA) se utilizó para explorar simultáneamente cómo se comportan las variables hidroedáficas que fueron medidas en los puntos y las parcelas. En el momento que se representan los datos en el Biplot (Figura 18) los mismos pasan a estar en un espacio reducido de dos dimensiones, y la varianza total del sistema se distribuye entre los distintos ejes formados con las relaciones entre las variables (Bulla,1995).

Los autovalores (eigenvalues) miden la cantidad de varianza (información) redistribuida entre los ejes de este nuevo sistema (Legendre y Legendre, 1998). En este análisis se obtuvo un acumulado de 61% de varianza en los tres primeros ejes (Tabla 19, Anexos), lo que refleja un análisis bastante exitoso (Bulla,1995). La mayor fuente de variabilidad del sistema, representada en el primer componente principal (CP), quedó negativamente asociada con el pH y la densidad aparente (DA) del suelo, y positivamente con el porcentaje de materia orgánica, la humedad y el porcentaje de limo del suelo (Figura 18).

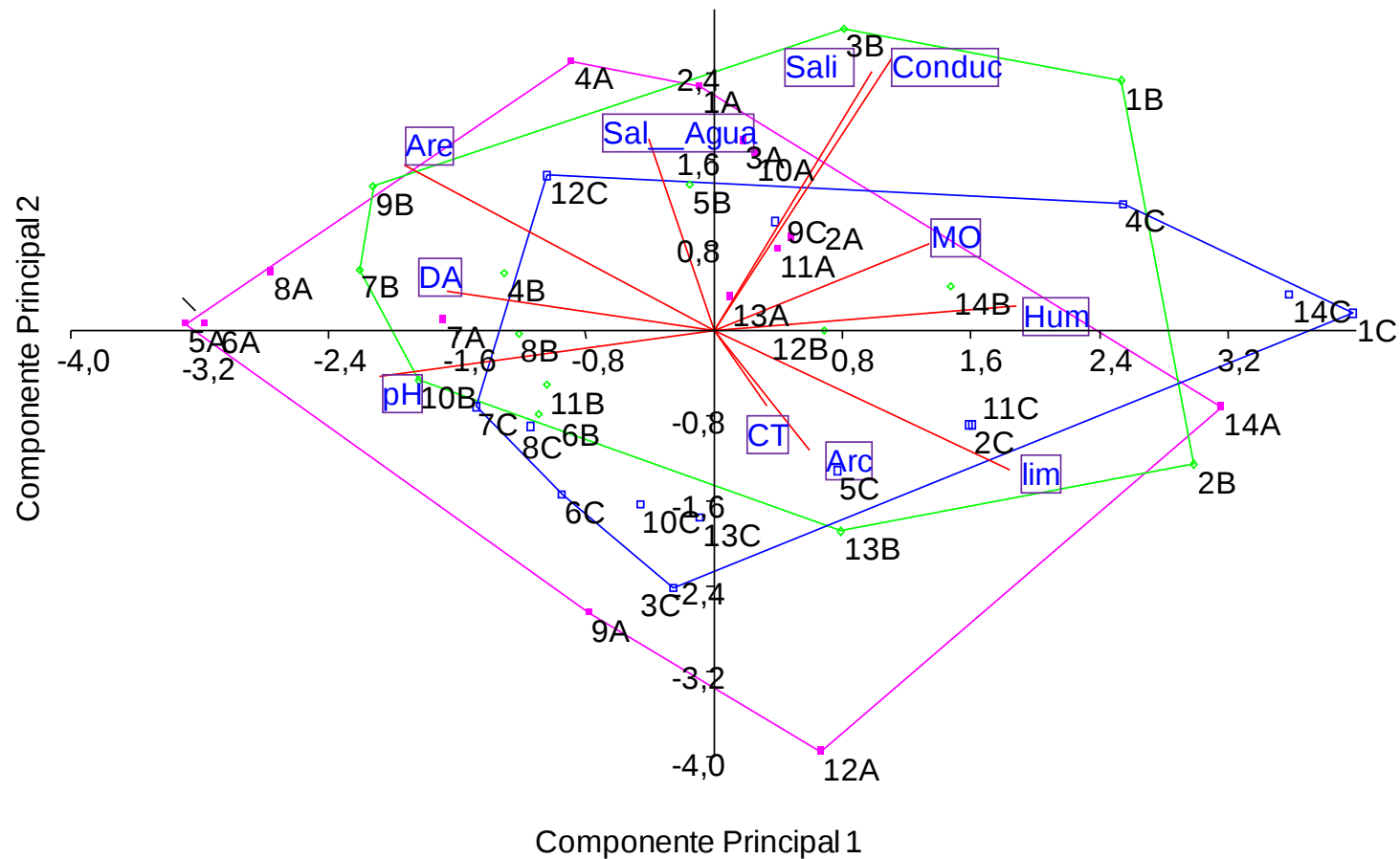


Figura18. Diagrama de ordenación (biplot) del Análisis de Componentes Principales (PCA) de las variables ambientales (hidroedáficas) en los 14 puntos del muestreo (47% de la varianza acumulada en los dos primeros ejes, primer eje 28%, segundo eje 19%), el análisis fue realizado sobre la matriz de correlación. Variables ambientales: Densidad Aparente (DA), Porcentaje de Humedad (Hum), Conductividad Específica (Conduc), Salinidad del Suelo (Sali), Porcentaje de Arcilla (Arc), Porcentaje de Limo (Lim), Porcentaje de Arena (Are), Salinidad del Agua (Sal_Agua), Porcentaje de Materia Orgánica (MO) y Porcentaje de Carbonatos Totales (CT). Las muestras se han unido por líneas: los rosados corresponden a las parcelas A, los verdes a las parcelas B y los azules a las parcelas C y se han identificado como en la Figura 8.

En la Figura 18, las variables están representadas como vectores que indican una dirección de aumento de la variable a partir del centro del gráfico (el cual corresponde al valor promedio de las variables), mientras que las muestras aparecen como puntos identificados con el punto y parcela como se presentaron en la Figura 8. Al observar las variables se puede determinar la correlación entre las mismas, dependiendo del ángulo que formen entre ellas (Legendre y Legendre, 1998). En este gráfico resultan evidentes algunas de las correlaciones mencionadas en la Tabla 5 como el porcentaje de arena y de limo (vectores apuntando en dirección contraria), la conductividad específica y salinidad del suelo (vectores apuntando en la misma dirección), así como la humedad del suelo y el pH (ambas en dirección contraria).

Adicional a esto, se hicieron polígonos para identificar las muestras de una misma parcela, siendo las parcelas A en color rosado, las parcelas B en verde y las parcelas C en azul. Los polígonos de los tres conjuntos de parcelas están superpuestos en la Figura 18, lo que ocurre porque no hay mayores diferencias en las condiciones edáficas de dichas parcelas, ya que estas mantienen una gran variabilidad entre muestras y no logran diferenciarse entre sí. Este parecido o superposición también se observa a nivel de los puntos (1 al 14), por lo que en principio, el sustrato parece ser bastante homogéneo al considerar el conjunto de condiciones ambientales registradas en este trabajo.

Los resultados aquí presentados, y otros que se expondrán relacionados con la vegetación, permitirán concluir sobre algunos patrones que serán descritos más adelante.

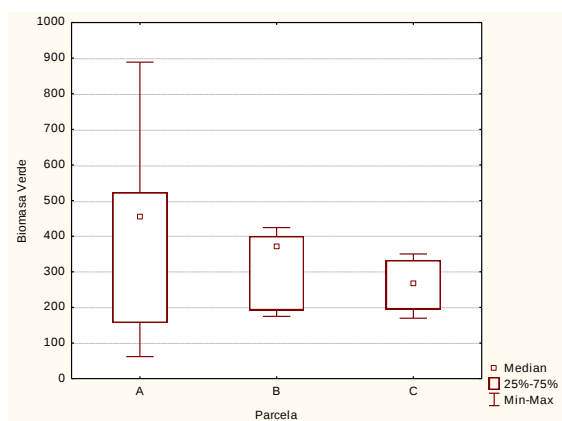
❖ Atributos Estructurales

Al realizar la prueba de Kruskal-Wallis sobre la biomasa verde, seca, total y relación verde/seco (Tabla 6) los cambios no fueron significativos en ninguno de los casos, lo que muestra un sistema bastante homogéneo a nivel fisionómico. Sin embargo en los gráficos presentados a continuación (Figura 19) se puede observar una tendencia a la disminución de la biomasa verde y un aumento de la biomasa seca sobre las parcelas, pero dichas tendencias no fueron significativas.

Tabla 6. Media $\pm$ desviación estándar de la biomasa verde y seca, biomasa total y la relación verde/seco (V/S) de las muestras tomadas en cada parcela.

Parcela	Biomasa Verde	Biomasa Seca	Biomasa Total	V/S
A	417,04 $\pm$ 327,44	320,92 $\pm$ 248,00	412,37 $\pm$ 139,82	1,29 $\pm$ 0,79
B	312,47 $\pm$ 119,11	371,09 $\pm$ 176,35	902,14 $\pm$ 468,38	0,90 $\pm$ 0,38
C	263,73 $\pm$ 83,15	356,91 $\pm$ 238,62	754,40 $\pm$ 253,61	0,92 $\pm$ 0,48

A



B

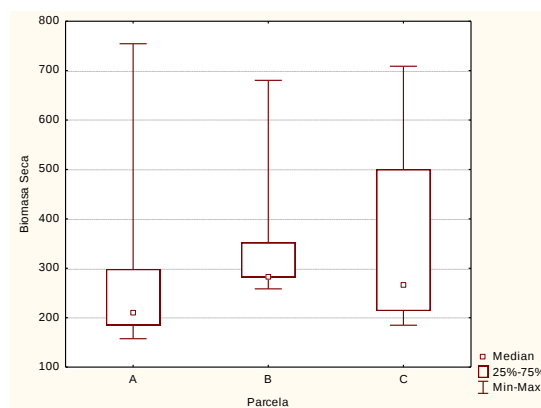


Figura 19. Variación de la biomasa verde **A)** y la biomasa seca **B)** a lo largo de las tres parcelas (A, B, C).

En cuanto a la cobertura total, al realizar la prueba de Kruskal-Wallis para los 14 puntos, se obtuvo una diferencia altamente significativa ($p=0,0057$), lo que quiere decir que hay una diferencia en la cobertura total por puntos sobre la transecta (Tabla 7). Luego, al realizar la prueba a posteriori (Tabla 20, Anexos), se obtuvo como resultado la variación entre dos puntos de los 14 (Figura 20).

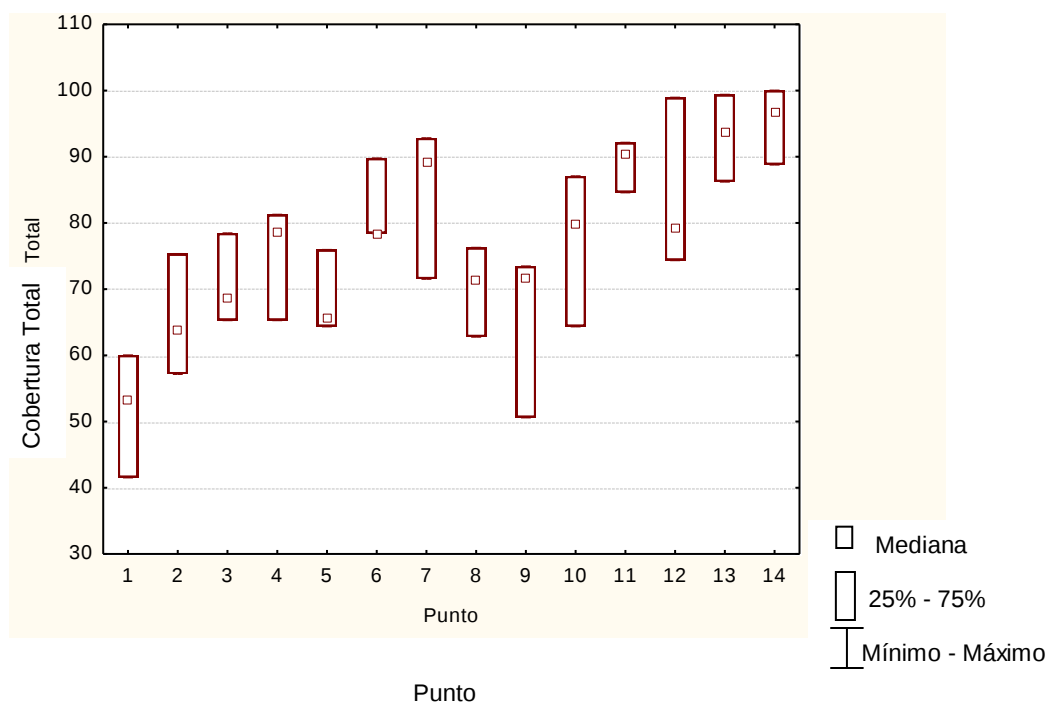


Figura 20. Variación de la cobertura total medida en los 14 puntos del muestreo.

La diferencia de significación estadística es debido a la variación entre las medianas de los puntos 1 y 14 únicamente, que son los que se puede observar en mayor distanciamiento vertical, que representa la varianza entre esos puntos.

Tabla 7. Media $\pm$ desviación estándar de la cobertura Total en los 14 puntos de la transecta.

Localidad	Cobertura T
1	51,56 $\pm$ 9,32
2	65,42 $\pm$ 9,18
3	70,83 $\pm$ 6,81
4	75,10 $\pm$ 8,57
5	68,65 $\pm$ 6,35
6	82,21 $\pm$ 6,53
7	84,48 $\pm$ 11,34
8	70,10 $\pm$ 6,79
9	65,21 $\pm$ 12,66
10	77,10 $\pm$ 11,59
11	89,02 $\pm$ 3,91
12	84,13 $\pm$ 13,04
13	93,13 $\pm$ 6,58
14	95,15 $\pm$ 5,74

En la prueba de Kruskal-Wallis para la cobertura total por parcela (Tabla 8) se obtuvo una diferencia no significativa ($p=0,6415$).

Tabla 8. Media $\pm$ desviación estándar de la cobertura total registrada en las parcelas (A, B, C).

Parcela	Cobertura T
A	78,61 $\pm$ 12,87
B	77,98 $\pm$ 11,59
C	73,14 $\pm$ 17,31

❖ Composición florística

En la transecta fueron colectadas un total de 8 especies de plantas herbáceas, cuyas características se presentan en la Tabla 9. La especie *Sporobolus virginicus* (L) Kunth. fue encontrada en dos morfotipos, uno fue denominado “grande” (Svg) y el otro “pequeño” (Svp).

Tabla 9. Clasificación y algunas características de las especies vegetales.

Especie	Familia	Hábito	Color de la flor	Duración
<i>Batis maritima</i> L.	Bataceae	Sufrútice	Verde, blanca	Perenne
<i>Cyperus articulatus</i> L.	Cyperaceae	Hierba	Pardo-amarillento-rojizas	Perenne
<i>Eleocharis acutangula</i> (Roxb.) Schult.	Cyperaceae	Hierba	Pardo	Perenne
<i>Marsdenia rubrofusca</i> E. Fourn.	Asclepiadaceae	Trepadora	Tornando a vino tinto	Perenne
<i>Rhabdadenia biflora</i> (Jacq) M. Arg.	Apocynaceae	Hierba	Blanca	Perenne
<i>Sesuvium portulacastrum</i> (L.) L.	Alzoaceae	Hierba	Rosa, morada, blanca	Perenne
<i>Sporobolus virginicus</i> (L) Kunth	Poaceae	Hierba	Marrón	Perenne
<i>Typha domingensis</i> Pers.	Typhaceae	Hierba	Pardo claro	Perenne

A través de las Tablas 10 y 11 se puede observar que las especies mejor representadas en este muestreo fueron *Sporobolus virginicus* morfotipo pequeño (Svp), *Sporobolus virginicus* morfotipo grande (Svg), *Eleocharis acutangula* (Roxb.) Schult (A), *Cyperus articulatus* L. (Ca) y *Sesuvium portulacastrum* (L) L. (Sp). Por el contrario, hubo especies que solo aparecieron en uno o dos muestras: *Rhabdadenia biflora* (Jacq) M. Arg (L), *Typha domingensis* Pers. (Td), *Batis maritima* L. (Bm) y *Marsdenia rubrofusca* Fourn. (Ns). En estas especies, su cobertura fue tan baja que resultan prácticamente nulas al calcular los promedios sobre todas las muestras.

La cantidad de cerros que se observaron en la matriz (Tabla 10), da evidencia de que se puede estar en presencia de un “gradiente largo” o al menos que hay cambios en las condiciones edáficas que permiten recambio de unas especies por otras. Por esta razón, y como se indicó en la sección de métodos, se prefirió el uso de técnicas de ordenación basadas en la distribución unimodal de las especies.

Con los valores medios por muestra (punto y parcela) de las Tablas 10 y 11 para las especies más abundantes, se realizó la Figura 21, que permitió identificar algunas tendencias.

Tabla 10. Media $\pm$ desviación estándar de la cobertura por especie en los 14 puntos del transecto. *Sporobolus virginicus* pequeño (Svp), *Rhabdadenia biflora* (L), *Sesuvium portulacastrum* (Sp), *Cyperus articulatus* (Ca), *Eleocharis acutangula* (A), *Sporobolus virginicus* grande (Svg), *Typha domingensis* (Td), *Batis maritima* L (Bm), *Marsdenia rubrofusca* (Ns).

Localidad	Svp	L	Sp	Ca	A	Svg	Td	Bm	Ns
1	87,50 $\pm$ 17,34	0,08 $\pm$ 0,07	0,23 $\pm$ 0,40	5,48 $\pm$ 6,27	6,71 $\pm$ 11,62	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
2	55,13 $\pm$ 23,08	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	7,35 $\pm$ 9,96	18,21 $\pm$ 25,47	19,31 $\pm$ 31,68	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
3	54,44 $\pm$ 48,50	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	2,13 $\pm$ 3,36	9,92 $\pm$ 17,18	33,52 $\pm$ 57,25	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
4	56,46 $\pm$ 50,39	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0,00	0 $\pm$ 0	43,54 $\pm$ 50,39	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
5	48,44 $\pm$ 41,98	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0,83 $\pm$ 1,44	0 $\pm$ 0	44,69 $\pm$ 46,01	6,04 $\pm$ 8,39	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
6	0 $\pm$ 0,00	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0,00	0 $\pm$ 0	99,98 $\pm$ 0,04	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
7	0 $\pm$ 0,00	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0,00	0 $\pm$ 0	99,96 $\pm$ 0,07	0 $\pm$ 0	0,04 $\pm$ 0,07	0 $\pm$ 0
8	0 $\pm$ 0,00	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0,00	0 $\pm$ 0	100 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
9	15,75 $\pm$ 18,46	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0,00	8,38 $\pm$ 13,23	75,88 $\pm$ 31,18	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
10	9,08 $\pm$ 10,32	0 $\pm$ 0	0,04 $\pm$ 0,07	0,10 $\pm$ 0,18	9,63 $\pm$ 15,97	81,06 $\pm$ 26,11	0 $\pm$ 0	0,08 $\pm$ 0,14	0 $\pm$ 0
11	53,27 $\pm$ 39,75	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0,42 $\pm$ 0,72	26,02 $\pm$ 23,82	20,29 $\pm$ 24,44	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
12	66,50 $\pm$ 14,86	0 $\pm$ 0	0,02 $\pm$ 0,04	0,85 $\pm$ 0,95	32,63 $\pm$ 15,11	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
13	70,46 $\pm$ 8,38	0 $\pm$ 0	1,29 $\pm$ 2,24	0,52 $\pm$ 0,90	27,73 $\pm$ 6,54	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
14	65,04 $\pm$ 44,78	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0,23 $\pm$ 0,40	31,08 $\pm$ 41,77	0 $\pm$ 0	1,29 $\pm$ 2,02	0 $\pm$ 0	2,35 $\pm$ 4,08

Tabla 11. Media $\pm$ desviación estándar de la cobertura por especie en las parcelas (A, B, C). *Sporobolus virginicus* pequeño (Svp), *Rhabdadenia biflora* (L), *Sesuvium portulacastrum* (Sp), *Cyperus articulatus* (Ca), *Eleocharis acutangula* (A), *Sporobolus virginicus* grande (Svg), *Typha domingensis* (Td), *Batis maritima* L (Bm), *Marsdenia rubrofusca* Four (Ns).

Parcela	Svp	L	Sp	Ca	A	Svg	Td	Bm	Ns
A	33,71 $\pm$ 38,84	0,02 $\pm$ 0,19	0,34 $\pm$ 1,34	0,00 $\pm$ 0,00	17,72 $\pm$ 28,55	47,48 $\pm$ 47,40	0,20 $\pm$ 1,71	0,03 $\pm$ 0,19	0,50 $\pm$ 5,91
B	50,53 $\pm$ 42,20	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	2,11 $\pm$ 7,88	8,94 $\pm$ 19,82	37,05 $\pm$ 46,17	1,38 $\pm$ 6,96	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00
C	40,49 $\pm$ 41,12	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	1,73 $\pm$ 7,61	9,83 $\pm$ 18,37	47,95 $\pm$ 47,05	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00	0,00 $\pm$ 0,00

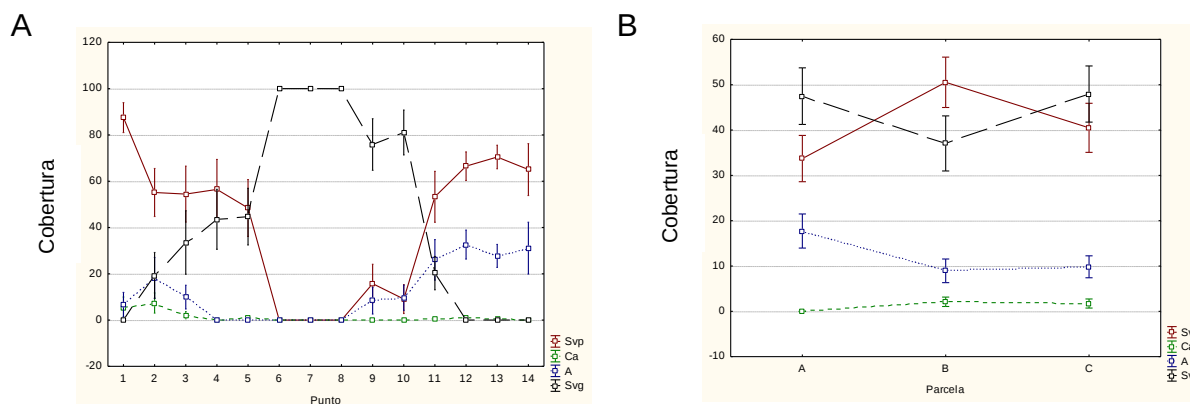


Figura 21. Cobertura de las especies mejor representadas a lo largo de (A) los 14 puntos del muestreo y (B) de las 3 parcelas. Las especies se identifican como *Sporobolus virginicus* pequeño (Svp), *Sporobolus virginicus* grande (Svg), *Eleocharis acutangula* (A) y *Cyperus articulatus* (Ca).

Resulta interesante notar que las parcelas en las cuales se encuentra el morfotipo pequeño de *Sporobolus virginicus* (Svp) en mayor porcentaje, son las mismas en las cuales el morfotipo grande de esta especie (Svg) está ausente o se encuentra en muy baja proporción (Figura 21). Si se grafican ambas coberturas para cada una de las celdas (porciones de 25cm x 25cm de la parcela de 1m x 1m) se encuentra el resultado de la Figura 22. La forma característica de este gráfico (semejante a un triángulo con un borde o hipotenusa más allá de la cual no se ve ningún punto) se produce porque las variables se midieron en forma porcentual y cuando solo estuvieron las dos presentes el punto alcanza un “límite o borde” porque el valor de una y de la otra tiene que sumar 100%. Los puntos ubicados por debajo de esta línea imaginaria corresponden a casos donde los dos morfotipos estaban en presencia de otra (s) especie (s).

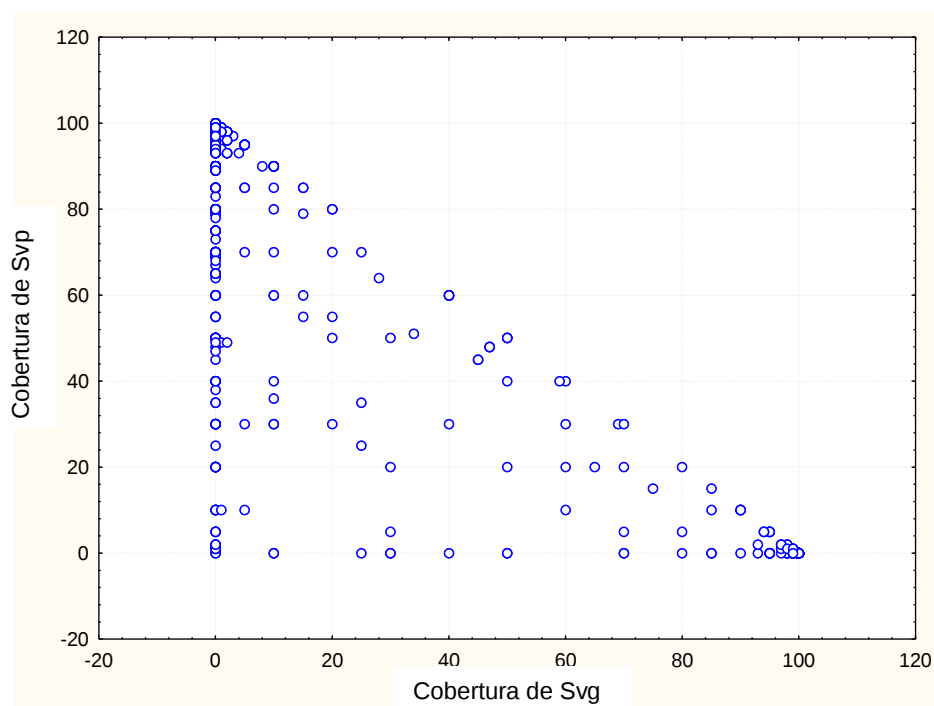


Figura 22. Cobertura de *Sporobolus virginicus* morfotipo pequeño (Svp) vs cobertura de *S. virginicus* morfotipo grande (Svg).

Al calcular la prueba de independencia de Chi cuadrado, se obtuvo un resultado altamente significativo ($\chi^2(v=1, n=672)=284,694, p=0,000$), lo que evidencia una dependencia entre los dos morfotipos. Esta dependencia fue negativa, lo que se pudo verificar con el coeficiente de asociación Phi que tomó un valor de $\Phi=-0,651$, que es negativo, de magnitud media y alta, y muy significativo, lo que indica que en primer lugar, existe una relación negativa real y significativa entre los dos morfotipos, y en segundo lugar, que esta relación no es perfecta (los morfotipos *tienden* a no aparecer uno cuando aparece el otro, pero uno *puede* también aparecer cuando el otro aparece).

Los resultados anteriores no solo indican una asociación negativa entre los dos morfotipos, sino también parecieran marcar o delimitar tres sectores o zonas: la primera, desde los puntos 1 al 5, la segunda desde los puntos 6 al 10, y la tercera desde los puntos 11 al 14.

Con las coberturas de cada especie en cada punto y parcela se evaluó si estas zonas tienen composición de especies diferente. Esto se hizo a través de un Análisis de Similitudes (ANOSIM), el cual produjo como resultado un $R=0,546$ ($p=0,0001$) que indica que al menos una de las zonas es una comunidad diferente de las otras. Al realizar la prueba a posteriori mediante permutaciones (Tabla 21, Anexos), se obtuvo que las comunidades de la Zonas 1 y 3 son similares ($p=0,3213$), mientras que la comunidad 2 difiere de estas dos ($p=0,0003$). A continuación, se determinará cuáles variables pueden estar determinando estas diferencias entre zonas.

Conclusión preliminar, Parte I

La conclusión más resaltante que se deriva de esta primera etapa de los resultados, es que aunque no parece haber un patrón definido en las variables edáficas, sí se evidencian tres zonas notablemente distintas según la distribución y composición de las especies. Estas zonas se delimitan de esta forma: la primera, entre los puntos 1 al 5, la segunda desde el punto 6 al 10, y la tercera entre los

puntos 11 y 14. Además, la zona 2 fue significativamente diferente de las otras dos zonas, que fueron similares entre sí.

Con base en lo anterior, se decidió abordar el estudio de este gradiente utilizando como unidad de estudio las zonas, y no los puntos inicialmente definidos como unidad de estudio

Parte II: Variación por zonas

❖ Factor Hidroedáfico

La unidad de estudio “zona” se utilizó como variable clasificatoria en un Análisis Discriminante, donde se encontró que el pH ($p=0,0000$) y la conductividad específica del suelo ($p=0,0018$) determinaron diferencias significativas entre las tres zonas, por lo que fueron identificadas como las variables que discriminan diferencias entre grupos. Al observar el análisis canónico (Figura 23) o resultado gráfico donde se representan las muestras sobre los ejes discriminantes, la posición de las etiquetas que representan a las variables (pH y conductividad) señala su dirección de aumento, por lo que las Zonas 1 y 3 tienen asociado un menor pH y mayor conductividad que la Zona 2. Sin embargo, también se puede notar que si bien la tendencia a que estas zonas estén marcadas es evidente (y significativa por el resultado del análisis) la diferenciación entre los grupos es algo difusa, y por eso hay muestras de la Zona 1 en espacios que deberían corresponder a la Zona 2 y Zona 3. Esto hace que la clasificación de las muestras no sea perfecta, y se logre un 60% de clasificación correcta de las mismas, por la presencia de muestras que pertenecen a una zona y tienen condiciones más parecidas a las de otra.

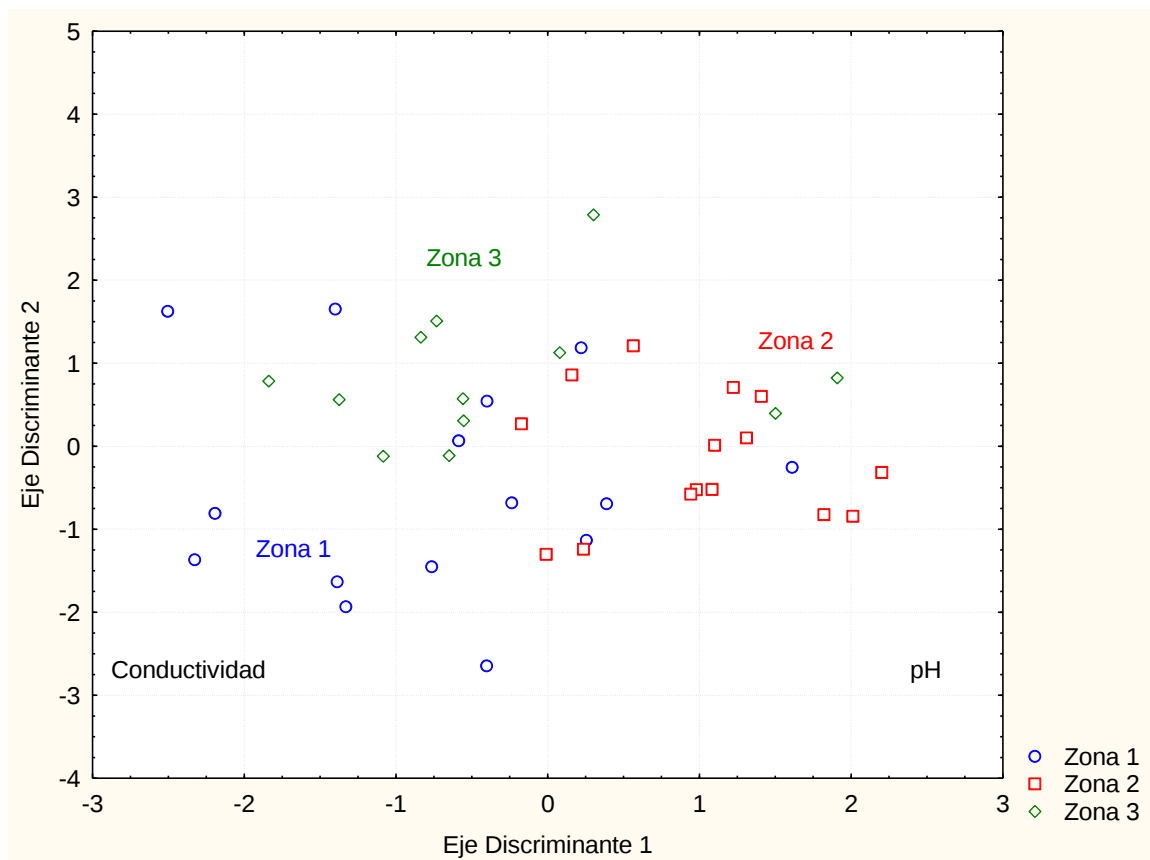


Figura 23. Análisis Canónico (salida gráfica del Análisis Discriminante) que muestra la separación de las zonas en función del pH y la Conductividad específica del suelo (variables con poder discriminante).

En cuanto a la salinidad del agua intersticial, al evaluarla por zona no se encontró ninguna diferencia significativa en la variación de la misma ($p=0,288$).

Recapitulando la incoherencia en el resultado observado al estudiar las variaciones del pH a lo largo de los puntos, que como se mencionó, se había detectado una diferencia estadísticamente significativa para la prueba de Kruskal-Wallis ($p=0,03$), pero la prueba de comparación de rangos múltiples no mostró diferencias entre ninguno de los tratamientos. Este resultado hizo pensar que posiblemente las variaciones que se estaban evaluando, estaban ocurriendo a otra escala y que por lo tanto, si había un patrón, los datos no lo mostraban a la escala que se estaba estudiando, y en consecuencia, la prueba no podría evidenciarlo. Por esta razón, una vez confirmada la diferencia entre los factores abióticos de

estas tres zonas a través del análisis discriminante, se realizó nuevamente la prueba de Kruskal-Wallis para las variables edáficas (ahora considerando zonas en vez de la estructura de puntos y parcelas como se hizo originalmente), de forma de determinar si existen diferencias edáficas sobre las zonas naturalmente observadas en vez de sobre los puntos del gradiente.

Al realizar la prueba de Kruskal-Wallis para las zonas, se obtuvieron diferencias significativas para las siguientes variables: densidad aparente (DA) ($p=0,01$), pH ($p=0,00$), conductividad específica ($p=0,00$), salinidad ($p=0,02$) y materia orgánica ($p=0,01$).

A cada una de estas variables se les realizó la prueba de comparación de rangos múltiples (Tablas 22, 23, 24, 25 y 26, Anexos) donde se determinó lo siguiente: 1) La diferencia para la densidad aparente se debe a los cambios entre las zonas 2 y 3 que son las mismas zonas que presentan diferencias para la materia orgánica. 2) La variación en la conductividad específica es significativa entre las zonas 1 y 2 al igual que la salinidad. 3) Para el pH la diferencia es determinada por la variación entre las zonas 1 y 2 y entre las zonas 2 y 3.

Estas diferencias pueden observarse en la Figura 24, donde los gráficos A y B corresponden a las variables densidad aparente y porcentaje de materia orgánica, en los cuales resultaron ser diferentes en la prueba a posteriori las zonas 2 y 3, la mediana en ambos casos fueron diferentes, siendo más marcada la diferencia para la materia orgánica. Los gráficos C y D corresponden a la conductividad específica y la salinidad, la diferencia significativa se presenta en las zonas 1 y 2, el comportamiento en ambos casos es muy similar por la correlación entre estas variables (Tabla 5), por tanto, si bien las cantidades deben ser diferentes el comportamiento o la tendencia debe ser el mismo. El gráfico E muestra la variación en pH, donde las diferencias fueron entre las zonas 1 y 2 y entre las zonas 2 y 3.

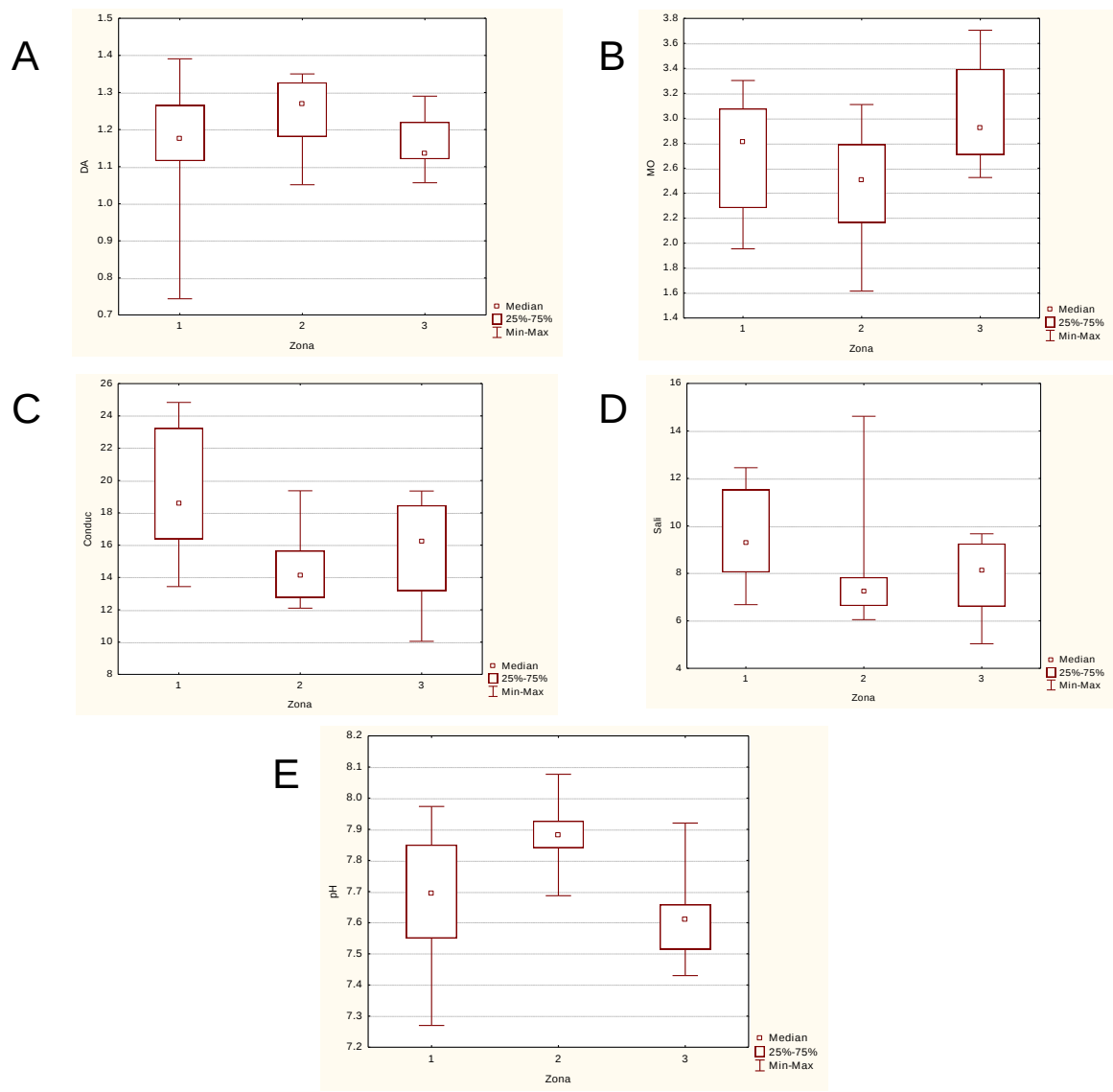


Figura 24. Variables que tuvieron una variación significativa en términos estadísticos al realizarles la prueba de Kruskal-Wallis. **A)** Densidad aparente (DA), **B)** Porcentaje de materia orgánica (MO), **C)** Conductividad Especifica (Conduc), **D)** Salinidad (Sal) y **E)** pH.

❖ Atributos Estructurales

De forma similar a los factores hidroedáficos, las variaciones en los atributos estructurales fueron estudiadas por zonas mediante la prueba de Kruskal-Wallis. En este caso, los resultados fueron similares a los obtenidos para el análisis por puntos: tanto la biomasa total ($p=0,8933$), como la biomasa verde ($p=0,9139$), biomasa seca ($p=0,4966$) y relación verde/seco ($p=0,8187$) no mostraron diferencias sobre las zonas.

La cobertura total sí presentó un resultado significativo ($p=0,000$) y en la prueba a posteriori (Tabla 27, Anexos) se observaron diferencias entre las tres zonas (Figura 25) y adicionalmente, se apreció un patrón bien marcado que no se observó al estudiar el sistema por puntos, este patrón indica que la cobertura total va en aumento en cada una de las zonas, y este aumento es significativo, pues los valores de las medianas se ven bastantes separados entre sí, al igual que los valores mínimos en cada zona.

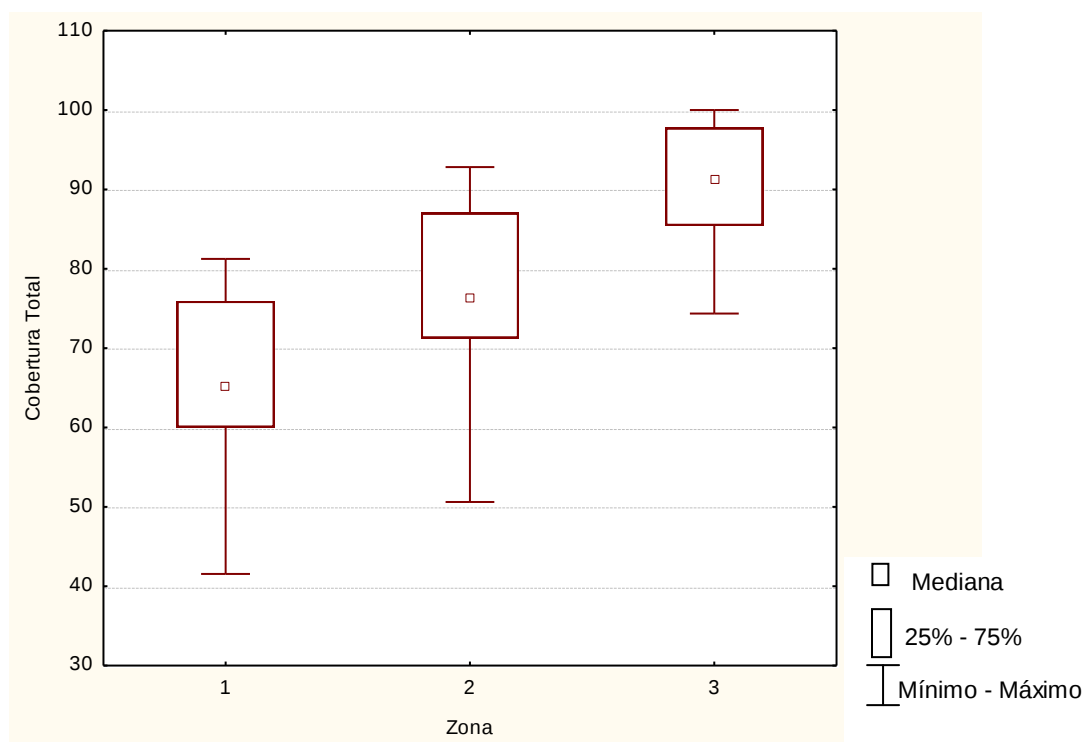


Figura 25. Variación de la cobertura total a lo largo de las tres zonas establecidas.

Conclusión preliminar, Parte II

En esta segunda etapa de resultados se resalta que a esta nueva escala de estudio es posible observar variaciones altamente significativas en factores edáficos que antes no eran perceptibles. Las diferencias que existen entre las zonas se dan a nivel del pH y de la conductividad específica del suelo. Además de ello, y aunque la conclusión sobre la biomasa no cambió con respecto al estudio por puntos y parcelas, sí se detectaron cambios en la cobertura, siendo la de la zona 1 menor a la zona 2, y a la vez esta menor a la zona 3.

Parte III: Relación Ambiente - Vegetación

❖ Factor hidroedáfico - atributos estructurales

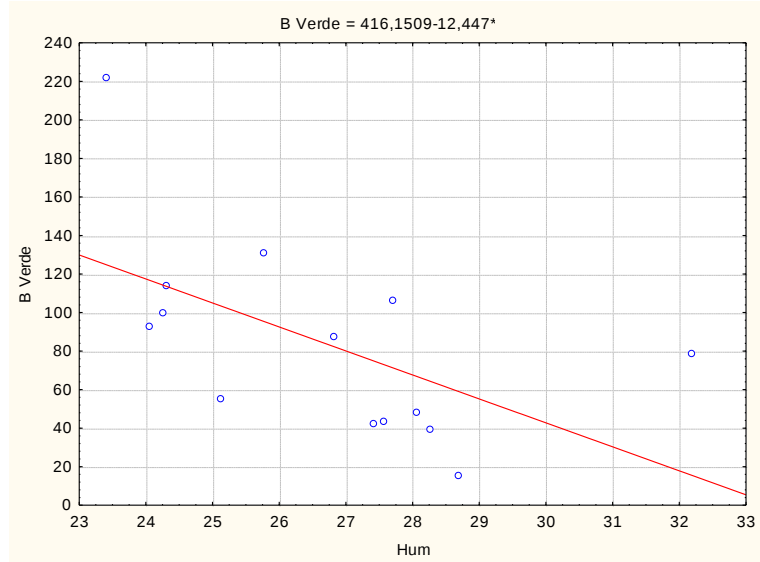
En cuanto a los atributos estructurales, el análisis de regresión lineal múltiple mostró que solo la biomasa verde y la biomasa seca estuvieron significativamente determinadas por algún factor ambiental. En el caso de la biomasa verde, el único factor seleccionado fue la humedad del suelo, con un coeficiente de regresión negativo ($\beta = -0,56$; $p = 0,0338$) que indica que por cada unidad de aumento en el porcentaje de humedad del suelo, la biomasa verde se reduce en 0,56 unidades (Figura 26 A), este resultado no tiene sentido además de que no se consiguió ninguna referencia que lo confirme, sin embargo, hay que tener en cuenta que la relación solo tiene un coeficiente de determinación del 26%, lo cual es muy bajo y sugiere revisar esta asociación en un futuro para confirmar su validez. En el caso de la biomasa seca, el factor determinante fue el pH, con $\beta = -0,56$ ($p = 0,0261$) que también indica una disminución de 0,56 unidades en la biomasa seca, cada vez que el pH aumenta en una unidad (Figura 26 B), sin embargo debido a la escala de medición de pH, el hecho de que aumente es una unidad es difícil. En ambos casos, el coeficiente de determinación ajustado fue bajo (Tabla 12) que indica que la humedad determina la biomasa verde en un 26,68%, y que el pH determina la biomasa seca en un 26,11%. Estos resultados muestran que si bien estos factores ambientales tuvieron un efecto significativo sobre las variables estudiadas, la

asociación entre el factor abiótico y el atributo estructural no es muy alta, y por lo tanto, los atributos estructurales están débilmente determinados por la humedad y el pH, pudiendo responder a otros factores no medidos, o al azar.

Tabla 12. Resultados de la regresión lineal múltiple para determinar las variables ambientales con efecto sobre los atributos estructurales. Se muestra el coeficiente de regresión estandarizado (Beta), su significancia estadística, el coeficiente de determinación R^2 ajustado (R^2 adj) y el número de puntos utilizado en cada comparación (n).

Variable dependiente	Variable independiente	Beta	p	R^2 adj	n
Biomasa verde	Humedad	-0,56	0,0338	0,2668	14
Biomasa seca	pH	-0,56	0,0261	0,2611	14
Relación V/S	Ninguna	-	-	-	14
Biomasa total	Ninguna	-	-	-	14
Cobertura total	Ninguna	-	-	-	42

A



B

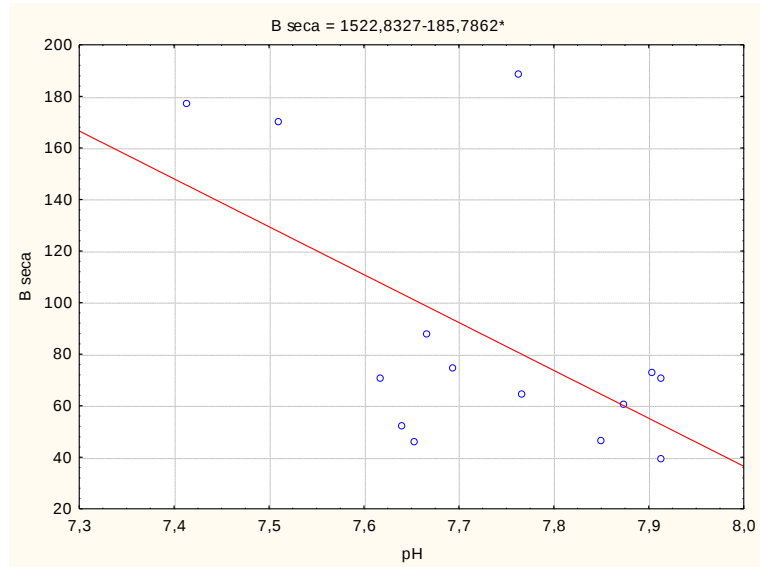


Figura 26. Asociación entre la biomasa verde vs la humedad del suelo (A) y la biomasa seca vs el pH del suelo (B).

❖ Factor hidroedáfico - composición florística

El Análisis de Correspondencia Canónica se aplicó con la finalidad de identificar el conjunto de variables con efecto sobre la composición florística de la vegetación del herbazal, permitiendo seleccionar las mejores variables ambientales que pueden explicar de forma parcial esta estructura comunitaria.

Para escoger una salida definitiva del análisis, es preciso evaluar cuántas variables son suficientes para obtener un “buen” análisis. Este proceso no tiene una “receta”, pues por un lado no necesariamente a mayor número de variables incorporadas al modelo, se obtiene proporcionalmente mayor contenido de información explicada, y por otro lado, el exceso de variables “sobre explica” la estructura de la comunidad por efecto de dichas variables (Ter Braak, 1997). En otras palabras, hay que encontrar una cierta cantidad de variables suficiente para cada caso de estudio.

Para resolver lo anterior, se utilizó como criterio el porcentaje de varianza explicada (*eigenvalue canónico*) al efectuar el CCA con distinto número de variables ambientales (Tabla 13, Figura 27), donde se puede apreciar el valor del *eigenvalue canónico* que muestra cómo al ir incorporando variables, aumenta la proporción de varianza que explican las variables ambientales hasta que se observa que con más de 6 variables ambientales, se alcanza un “plateau” y no mejora el porcentaje de variación explicada. Este punto nos indica que con seis variables puede ser suficiente para este caso de estudio.

Tabla 13. Eigenvalues canónicos al incluir distinto número de variables ambientales en el análisis de CCA. La varianza total del sistema es la misma porque depende de la comunidad y no de los factores ambientales. El porcentaje se calculó como la proporción de la varianza total del sistema explicada por el eigenvalue canónico (Ter Braak y Smilauer, 1998).

Número de variables	Eigenvalue canónico	% Varianza Explicada por variables ambientales
1	0.285	20.5
2	0.347	25.0
3	0.392	28.2
4	0.43	30.9
5	0.478	34.4
6	0.507	36.5
7	0.521	37.5
8	0.525	37.8
9	0.529	38.1
10	0.532	38.3

Varianza total del sistema = 1.39

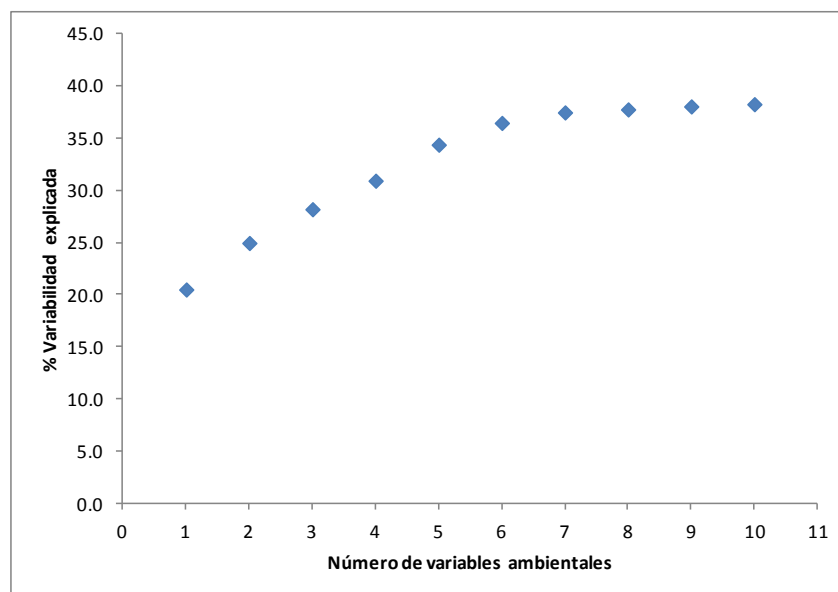


Figura 27. Variabilidad explicada por los factores ambientales vs número de variables ambientales incorporadas al modelo en el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). En el eje X se encuentran el número de variables ambientales y en el eje Y el porcentaje de variabilidad del sistema que es explicada. Se observa que la curva tiene una tendencia a estabilizarse cuando se incorporan seis variables.

Al escoger el resultado con 6 variables, se encontró que las seis variables que mejor determinaron la estructura comunitaria fueron el pH, la densidad aparente (DA), el porcentaje de arena (Are), la humedad (Hum), el porcentaje de materia orgánica (MO) y la conductividad específica (Conduc). Los valores de inflación de estas variables (VIF) indican que la presencia de cada una de ellas dentro del modelo predictivo no es redundante; en este sentido, Ter Braak y Smilauer (1998) consideran apropiado que en un análisis los VIF resultantes deben estar por debajo de 10 para evitar colinealidad entre los factores que explican la estructura comunitaria, lo que muestra que en este caso las variables seleccionadas no son colineales, ya que estos valores están por debajo de 2 (Tabla 14). El primer eje de ordenación explicó 36,5% de la estructura comunitaria, de forma significativa, lo cual se verificó a nivel del primer eje de ordenación canónico ($p=0,002$) y al considerarlos todos en conjunto ($p=0,002$).

Tabla 14. Factores de inflación de la varianza (VIF) para las variables incorporadas por el modelo al Análisis de Correspondencia Canónico. Variables: Humedad (Hum), Densidad Aparente (DA), pH, Conductividad específica (Conduc), Porcentaje de arena (Are), Porcentaje de materia orgánica (MO).

Variable	Factor de Inflación de la Varianza (VIF)
Humedad	1,772
Densidad aparente	1,363
pH	1,749
Conductividad	1,167
% Arena	1,238
Materia orgánica	1,382

Adicionalmente, se obtuvo el *triplot* o diagrama de ordenación (Figura 28), que muestra simultáneamente los factores ambientales, las especies y los sitios. En este gráfico se observa que el pH, la densidad aparente y el porcentaje de arena del suelo, estuvieron relacionados negativamente con el porcentaje de materia orgánica y la humedad del suelo, pero todos estos factores son los que determinan significativamente la composición de las especies en el gradiente que estudiamos. En este diagrama se identificaron con polígonos las muestras pertenecientes a una misma parcela (A, B y C), donde se obtuvo, consistente con la Figura 18, una similitud aparente entre las muestras de todas las parcelas. Sin

embargo, este análisis está revelando que el primer eje de ordenación (horizontal) determina un cambio ambiental sobre las seis variables ya mencionadas, y que ese cambio ambiental define comunidades que ya fue evidenciado son distintas. En este sentido, los morfotipos de *Sporobolus virginicus* se encuentran ubicados en extremos opuestos del diagrama de ordenación (Figura 28), *S. virginicus* pequeño estuvo asociado con sustratos de mayor porcentaje de materia orgánica, mayor contenido de humedad en el suelo y mayor conductividad específica del suelo; mientras que *S. virginicus* grande apareció en sustratos con pH del suelo, densidad aparente y porcentaje de arena mayores.

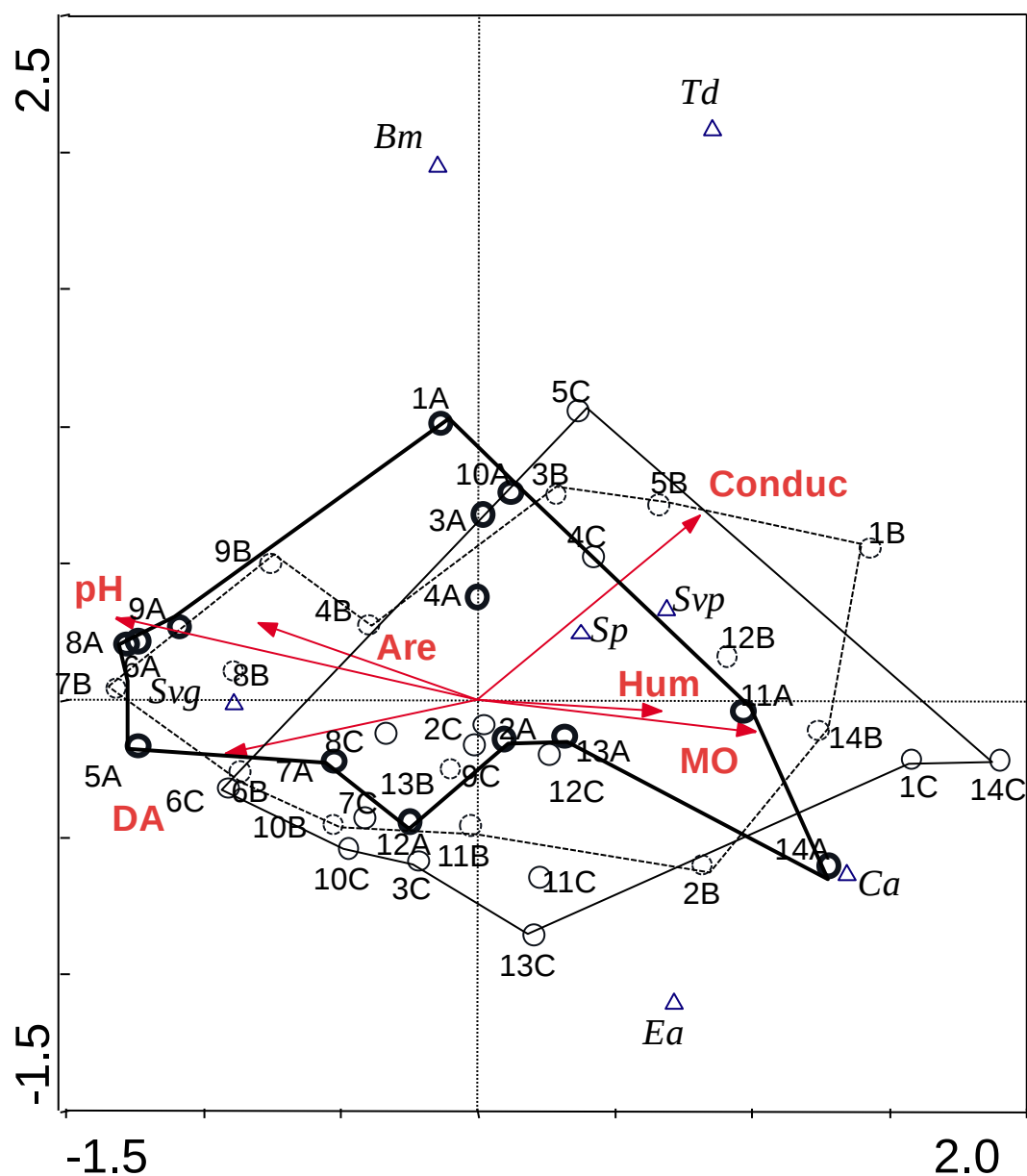


Figura 28. Diagrama de ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Variables ambientales: Materia orgánica (MO), densidad aparente (DA), pH del suelo (pH), humedad del suelo (Hum), porcentaje de arena (Are), conductividad específica del suelo (Conduc). Especies: *Sporobolus virginicus* morfotipo pequeño (Svp), *Sporobolus virginicus* morfotipo grande (Svg), *Eleocharis acutangula* (Ea), *Cyperus articulatus* (Ca), *Sesuvium portulacastrum* (Sp), *Typha domingensis* (Td), *Batis maritima* (Bm)

Discusión

Inicialmente el trabajo se diseñó a manera de evaluar la variación de los factores hidroedáficos registrados en dos direcciones de un gradiente (puntos y parcelas) cercano a una laguna salina. A nivel de parcelas se encontró un cambio significativo en la salinidad, lo que podría obedecer a que las parcelas con mayor salinidad se encontraron a menor distancia de la Laguna La Reina, un cuerpo de agua costero ubicado a menos de 1 Km de la zona de estudio cuya dinámica debe tener un efecto sobre las características hidroedáficas de los ecosistemas cercanos. A nivel de puntos, los resultados indicaron que el pH y la materia orgánica presentaban variaciones, pero las pruebas a posteriori, no detectaron cambios entre puntos, un resultado inconsistente que hizo replantear la escala de estudio, eligiendo como unidad de estudio las “zonas” derivadas del análisis de la composición florística.

El estudio por zonas mostró diferencias entre las condiciones abióticas del sistema, en el sentido de que las zonas 1 y 3, similares entre ellas, se diferenciaron gradualmente de la zona 2 por el pH del suelo y conductividad. A su vez, la composición florística de las zonas 1 y 3 resultó similar entre ellas, pero distinta de la composición de especies de la zona 2, lo que hace pensar que el pH y la conductividad podrían estar determinando los cambios en la vegetación asociada a cada zona.

Calcular la correlación entre un conjunto de variables es muy importante pues además de conocer la forma en que responden los distintos factores, se puede determinar cuánta información redundante hay en un sistema y describir este con mayor simplicidad, perdiendo poca información (Bulla, 1995). Las correlaciones más importantes por su magnitud fueron las siguientes. En primer lugar, una alta asociación entre la salinidad (del agua y del suelo) con la conductividad, lo cual tiene sentido pues la conductividad registra el contenido de iones salinos, no solo Na^+ y Cl^- , sino otros presentes (Reddy y DeLaune, 2008).

También se encontró una correlación negativa y altamente significativa entre el porcentaje de arena y el de limo, lo cual es esperable al ser variables complementarias donde suelos más arenosos tienen menos contenido de partículas finas.

La humedad del suelo también tuvo una relación positiva y altamente significativa con el porcentaje de materia orgánica ($r=0,48$) y negativa con la densidad aparente ($r=-0,48$). Esta asociación es reportada por Salamanca y Sadeghian (2005) en zonas cafetaleras colombianas, quienes indican que a medida que aumentan los contenidos de materia orgánica, mejora la retención de humedad del suelo y disminuye la densidad aparente.

El pH estuvo asociado negativamente con el porcentaje de materia orgánica, lo cual Ritchie y Dolling (1985) explican a través de la liberación de iones H^+ por parte de la materia orgánica. Esta asociación también ha sido encontrada por Suárez-Villasmil al estudiar la relación en 18 humedales del estado Miranda (datos no publicados).

Cuando un grupo de variables están correlacionadas, el sistema donde actúan estas variables responde como un todo a una ligera variación en una de ellas. En este estudio las correlaciones fueron en general, bajas, indicando que el cambio de una variable tiene solamente un efecto leve sobre las otras variables.

La especie *Sporobolus virginicus* fue encontrada en dos morfotipos que fueron denominados “grande” y “pequeño”. Estos morfotipos habían sido distinguidos en esa misma área de estudio, un año antes, por Cabrera y col. (2013), quienes los denominaron “robusto” y “pequeño”, respectivamente. En este trabajo se mostró una dependencia negativa y significativa entre la presencia de estos dos morfotipos, a diferencia de lo que determinaron Cabrera y col. (2013) quienes no encontraron una asociación entre la presencia de uno y otro morfotipo.

Aunque el estudio no pudo demostrar cuál es el factor que determina la distribución de los morfotipos, los resultados muestran que *Sporobolus virginicus* pequeño estuvo asociado con sustratos de mayor porcentaje de materia orgánica,

mayor contenido de humedad en el suelo y mayor conductividad específica, mientras que *Sporobolus virginicus* grande se asoció a sustratos con mayor pH, densidad aparente y porcentaje de arena. Cabrera y col. (2013) determinaron que el patrón de distribución de los dos morfotipos estuvo determinado por la humedad y la densidad aparente del suelo (ambas variables altamente relacionadas; $r = -0,54$, $p < 0,02$), mientras que pareció ser independiente del pH y la salinidad, contrario a lo reportado en este trabajo, no obstante la escala de medición de este estudio fue bastante más fina. Donovan y Gallagher (1984) evaluaron la tolerancia a distintos niveles de oxígeno en sustratos, de dos formas genéticamente distintas de *S. virginicus*, observando las respuestas morfológicas y fisiológicas a los distintos niveles de aireación encontrando que la distribución de las dos formas de *S. virginicus* no está limitada por las diferencias en la capacidad de tolerar suelos inundados, ya que en cualquiera de las condiciones las dos formas fueron capaces de adaptarse bien, sea mediante mecanismos morfológicos o fisiológicos e incluso una combinación de ambos. En cualquier caso, estos resultados, sin una explicación demostrada, motivan la continuación de estos estudios para conocer la asociación entre la presencia de estos morfotipos y los factores que la determinan.

La dominancia de cada morfotipo permitió identificar que cada uno de ellos estuvo asociado con distintas especies, marcando la existencia de dos comunidades o “parches”. Es conocido que la vegetación en los humedales presenta patrones espaciales con apariencia de parches (Gordon, 1998), lo cual se conoce como zonación (Sculthorpe, 1971; Spence, 1982; Keddy, 1984; Klosowski 1992; Barker y Maltby, 2009) porque las especies ocupan posiciones diferentes en este gradiente dependiendo de su tolerancia a factores ambientales o bióticos. No obstante casi todos los patrones observados en la naturaleza son el resultado de un complejo de múltiples factores y procesos actuando simultánea y sinérgicamente por lo que resulta imposible registrar todas las variables y procesos que se están llevando a cabo en un sistema.

Este trabajo mostró que el cambio en la composición de las especies del sistema de estudio estuvo determinado en parte, por las variaciones en algunos factores

hidroedáficos. Álvarez y col. (2001) en la laguna La Mata, España, evaluaron una serie de factores edáficos (contenido de humedad de los suelos, pH, concentración de iones Cl^- , SO_4^{2-} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ y K^+ , nivel freático y duración de la inundación), a lo largo de un gradiente, desde la zona más baja (borde de la laguna) donde la inundación era mayor, hasta el límite superior donde no se observaba la lámina de agua. Realizaron un análisis de correspondencia canónica con los datos edáficos y florísticos, encontrando que las variables que explican la zonación de estas comunidades son el periodo de inundación, la salinidad total y la relación $\text{Ca}^{2+}/\text{Na}^+$.

Medina y col. (1989) realizaron una investigación en el estado Falcón donde estudiaron manglares y comunidades de plantas halófitas, encontrando que las especies más representativas de cada unidad de vegetación mostraron un patrón de distribución determinado por la fluctuación en la lámina de agua y la posición topográfica. Otro hallazgo importante fue que determinaron que cambios muy pequeños en el nivel del suelo (5-20cm), ocasionaban cambios en la inundación y la salinidad haciéndose posible la coexistencia de especies de plantas halofíticas y halofóbicas.

Sykes y Wilson (1991), en un estudio que realizaron en Nueva Zelanda sobre la vegetación que se encuentra en dunas costeras, encontraron que los factores que determinan la estructura de la comunidad, son un complejo de variables con relación a la elevación de la marea, la alcalinidad, el distanciamiento del mar y la humedad del suelo.

La distribución de las especies no solo depende de aspectos abióticos como los factores edáficos sino también de factores bióticos determinantes como la competencia entre distintas especies, esto fue demostrado mediante una investigación experimental en Georgia USA por Pennings y Moore (2001).

Bornman y col. (2004), realizaron un estudio en la desembocadura del Río Ornage en el cual se pudo evidenciar el factor determinante en la distribución de las especies vegetales el cual fué la profundidad del nivel freático esto debido a que

era la fuente principal de agua en este ambiente con escasas en este recurso. Además la profundidad del agua subsuperficial estaba correlacionada con la salinidad de los suelos, por lo que este parece ser uno de aspectos contribuyentes en la zonación de las especies, como fue encontrado en este trabajo.

En congruencia con las investigaciones ya mencionadas Silvestri y col. (2004) estudiaron la dinámica de la vegetación en pantanos salobres, llegando a la conclusión de que está determinada por la limitación de factores estresantes, como la salinidad de los suelos y la disponibilidad de oxígeno.

Son muchas las investigaciones que se han realizado a fin de determinar la distribución espacial de plantas halófitas registrando variables ambientales a lo largo de un gradiente específico (Ungar, 1991; Khan y Ungar, 2000). Sin embargo estas investigaciones son principalmente en ambientes marinos-costeros de zonas templadas, en los herbazales halófitos de las zonas tropicales, como este trabajo, las investigaciones son escasas.

Sporobolus virginicus no tolera las inundaciones prolongadas (FAO, consulta en línea, 14 de septiembre de 2014). Es considerada una planta halotolerante; es decir, crece en suelos ligeramente salinos (Medina y col., 2008), no presenta succulencia en las hojas ni acumula sodio en sus tejidos, como adaptación presenta glándulas salinas en las hojas que le permiten secretar iones sodio (Marcum y Murdoch, 1992; Bell y O`Leary, 2003).

Los elevados niveles de sal de los suelos representan una situación de estrés para las plantas y por ende restringen su desarrollo, debido a que trae como consecuencia una limitación en la disponibilidad del agua (bajo potencial hídrico) (Taiz y Zeiger, 2002). Las plantas que se establecen en ambientes con esta característica deben necesariamente tener adaptaciones que le permitan su desarrollo (Baskin y Baskin, 2001; Flowers y Colmer, 2008).

Finalmente, las especies halladas en el humedal resultaron ser en su mayoría emergentes. Estas especies suelen ser muy comunes en estos ecosistemas altamente productivos (Mitsch y Gosselink, 2000), lo que hace que sean

reservorios de carbono, sumado a la baja tasa de descomposición consecuencia de las condiciones de baja disposición de oxígeno por los suelos estar inundados.

Conclusiones

1. Los suelos presentaron variaciones en la salinidad entre parcelas (gradiente perpendicular al borde de la Laguna La Reina), mientras que a nivel de zonas (gradiente paralelo al borde de la Laguna La Reina), las variables determinantes fueron el pH y la conductividad. Teniendo en cuenta que la conductividad y la salinidad estuvieron correlacionadas, es posible que el factor ambiental asociado con el contenido de iones en el suelo sea el determinante en la dinámica de este sistema, por lo que es recomendable abordar con más detalle el estudio de este aspecto en futuros estudios.
2. Las asociaciones entre los factores edáficos y entre factores edáficos y los atributos estructurales fueron en general relaciones débiles, que muestran como el cambio de una variable tiene un efecto leve sobre otras variables. Esto además hace suponer que se trata de un sistema con baja determinación por los factores estudiados que bien puede responder al efecto de otros factores no medidos, o al azar.
3. La ausencia de diferencias significativas sobre la biomasa verde, seca, total y relación verde/seco a lo largo de todos los gradientes estudiados, muestra un sistema bastante homogéneo a nivel fisionómico, a pesar que existan cambios en el medio abiótico o en la composición florística.
4. Los cambios en la composición florística respondieron a cambios en las variables edáficas, encontrando una composición florística similar en sitios que tuvieron condiciones edáficas similares. En este sentido, se encontró una comunidad dominada por el morfotipo grande de *S. virginicus* y otra dominada por el morfotipo pequeño de esta especie.

5. Los dos morfotipos de *Sporobolus virginicus*, tienden a excluirse y aparecen en condiciones edáficas distintas: *S. virginicus* grande aparece en suelos con pH más básicos, mayor contenido de arena y mayor densidad aparente, mientras que *S. virginicus* pequeño se asocia a mayor contenido de materia orgánica y humedad en el suelo.
6. La vegetación es el mejor indicador para determinar la existencia de gradientes ambientales en un ecosistema. Si bien inicialmente se propuso un gradiente basado en una unidad de muestreo práctico, los resultados del estudio sobre la vegetación permitió hacer evidentes los patrones de este sistema, para brindar resultados consistentes.

Bibliografía

- Afifi A.A., Clark, V. 1997. Computer-Aided Multivariate Analysis. Tercera Edición. Chapman and Hall. Boca Ratón. 455 pp.
- Alvarez, J., Ortiz, R., Alcaraz, A. 2001. Edaphic characterization and soil ionic composition influencing plant zonation in a semiarid Mediterranean salt marsh. *Geoderma* **99** : 81-98.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* **26**: 32-46.
- Azzimonti, J.C. 2003. Bioestadística aplicada a Bioquímica y Farmacia. Editorial Universitaria de la UNAM, Segunda Edición, México, México.
- Barker, T. y E. Maltby. 2009. The Dynamics of Wetlands. En: The Wetlands Handbook. Maltby, E. y T. Barker (Eds). Wiley Blackwell. Oxford. 1058 pp.
- Barreto, M., Caparipano, V., Dorta, K., Freire, R., Manuitt, P., Rangel, G. 2001. Composición florística y zonación de los bosques de mangle de la Laguna La Reina (Higuerote, Edo. Miranda, Venezuela). IX Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar. San Andrés, Colombia.
- Barreto, M.B. 2008. Diagnostics About the State of Mangroves in Venezuela: Case Studies from the National Park Morrocoy and Wildlife Refuge Cuare. En: Lieth, H., M. García Sucre y B. Herzog. Mangroves and Halophytes, Restoration and Utilisation. Springer.
- Baskin, C., Baskin, J. 2001. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. ACADEMIC PRESS. San Diego, USA.
- Bell, H.L., J.W. O`Leary 2003. Effects of Salinity on Growth and Cation Accumulation of *Sporobolus virginicus* (Poaceae). American Journal of Botany **90**: 1416–1424.
- Bloom, C.W.P.M., van de Steeg, H.M., Voosenek L.A.C.J. 1996. Adaptive Mechanisms of plants occurring in wetland gradients. En: Wetlands: Environment gradients, boundaries and buffers. CRC Press. Boca Raton.

- Bornman, T.G., Adams, J.B., Bezuidenhout, C. 2004. The influence of floodplain geohydrology on the distribution of *Sarcocornia pillansii* in the Olifants Estuary on the West Coast, South Africa. *Journal of Arid Environments* **56**: 603–625.
- Boyucos, G. J. 1962. Hydrometer method improved for making particles size analysis of soil. *Agron. J* **54**: 464- 465 pp.
- Bulla, L. 1995. El Análisis de Componentes Principales en Ecología. Trabajo de Ascenso. Instituto de Zoología Tropical. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Cabrera, V., Mendoza, R., Avendaño, Y., Marrero, M., Pérez, K., Barreto, M., Suárez-Villasmil, L. 2013. Distribución de dos morfotipos de *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth en un humedal herbáceo en la Laguna La Reina, Higuerote, Venezuela. Memorias del X Congreso Venezolano de Ecología. Mérida, Venezuela.
- Casanova, E. 2005. Introducción a la ciencia del suelo. Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecol.* **18**:117-143.
- Collins, M.E., Kuehl, R.J. 2000. Organic matter accumulation and organic soils. *In*: J. L. Richardson and M. J. Vepraskas (eds.). Wetland soils: genesis, hydrology, landscapes and classification. Lewis Publishers. Boca Raton, USA.
- Conard, H. 1905. The waterlilies: a monograph of the genus *Nymphaea*. The Carnegie Institution of Washington. Baltimore, USA.
- Daniel, W. 2002. Bioestadística. Base para el análisis de las Ciencias de la Salud. Editorial Limusa-Wiley. Cuarta edición. México.
- Donovan, L.A., Gallagher, J.L. 1986. Anaerobic substrate tolerance in *Sporobolus virginicus* (L) Kunth. *Amer.J.Bot.* **71**:1424-1431

- Flowers, T., Colmer, T. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phyt.* **179**: 945–963.
- Font Quer, P. 2001. Diccionario de Botánica. Ediciones Península. Segunda Edición. Barcelona, España.
- Gabriel, K. R. 1971. The biplot graphic display of matrices with application to PCA. *Biometrika* **58**: 453-467.
- Gleen-Lewin, D.C.R., van der Maarel 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. En: Gleen-Lewin, D. C.; R. K. Peet y T. T. Veblen (Eds). *Plant Succesion, theory and prediction*. Chapman & Hall. Primera edición. Londres.
- Gordon, E. 1998. Composición fisionómica y florística de humedales dominados por *Monthricardia arborescens* en Laguna Grande (Monagas, Venezuela). *Acta. Biol. Venez.* **18**:55-76.
- Gordon, E. 2001. Contribución a la ecología de *Mothricardia arborescens* (L.) Schott (Araceae). II. Biomasa y Producción. *Acta Biol. Venez.* **21(1)**:53-66.
- Gordon, E., Peña, C., Rodríguez, C., Rodríguez, J., Delgado, L. 2001. Caracterización de la vegetación en un humedal herbáceo Oligohalino (Sabanas de Venturini, Sucre, Venezuela). *Acta Biol. Venez.* **21**: 41-49.
- Gordon, E. 2003. Inventario preliminar de la vegetación ribereña de la Península de Paria (estado Sucre, Venezuela). *Acta Biol. Venez.* **23**:1-15.
- Gordon, E., Feo, Y., Suárez-Villasmil, L. 2007. Efecto de la profundidad del agua sobre el crecimiento y biomasa de *Hymenachne amplexicaulis* en un humedal (estado Miranda, Venezuela). *Rev. Fac. Agron.* **24**:214-219.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeont. Elect.* **4**: 9.
- Hammer, Ø., 2003. Paleontological Statistics. Manual de Referencia, versión 3.0. Natural History Museum. University of Oslo. 221 pp.

- Heiri, O., Lotter, A.F., Lemcke, G. 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: Reproducibility and comparability of results. *J. Paleolimnol* **25**: 101-110.
- Hernández, L. 2010. Dinámica de producción de coprolitos de lombrices de tierra en la sabana de la estación biológica de los llanos. Trabajo especial de grado. Universidad Central de Venezuela. Caracas-Venezuela.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding Remarks. Cold Spring Harbor *Symp. Quant. Biol* **22**:415-427.
- IBM Corp. Released. 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY: IBM Corp.
- Keddy, P. A. 1984. Plant Zonation on lakeshores in Nova Scotia: A test of the Resource Specialization Hypothesis. *Journal of Ecology* **72**:797-808.
- Khan MA, Ungar IA, Showalter AM. 2000. The effect of salinity on the growth, water status, and ion content of a leaf succulent perennial halophyte, *Suaeda fruticosa* (L.) Forssk. *Journal of Arid Environments* **45**: 73–84.
- Klosowski, S. 1992. Temporal and Spatial variation of habitat conditions in the zonation of littoral plant communities. *Aquatic Botany* **43**: 199-208.
- Legendre, P., L. Legendre 1998. Numerical Ecology. Segunda edición, tercera reimpresión (2003). Elsevier Science. The Netherlands.]
- Maltby, E., Barker, T. 2009. The Dynamics of Wetlands. En: The Wetlands Handbook. Maltby, E. y T. Barker (Eds). Wiley Blackwell. Oxford.
- Marcum, K.B., Murdoch, C.L. 1992. Salt tolerance of the coastal salt marsh grass, *Sporobolus virginicus* (L.) kunth. *New Phytol.* **120**. 281-288.
- Medina, E., Cram. W.J., Lee,H.S.J., Luttge,U., Popp, M.,Smith, J.A.C., Diaz, M. 1989. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. *New Phytologist*. Vol 111, No 2, p 293-307.

- Medina, E., Francisco, A.M., Wingfield, R., Casañas, O.L. 2008. Halofitismo en Plantas de la costa Caribe de Venezuela: Halófitas y Halotolerantes. *Acta Bot. Venez.* **31**: 49-80.
- Mitsch, W.J., Gosselink J.G. 2000. Wetlands. John Wiley & Sons, Inc. Tercera edición. New Jersey.
- Mitsch, W.J., Gosselink J.G. 2007. Wetlands. John Wiley & Sons, Inc. Cuarta edición. New Jersey.
- Munsell Color Company Inc. 1954. Munsell Soil Color Charts. Baltimore, USA.
- Pennings, S., Moore, D. 2001. Zonation of shrubs in western Atlantic salt marshes. *Oecologia* **126** : 587-594.
- Ponnamperuma, F.N. 1984. Effects of flooding on Soils. En: Flooding and Plant Growth. T. T. Kozlowski (Ed). Academic Press. Orlando.
- Quinn, G. P., Keough, M. J. 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ramsar 2014. The Ramsar Convention on Wetlands. <http://www.ramsar.org/>. [Consulta 14 de mayo de 2014].
- Reddy, K. R. 1993. Wetland soils-opportunities and challenges. *Soil. Sci. Soc. Am. J.* **57**:1145:1146.
- Reddy, K. R., DeLaune, R. D. 2008. Biogeochemistry of Wetlands. Science and Applications. CRC Press. Boca Raton.
- Rial, A. 2009. Plantas acuáticas de los llanos inundables del Orinoco, Venezuela. Fundación La Salle, Conservación Internacional Venezuela, Gold Reserve Inc. Caracas, Venezuela.
- Ritchie, G. S. P, Dolling. P. J. 1985. The Role of Organic Matter in Soil Acidification. *Australian Journal of Soil Research*, 23(4):569-576.
- Rodriguez. R. 1999. Conservación de humedales en Venezuela: Inventario, diagnóstico ambiental y estrategia. Comité Venezolano de la UICN. Caracas, Venezuela.

- Salamanca, J. A. Sadeghian KH., S. 2005. La densidad aparente y su relación con otras propiedades en los suelos de la zona cafetera colobiana. *Cenicafé* 56(4):381-397.
- Sculthorpe, D. 1971. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Arnold Publishers. Segunda reimpresión de la primera edición (1967).
- Siegel, S., Castellan, N.J. 2001. *Estadística no Paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. Editorial Trillas. Cuarta edición. México.
- Silvestri, S., Defina A., Marani, M. 2004. Tidel regime, salinity and salt marsh plant zonation. *Estuar coast shelf s.* **62**: 119-130.
- Spence, D. H. N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Adv. in Ecol. Research.* **12**: 37-125.
- StatSoft, Inc. 2007. *STATISTICA: Data Analysis Software System*, v.8.0. www.statsoft.com.
- Suárez-Villasmil, L. 2010. *Dinámica de la vegetación herbácea en un humedal dulceacuícola del estado Miranda. Trabajo de Ascenso a la Categoría de Profesor Asistente*. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- Suárez-Villasmil, L., Fedón, I. C., Barreto-Pittol, E., García, D., De La Cruz, Y. Avendaño, Y., Pérez, K., Barreto, M.B., Gordon, E. 2013. Composición florística y características hidroedáficas de humedales herbáceos en la región de Barlovento (estado Miranda, Venezuela). *Memorias del X Congreso Venezolano de Ecología*. Mérida, Venezuela.
- Sykes, M., Wilson, J. 1991. Vegetation of a coastal sand dune system in southern New Zealand. *Journal of vegetation Science* **2**: 531-538.
- Taiz, L., Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc Publishers. 3ra Edición. España.
- Ter Braak, C.J.F. 1987. The Analysis of Vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* **69**:69-77.

- Ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P. 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows. Software for Canonical Community Ordination (version 4). Centre for Biometry Wageningen. CPRO-DLO. Wageningen. 351 pp.
- Ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P. 2003. CANOCO para Windows. v.4.5. Computer program. Centre for Biometry Wageningen. CPRO-DLO. Wageningen.
- Tezara, W., Martínez, D., Rengifo, E., Herrera, A. 2003. Photosynthetic Responses of the Tropical Spiny Shrub *Lycium nodosum* (Solanaceae) to Drought, Soil Salinity and Saline Spray. *Ann. Bot.* **92**: 757-765.
- Torres, R., Lugo, C., Gordon, E., Suárez-Villasmil, L. 2013. Descomposición foliar in situ de *Heliconia marginata* en un humedal herbáceo (Barlovento, Venezuela). *Polibotanica* **35**: 21-40.
- Ungar IA. 1991. *Ecophysiology of vascular plants*. Boca Raton, FL, USA: CRC Press.
- Velázquez, J. 1994. Plantas Acuáticas Vasculares de Venezuela. CCH-UCV. Caracas, Venezuela.

Anexos

Tabla 15. Prueba a posteriori (comparación de rangos múltiples) para la salinidad del agua intersticial en las 3 parcelas (A, B, C) utilizando el análisis de Kruskal-Wallis. En negrita se muestran aquellos pares de tratamientos que presentan una diferencia estadísticamente significativa ($p < 0,05$ según el límite por defecto fijado por el programa Statistica), mientras que en negro, se presentan aquellos pares de puntos que son estadísticamente similares. La semi-matriz superior es un “espejo” de la inferior y los datos presentados corresponden a datos de probabilidades.

Salinidad del Agua	B	A	C
B		1,000000	0,057617
A	1,000000		0,031658
C	0,057617	0,031658	

Tabla 16. Prueba a posteriori (comparación de rangos múltiples) para el porcentaje de materia orgánica en los 14 puntos. Se sigue el formato de resultados de la Tabla 15.

MO	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,160093	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
2	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
3	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,249735
4	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
5	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,578463
6	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
7	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
8	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
9	0,160093	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	0,779393	0,026063
10	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	0,706379
11	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000
12	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000
13	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,779393	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000
14	1,000000	1,000000	0,249735	1,000000	0,578463	1,000000	1,000000	1,000000	0,0026063	0,706379	1,000000	1,000000	1,000000	

Tabla 17. Prueba a posteriori (comparación de rangos múltiples) para el pH en los 14 puntos. Se sigue el formato de resultados de la Tabla 15.

PH	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
2	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,522674	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
3	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
4	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
5	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
6	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,522674
7	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
8	1,000000	0,522674	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	0,496641	1,000000	1,000000	0,223807
9	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
10	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,496641	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
11	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000
12	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000
13	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000
14	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,522674	1,000000	0,223807	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	

Tabla 18. Prueba a posteriori (comparación de rangos múltiples) para el pH en las tres parcelas (A, B, C). Se sigue el formato de resultados de la Tabla 15.

PH	B	A	C
B		0,772595	0,563415
A	0,772595		0,042935
C	0,563415	0,042935	

Tabla 19. Resultados del Análisis de Componentes Principales. Eigenvalues (autovalores o cantidad de varianza explicada por cada eje), porcentaje de varianza neta y acumulada en cada componente principal, así como correlaciones (r) entre cada una de las variables incluidas en este análisis y cada uno de los cinco primeros componentes principales. PC=Componente Principal.

	PC	1	2	3	4	5
	Eigenvalue	311.7	218.7	145.2	116.8	10.8
	% varianza	28.3	19.9	13.2	10.6	98.0
	% Varianza Acumulada	28.3	48.2	61.4	72.0	170.0
Correlaciones (r) de las variables con cada componente principal	Hum	0.4	0.0	-0.4	0.1	0.1
	DA	-0.4	0.1	0.2	-0.3	-0.3
	pH	-0.4	-0.1	0.1	0.0	-0.1
	Conduc	0.2	0.5	0.1	0.2	-0.2
	Sali	0.2	0.5	0.3	0.2	-0.3
	Arc	0.1	-0.2	0.0	0.7	0.0
	lim	0.4	-0.3	0.3	-0.3	-0.2
	Are	-0.4	0.3	-0.3	0.2	0.2
	Sal_Agua	-0.1	0.4	0.3	-0.2	0.5
	MO	0.3	0.2	-0.4	-0.4	0.3
	CT	0.1	-0.2	0.6	0.2	0.6

Tabla 20. Prueba a posteriori (comparación de rangos múltiples) para la cobertura total de la vegetación en los 14 puntos. Se sigue el formato de resultados de la Tabla 15.

Cobertura T	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,992263	1,000000	0,160093	1,000000	0,223807	1,000000	0,079659	0,048991
2	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,779393	0,522674
3	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
4	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
5	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
6	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
7	0,992263	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
8	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
9	0,160093	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,818372
10	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
11	0,223807	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000
12	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000
13	0,079659	0,779393	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000
14	0,048991	0,522674	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,818372	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	

Tabla 21. Prueba a posteriori (corrección de Bonferroni) para determinar si las tres zonas son comunidades distintas. Los valores marcados en negrita muestran que existen diferencias entre las comunidades establecidas en las respectivas zonas.

	Zona 1	Zona 2	Zona 3
Zona 1	0	0,0003	0,3213
Zona 2	0,0003	0	0,0003
Zona 3	0,3213	0,0003	0

Tabla 22. Prueba a posteriori (comparación de rangos múltiples) para la densidad aparente en las tres zonas. Se sigue el formato de resultados de la Tabla 15.

DA	1	2	3
1		0,099968	1,000000
2	0,099968		0,016757
3	1,000000	0,016757	

Tabla 23. Prueba a posteriori (comparación de rangos múltiples) para el pH en las tres zonas. Se sigue el formato de resultados de la Tabla 15.

PH	1	2	3
1		0,022165	0,728302
2	0,022165		0,000663
3	0,728302	0,728302	

Tabla 24. Prueba a posteriori (comparación de rangos múltiples) para la conductividad específica del suelo en las tres zonas. Se sigue el formato de resultados de la Tabla 15.

CONDUC	1	2	3
1		0,003265	0,109207
2	0,003265		0,970272
3	0,109207	0,970272	

Tabla 25. Prueba a posteriori (comparación de rangos múltiples) para la salinidad del suelo en las tres zonas. Se sigue el formato de resultados de la Tabla 15.

Salinidad	1	2	3
1		0,020271	0,140129
2	0,020271		1,000000
3	0,140129	1,000000	

Tabla 26. Prueba a posteriori (comparación de rangos múltiples) para el porcentaje de materia orgánica en las tres zonas. Se sigue el formato de resultados de la Tabla 15.

MO	1	2	3
1		0,459268	0,262743
2	0,459268		0,006745
3	0,262743	0,006745	

Tabla 27. Prueba a posteriori (comparación de rangos múltiples) para cobertura total por zonas. Se sigue el formato de resultados de la Tabla 15.

Cobertura T	1	2	3
1		0,237206	0,000024
2	0,237206		0,015037
3	0,000024	0,015037	