

DINÁMICA SUCESIONAL DE LA VEGETACIÓN EN LA ZONA DE TRANSICIÓN BOSQUE-PÁRAMO EN LOS ANDES TROPICALES

Trabajo de grado para optar por el grado de *Magister Scientiae* en Ecología Tropical

Por
WILMER Y. GONZÁLEZ ALDANA
Licenciado en Biología

Tutor:
LUIS DANIEL LLAMBÍ
Ecólogo. Ph. D.
Universidad de Los Andes – Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas

Asesora:
JULIA K. SMITH
Geógrafa
Universidad de los Andes – Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas

UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
Facultad de Ciencias
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas –ICAE–
Programa Curricular de Maestría en Ecología Tropical
República Bolivariana de Venezuela – Mérida
Febrero de 2010

VEREDICTO

Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **Trabajo de Grado de Maestría** presentado por **Wilmer Yesid González Aldana**, realizado bajo la tutoría del Dr. **Luis Daniel Llambí** presentado como requisito parcial para optar al título de **Magister Scientiae en Ecología Tropical**, que se titula:

“Dinámica Sucesional de la Vegetación en la Zona de Transición Bosque-Páramo en la Cordillera de Mérida”

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: que hoy 08 de febrero de 2010 a las 2:00 p.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Luis Daniel Llambí. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 2:30 p.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado de Maestría presentado a requerimiento del jurado en el Salón A-09 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó al aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación y discusión, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el Trabajo de Grado de Maestría con mención **PUBLICACIÓN**

Dr. Francisco Herrera
Jurado



Dr. Luis Daniel Llambí
Jurado

Dra. Lina Sarmiento
Jurado

Este proyecto fue financiado por:
Instituto Interamericano de Investigación para el
Cambio Global-IAI-Proyecto LEAF. Centro de
Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico
de la Universidad de Los Andes CDCHT-ULA
-Proyecto C1626-08-01EM. Consejo de Estudio
de Postgrado CEP-ULA y el Proyecto Páramo
Andino (PNUMA-GEF).

A las personas por las que vale la pena seguir
y darles todo: Mi bonita familia

A Tania porque esto fue para ella y por ella

INDICE

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES.....	2
1.1.1. Límite forestal montano.....	2
1.1.2. Formación del límite forestal tropical.....	3
1.1.3. Causas de la ocurrencia del límite forestal montano.....	4
1.1.4. Efecto de las actividades humanas en el límite forestal.....	6
1.1.5. Dinámica de la vegetación bajo escenario de disturbio agrícola en los Andes venezolanos.....	7
1.1.6. Límite forestal en Los Andes Venezolanos	9
1.2. HIPÓTESIS	10
1.2.1. Hipótesis No. 1.....	11
1.2.2. Hipótesis No. 2.....	11
1.3. OBJETIVOS.....	12
1.3.1. Objetivo general.....	12
1.3.2. Objetivos específicos	12
CAPÍTULO II. DISEÑO METODOLÓGICO	13
2.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	14
2.1.1. Selección de las zonas de estudio.....	14
2.1.2. Historia de uso.....	14
2.2. ESTABLECIMIENTO DE LOS TRANSECTOS Y SELECCIÓN DE LAS UNIDADES MUESTRALES	14
2.3. CARACTERIZACIÓN DE LA VEGETACIÓN	20
2.3.1 Densidad de las especies leñosas	20
2.3.2. Abundancia de las formas de vida y especies.	21
2.3.3. Histogramas de rangos de abundancia.	21
2.3.4. Riqueza	21
2.3.4.1. Riqueza específica (S).	22
2.4. VARIABLES COMPLEMENTARIAS.....	22
2.5. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	22
2.6. ANÁLISIS MULTIVARIADOS.	22
2.7. CORRELACIONES Y POSIBLES GRADIENTES SUBYACENTES.	22
CAPÍTULO III. RESULTADOS	23
3.1. CARACTERIZACIÓN DE LAS COMUNIDADES NATURALES (NO CULTIVADAS) DE PLANTAS DE LA ZONA DE TRANSICIÓN ENTRE EL BOSQUE Y EL PÁRAMO.....	24
3.1.1. Bosque paramero.	24
3.1.2. Límite Forestal.	24
3.1.3. Páramo.	25
3.2. RIQUEZA DE ESPECIES	25
3.3 DENSIDAD DE ÁRBOLES	27
3.3.1. Patrones de abundancia árboles adultos.	27
3.3.2. Densidad total de juveniles de árboles.	29
3.4. ABUNDANCIA DE LAS FORMAS DE VIDA Y ESPECIES.....	30
3.5. RANGOS DE ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES.....	37
3.5.1. Bosque.	37
3.5.2. límite forestal.	38
3.5.3. Páramo.	40
3.5.4. Clasificación de las especies en términos de su cambio de abundancia entre áreas no cultivadas y parcelas en sucesión.....	41
3.5.4.1. Transecto No. 1.....	41

3.5.4.1.1.	Bosque.	41
3.5.4.1.2.	Límite.	41
3.5.4.1.3.	Páramo.....	42
3.5.4.2.	Transecto No. 2.....	42
3.5.4.2.1.	Bosque.	42
3.5.4.2.2.	Límite.	42
3.5.4.2.3.	Límite a mayor altitud.....	43
3.5.4.2.4.	Páramo.	43
3.6.	ORDENAMIENTO DE LAS UNIDADES MUESTRALES.....	45
3.6.1.	Correlaciones entre las variables ambientales y propiedades del suelo con las ordenamientos.....	50
CAPÍTULO IV. DISCUSIÓN		52
4.1.	PATRONES DE RIQUEZA DE LAS ESPECIES DE PLANTAS EN LA ZONA DE TRANSICIÓN.....	53
4.1.1.	Cambios de riqueza en el gradiente altitudinal.....	53
4.1.2.	Patrones sucesionales de la riqueza de especies de plantas en la zona de transición bosque-páramo.....	54
4.2.	DISTRIBUCIÓN Y REGENERACIÓN DE LOS ÁRBOLES EN EL LÍMITE FORESTAL TROPICAL.....	54
4.2.1.	Patrones de distribución de las especies leñosas adultas.	54
4.2.2.	Patrones de distribución y establecimiento de juveniles de las especies leñosas y su posible papel en la dinámica del límite forestal tropical.....	55
4.3.	PATRONES SUCESIONALES DE LAS FORMAS DE VIDA EN LA ZONA DE TRANSICIÓN.....	55
4.3.1.	Cambios en las formas de vida en el bosque paramero.....	56
4.3.2.	Cambios en las formas de vida en el páramo.....	57
4.3.3.	Cambios en las de formas de vida en el límite bosque-páramo.....	58
4.4.	RANGOS DE ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES VEGETALES.....	59
4.5.	ANÁLISIS INTEGRADO A PARTIR DE LOS ANÁLISIS MULTIVARIADOS.	61
4.5.1.	Diferenciación de las unidades no cultivadas en la zona de transición bosque-páramo	61
4.5.2.	Efecto de la eliminación de la vegetación en la zona de transición entre el bosque y el páramo.....	63
4.5.2.1.	Bosque paramero.	63
4.5.2.2.	Límite forestal.	63
4.5.2.3.	Páramo.	64
4.6.	POSIBLES MECANISMOS QUE CONTROLAN LA DINÁMICA SUCESIONAL DE LA VEGETACIÓN EN LA ZONA DE TRANSICIÓN ENTRE EL BOSQUE Y EL PÁRAMO.....	64
4.6.1.	Mecanismos que pudieran mediar en la regeneración de las especies leñosas.....	64
4.6.2.	Posible efecto de las interacciones bióticas y de la radiación en el establecimiento de las leñosas en el límite forestal.....	65
4.7.	IMPLICACIONES DE LA ELIMINACIÓN DE LA COBERTURA VEGETAL EN LA POSICIÓN DEL LÍMITE FORESTAL	68
4.7.1.	Dinámica de la vegetación del límite forestal bajo algunos posibles escenarios de cambio ambiental.....	71
4.8.	LIMITACIONES DE LA INVESTIGACIÓN Y SUGERENCIAS.....	73
CAPÍTULO V. CONCLUSIONES		75
BIBLIOGRAFÍA		77

ÍNDICE DE TABLAS, FIGURAS, GRÁFICOS Y ANEXOS

TABLAS

Tabla 1. Distribución de las unidades de muestreo en los dos transectos y en el gradiente altitudinal.....	16
Tabla 2. Clasificación de las formas de vida.....	21
Tabla 3. Familias con mayor número de especies en la zona de transición del sector La Arenosa.	25
Tabla 4. Análisis de varianza de dos vías en los parámetros respuesta evaluados en las unidades no intervenidas e intervenidas de la zona de transición.....	27
Tabla 5. Especies más abundantes en cada forma de vida en los transectos 1 y 2 en la zona de transición del sector La Arenosa.	32
Tabla 6. Comportamiento de las especies en la sucesión. Porcentajes de especies con respecto al número de especies que presentaron mayor abundancia en las unidades no cultivadas.	44
Tabla 7. Porcentaje de absorción de la varianza de los primeros cuatro ejes de los ordenamientos a través del análisis ACL de las unidades intervenidas y no intervenidas de la zona de transición.	47
Tabla 8. Correlación entre las variables ambientales (altitud, caminos de ganado y porcentaje de suelo desnudo) con los autovalores de los primeros cuatro ejes de ordenamiento...	50
Tabla 9. Correlación entre las variables ambientales altitud, caminos de ganado y porcentaje de suelo desnudo	51
Tabla 10. Número de caminos de ganado en la unidades de muestreo.....	51

FIGURAS

Figura 1. Ubicación de las bandas del límite de crecimiento arbóreo y el límite de crecimiento del bosque.....	2
Figura 2. Distribución de los rangos altitudinales en los transectos en la zona de transición del sector La Arenosa.....	15
Figura 3. Unidades muestrales de bosque preparamero en el transecto No.2.....	16
Figura 4. Ortofotomapa de 1999 del área de estudio con la distribución de las unidades muestrales a lo largo del gradiente altitudinal. Transecto No. 1.....	17
Figura 5. Ortofotomapas de 1999 del área de estudio con la distribución de las unidades muestrales a lo largo del gradiente altitudinal. Transecto No. 2.....	18
Figura 6. Ortofotomapa de 1999 del área de estudio con la distribución de los dos transectos y las unidades muestrales en el área de estudio.....	19

GRÁFICOS

Gráfico 1.	Riqueza de especies de plantas	26
Gráfico 2.	Densidad de especies de plantas leñosas adultas en la zona de transición.	28
Gráfico 3.	Densidad de árboles juveniles inferiores a 15 cm. de altura en la zona de transición.....	29
Gráficas 4 y 5	Tendencias de la distribución de las abundancias de las formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal de las unidades cultivadas y no cultivadas en el transecto No. 1.....	33-34
Gráficas 6 y 7	Tendencias de la distribución de las abundancias de las formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal de las unidades cultivadas y no cultivadas en el transecto No. 2.....	35-36
Gráfica 8.	Rangos de abundancia de las especies del bosque en el transecto No.1.....	37
Gráfica 9.	Rangos de abundancia de las especies del bosque en el transecto No.2.....	38
Gráfica 10.	Rangos de abundancia de las especies del límite forestal en el transecto No.1.....	38
Gráfica 11.	Rangos de abundancia de las especies del límite forestal en el transecto No. 2.....	39
Gráfica 12.	Rangos de abundancia de las especies del límite forestal a mayor altitud en el transecto No. 2.....	39
Gráfica 13.	Rangos de abundancia de las especies del páramo del transecto No.1.....	40
Gráfica 14.	Rangos de abundancia de las especies del páramo del transecto No.2.....	40
Gráfica 15.	Diagrama de ordenamiento ACL de las unidades muestrales en cada una de las altitudes estudiadas y en áreas en sucesión y no cultivadas. Transecto 1	46
Gráfica 16.	Diagrama de ordenamiento ACL de las unidades muestrales en cada una de las altitudes estudiadas y en áreas en sucesión y no cultivadas. Transecto 1	46
Gráfica 17.	Diagrama de ordenamiento ACL de las unidades muestrales en cada una de las altitudes estudiadas y en áreas en sucesión y no cultivadas Transectos 1 y 2	48
Gráfica 18.	Diagrama de ordenamiento ACL de las especies y formas de vida de plantas mas abundantes de la zona de transición bosque-páramo.	49
Gráfica 19.	Posibles transformaciones en los ecosistemas de la alta montaña tropical bajo diferentes escenarios de cambio ambiental	72

ANEXOS

Anexo 1	Riqueza de especies de plantas en la zona de transición bosque-páramo	83
Anexo 2	Densidad árboles adultos en la zona de transición.	84
Anexo 3	Densidad de árboles juveniles inferiores a 15 cm. de altura en la zona de transición.....	85
Anexo 4	Abundancias de las formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal en el transecto 1.....	86
Anexo 5	Abundancias de las formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal en el transecto 2.....	87
Anexo 6	Listado de especies de plantas.....	88

DINÁMICA SUCESIONAL DE LA VEGETACIÓN EN LA ZONA DE TRANSICIÓN BOSQUE-PÁRAMO EN LOS ANDES TROPICALES

Wilmer González, Luis D. Llambí y Julia K. Smith
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas –ICAE.
Universidad de Los Andes. Venezuela

RESUMEN

No se tiene claridad acerca del efecto de las actividades humanas y del cambio climático en la definición y dinámica de la vegetación en la zona de transición Bosque-Páramo en los Andes Tropicales. En este contexto, esta investigación busca contribuir al entendimiento de la dinámica de la vegetación en el límite de crecimiento de los árboles y de los procesos sucesionales que ocurren a largo plazo producto de un disturbio agrícola en esta zona de transición, aprovechando estos disturbios (agricultura y pastoreo) como situaciones experimentales que eliminan la cobertura vegetal liberando espacio (lo que modifica las interacciones de competencia entre las plantas colonizadoras y la vegetación establecida) y a su vez modulan el establecimiento y desarrollo de la vegetación. Actualmente se está implementado el proyecto internacional LEAF (IAI): “Funcionamiento de ecosistemas contrastantes en diferentes escenarios de cambio global”, que en el caso de Venezuela busca comprender y predecir el comportamiento de dos ecosistemas contrastantes: el bosque montano y el páramo, así como el posible desplazamiento de sus límites, en diferentes escenarios de cambio ambiental. La dinámica sucesional de la vegetación se analizó a través del análisis multitemporal (1952-1999) de áreas en sucesión y áreas no cultivadas entre los 3000 y 3500 msnm. Se reportan 135 especies (91 géneros y 51 familias). Después de aproximadamente 50 años de sucesión, la riqueza de especies vegetales tiende a ser menor en unidades en sucesión que las unidades control en uno de los transectos estudiados, mientras que en el otro transecto el patrón es mucho menos claro sugiriendo que existen diferencias espaciales en la resiliencia de la riqueza de especies frente a los disturbios. La densidad de árboles adultos fue mayor en el bosque y presentó disminución con el incremento de la altitud en las unidades control; en las unidades en sucesión los valores fueron significativamente menores que las unidades control. La densidad de juveniles fue menor con el incremento altitudinal y con menores valores en las unidades en sucesión. Los mayores valores se encontraron en el límite, evidenciando que este ecotono puede ser clave en la regulación de los procesos de ascenso de los árboles, pero que existen barreras que están limitando la regeneración post-disturbio en los ecosistemas forestales. Las formas de vida también presentaron patrones sucesionales importantes y las abundancias con tendencia a la homogenización a lo largo del gradiente altitudinal haciéndose más similares a las coberturas del páramo. *Acaena elongata*, *Espeletia schultzii*, *Stevia lucida* y *Agrostis trichodes* se presentaron como especies colonizadoras en los ecosistemas de bosque y límite forestal de los dos transectos. *Callamagrostis effusa* y *Rumex acetosella* como colonizadores en el límite forestal de los dos transectos; *Polypodium I*, *Oenothera* sp. y *Nasella linearifolia* como colonizadoras en el bosque del transecto No. 1 y en el límite del transecto No. 2. Por otra parte en el páramo *Oenothera* sp., *Acaena elongata*, y *Echeveria venezuelensis* se vieron favorecidas con el disturbio y aumentaron la abundancia y *Rumex acetosella* se presentó como nuevo registro en zonas intervenidas en el transecto No. 2 y aumentó su abundancia en el transecto No. 1. Finalmente a través del ordenamiento de las unidades muestrales se observó que estas se separan claramente en función de su fisonomía (bosque, límite, páramo) a lo largo del 1er eje de ordenación, claramente asociado con la altitud. Las parcelas intervenidas en sucesión de los bosques y límites, mostraron una tendencia muy clara a desplazarse hacia el extremo del 1er eje de ordenación ocupado por los páramos (intervenidos y control). En general, nuestros resultados sugieren un claro efecto de “paramización” del bosque paramero y su límite superior producto de la intervención agrícola y el pastoreo, que se mantiene luego de más de 50 años de sucesión secundaria. Por otro lado, la generación de espacios abiertos producto del abandono de áreas agrícolas en los páramos cercanos al límite forestal no ha promovido, como suponíamos, un ascenso altitudinal de las especies leñosas. Finalmente, es necesario que se profundice en analizar la influencia de los factores ambientales limitantes y las interacciones bióticas de competencia, facilitación y herbivoría en la sucesión a largo plazo. Así mismo, esperamos que este trabajo contribuya a generar herramientas para la implementación de proyectos de restauración, preservación y manejo de los bosques parameros y bosques altoandinos, ecosistemas extensos, altamente diversos y que muestran una alta fragilidad y baja resiliencia. Consideramos que el análisis de sistemas sucesionales en la zona de transición bosque-páramo constituye un escenario privilegiado para la investigación y el monitoreo de los efectos de la intervención antrópica y el cambio climático global en los Andes del Norte.



Capítulo I

Introducción

Este capítulo brinda un marco conceptual introductorio acerca del estado de avance de la investigación sobre los diferentes factores que influyen la dinámica del límite forestal montano así como los efectos de la intervención antrópica en esta zona de transición. Se aborda la definición y los antecedentes disponibles sobre la evolución del límite forestal montano y sus escenarios de cambio a diferentes escalas de temporales (ciclos glaciales-interglaciales del pleistoceno, dinámica sucesional a escala de décadas). Finalmente se busca aportar un marco general de discusión acerca de la posición del límite forestal montano tropical bajo diferentes escenarios de cambio en el uso de la tierra y sus posibles efectos en la dinámica de la vegetación en una escala de tiempo reciente que comprende aproximadamente cinco décadas.



1.1. MARCO TEÓRICO Y ANTECEDENTES

1.1.1. Límite forestal montano

Los ecotonos son áreas de transición ecológica entre dos o más ecosistemas contiguos o biomas claramente definidos, en donde se aprecian cambios abruptos en su composición, estructura y funcionamiento. Presentan una clara diferencia en la composición de especies con los ecosistemas a los cuales sirven como límite, sin embargo presentan algunos elementos comunes con los mismos. El límite forestal montano ha sido objeto de numerosas discusiones en el mundo, así que para la definición en el contexto de esta investigación, realizaremos una corta discusión con el fin de aclarar los términos que mejor se adaptan a nuestros objetivos.

El límite forestal montano se define como la zona de transición entre el límite de crecimiento del bosque continuo y el límite de crecimiento arbóreo, caracterizado por tener árboles aislados y pequeños y parches uniformes de bosque (Holtmeier 2003). Esta franja comprende tres bandas principales: la primera, es el límite superior del bosque continuo llamado comúnmente “timberline” (Bader 2007a) la cual generalmente no presenta límites abruptos; la segunda banda corresponde al límite forestal montano o “treeline” y se presenta como una zona intermedia formado por parches e islas de bosque (Körner 1998) y la tercera banda corresponde al límite de crecimiento arbóreo o “tree species limit” y hace referencia al límite superior de crecimiento de las especies leñosas arbóreas de forma individual (Körner 1998) (Figura 1).

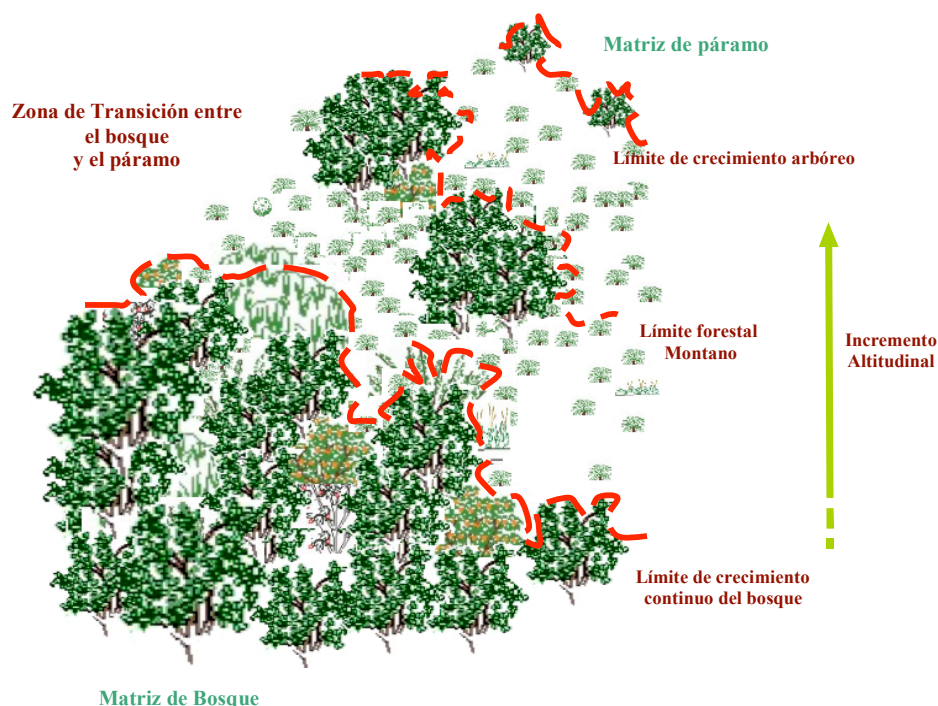


Figura 1. Ubicación de las bandas del límite de crecimiento arbóreo y el límite de crecimiento del bosque. Adaptado de Autio (2006).



1.1.2. Formación del límite forestal tropical

A continuación se presentan algunos de los mecanismos que modulan la dinámica sucesional de la vegetación en el límite forestal a escala de ciclos glaciares e interglaciares. Aunque nuestro objetivo sea analizar estos mecanismos a escala de décadas, consideramos importante saber que el límite en el pasado presentó una dinámica espacial que nos puede ayudar a entender los procesos que regulan su posición bajo otros escenarios de cambio ambiental.

El plio-pleistoceno y su prolongación al Holoceno fue el escenario de la ascensión final de Los Andes (Schubert 1979) y como producto de esta dinámica ocurrieron una serie de procesos ecológicos de gran importancia en la definición de la posición del límite forestal en las montañas andinas (van der Hammen 1974, Monasterio 1980a).

Indiscutiblemente la posición actual del límite forestal tropical resulta de la convergencia de diferentes fenómenos geológicos y climatológicos ocurridos en el pasado. Existen evidencias que demuestran que la posición del límite forestal ha cambiado en respuesta a fenómenos glaciares e interglaciares (van der Hammen y Cleef 1986). Durante las glaciaciones el límite altitudinal del bosque andino (actualmente aproximadamente a 3350 msnm) se hallaba por debajo de los 2600 msnm y la superficie que entonces cubría la vegetación de páramo era mayor que la actual (van der Hammen y Cleef 1986).

A través de estudios palinológicos, van der Hammen (1974) presenta evidencias del movimiento altitudinal de la línea de árboles en el que se registra un descenso de entre 600 y 800 m con respecto a la posición actual durante el máximo glacial. Durante la glaciación Mérida, los glaciares se encontraban aproximadamente a 3500 msnm en los Andes venezolanos y en la Cordillera Oriental colombiana y probablemente la zona periglacial durante el máximo avance glacial en el pleistoceno tardío, llegó a los 2400 a 2900 msnm (Schubert 1979).

Es de esperar entonces, que la respuesta del límite forestal tropical esté asociada con los cambios ambientales de tipo climático (Körner 1999). Así, cuando las temperaturas absolutas aumenten, la línea de árboles debería presentar un ascenso altitudinal, como ocurrió durante los períodos más cálidos interglaciales.

Tanto la vegetación del páramo como la boscosa de la alta montaña, han sufrido fuertes cambios relacionados con el clima en los períodos glaciares e interglaciares (van der Hammen y Cleef 1986) y es así como suceden los desplazamientos de las diferentes zonas bioclimáticas y posterior reordenamiento de los respectivos tipos de vegetación.

El límite forestal en zonas tropicales se caracteriza por presentar amplias oscilaciones térmicas diarias, con temperaturas bajas durante las noches (pudiendo ser ocasionalmente inferiores al punto de congelamiento) y temperaturas favorables para las actividades metabólicas durante el día (Goldstein et al. 1994, Rada et al. 1996, Cavieres et al. 2000). Presenta temperaturas medias mensuales constantes, pero con fluctuaciones extremas entre el día y la noche (Sarmiento 1986) y recibe fuerte radiación a lo largo del año debido a la baja latitud, pero elevada altitud, mientras que los vientos son generalmente débiles (Sarmiento 1986, Smith y Young 1987).



1.1.3. Causas de la ocurrencia del límite forestal montano

El límite forestal aparece tanto en montañas de zonas tropicales como en montañas de zonas con clima templado (Cavieres y Piper 2004); y es precisamente allí, en las regiones templadas, en donde más se han concentrado las investigaciones, en su mayoría enfocadas a determinar a diferentes escalas de análisis los mecanismos ecofisiológicos, demográficos y reproductivos involucrados en la definición del límite arbóreo (altitud a la cual dejan de crecer los árboles, Cuevas 2000, Cullen et al. 2001, Wardle 1971, Germino et al. 2002, Tranquillini 1979, Körner 1998, Slayter y Noble 1992) y la determinación del límite superior de distribución altitudinal (Cavieres y Piper 2004, Daniels y Veblen 2004, Körner 1999, Salmonsson 2003).

No existen explicaciones concluyentes sobre los mecanismos que determinan dicho límite (Körner 1999) aunque han sido propuestas diferentes teorías que buscan explicar los procesos y mecanismos que limitan el crecimiento de los árboles (Daniels y Veblen 2004). De existir un determinante universal del límite arbóreo, ciertamente éste debe estar ligado a la temperatura ambiental, pues es un cambio ambiental que ocurre en todas las montañas del mundo, tanto en zonas tropicales como templadas, de forma consistente con la distribución altitudinal de la línea de árboles (Cavieres y Piper 2004).

No obstante, es claro que la posición del límite será el resultado de la interacción entre las múltiples presiones ambientales y las tolerancias fisiológicas de los individuos (Cavieres y Piper 2004). Daniels y Veblen (2004), sugieren que a escala global, la elevación del límite forestal ha sido caracterizada como “climáticamente equivalente”, es decir, que en todas las zonas templadas el límite forestal coincide con la isoterma de temperatura media del aire de 10 °C en el mes más caliente (Wardle 1971).

Körner (1998) afirma que sí existe correspondencia entre la temperatura y la posición del límite tanto para zonas templadas como para zonas tropicales y está dada por la correlación entre la altitud de la posición del límite y la temperatura promedio del aire en la estación de crecimiento entre 5 y 7 °C.

Asimismo, la posición del límite forestal montano responde al incremento tanto de la latitud como de la altitud (Körner 1999), haciendo evidentes cambios climáticos como la disminución de la temperatura ambiental y menor duración de la estación de crecimiento, razón por la cual, el límite arbóreo se encuentra a menores altitudes a medida que se aumenta la latitud (Körner 1998, Jobbagy y Jackson 2000).

Sin embargo, la altitud del límite se mantiene casi constante entre los 30° N y los 20° S y por fuera de esta zona hay una disminución lineal hacia ambos polos (Körner 1998). Adicional a estos factores, en gradientes altitudinales existe un aumento en los niveles de radiación solar y mayor velocidad del viento, pudiendo igualmente afectar la posición del límite forestal montano (Cavieres y Piper 2004).

En montañas de zonas templadas y subpolares este ecotono está sometido a climas adversos con largos períodos fríos y un verano cálido corto (Tranquillini 1979, Hinckley et al. 1984). La discusión acerca del efecto de la temperatura en el límite del crecimiento arbóreo, ha sido fuertemente cuestionada por Tranquillini (1979) quien resta veracidad a estas teorías generales afirmando que no existe uniformidad en las metodologías de levantamiento de la información entre los diferentes estudios. Adicionalmente, afirma que el efecto de la temperatura influencia diferentes procesos metabólicos y que además estas teorías desconocen la existencia de otros factores que inciden sobre la vida de los árboles. Asimismo, Grace y colaboradores



(2002), sostienen que esta correlación ambiental, no aporta explicaciones ecofisiológicas o metabólicas, acerca del por qué los árboles presentan límites específicos altitudinales.

Sin embargo, las revisiones realizadas por Stevens y Fox (1991), Kupfer y Cairns (1996), Körner (1998) y Taiz y Zeiger (2002) apuntan a que la teoría de la regulación térmica citada anteriormente, continúa siendo la más probable.

Körner (1998, 1999), propuso cinco hipótesis funcionales acerca de los factores que condicionan y dan origen al límite forestal montano en regiones alpinas a saber: i) “Hipótesis del estrés fisiológico”: consiste en la formación del límite por heladas, desecación por hielo o fototoxicidad, ii) “Hipótesis de la perturbación”: se refiere a disturbios naturales que originan daños mecánicos y limitan el crecimiento, iii) “Hipótesis reproductiva”: hace referencia a las limitaciones en el reclutamiento de árboles a grandes alturas, en procesos como la polinización, en el crecimiento del tubo polínico, en la dispersión, la germinación y en el establecimiento de las plántulas, iv) “Hipótesis del “balance de Carbono”: consiste en la ocurrencia de un balance negativo de carbono causado por la disminución de la temperatura, que limitaría el mantenimiento y crecimiento del árbol y v) “Hipótesis de la limitación de crecimiento”: que se explica como una serie de limitaciones en el crecimiento y división celular asociadas a las bajas temperaturas.

Finalmente, la situación del límite forestal es el resultado de una combinación de un gran número de factores abióticos (climáticos, edáficos y topográficos), bióticos (competencia, facilitación, herbivoría, etc.) y antropogénicos (agricultura, tala, pastoreo y quemas) a menudo interrelacionados y que influyen en la regeneración de los árboles, en el establecimiento de las plántulas y en el crecimiento de los mismos (Autio 2006, Holtmeier 2003).

Los hábitats de las altas elevaciones alpinas, al igual que otras regiones montañosas, están cambiando (Wick y Tinner 1997) y las especies del límite forestal muestran un incremento en las tasas de crecimiento posiblemente ligado al cambio climático global (Paulsen et al. 2000, Motta y Nola 2001). Igualmente en comunidades vegetales alpinas, se han demostrado cambios en el último siglo en la composición de especies (Keller et al. 2000, Pauli et al. 2001, Walther et al. 2005) e incremento en el establecimiento de árboles jóvenes en claros de bosque cerca del límite forestal en algunas regiones (Körner 2003).

Por otro lado, Bader et al. (2007b) con base en sus investigaciones en el páramo ecuatoriano, señalan que las bajas temperaturas y las altas radiaciones pudieran ser factores clave en la dinámica de la vegetación y la posición del límite forestal montano en el paisaje en la zona tropical. Igualmente, plantea que la presencia de límites abruptos entre el bosque y las zonas de páramo puede ser el resultado de dos factores importantes (al menos para el caso de Ecuador): el fuego y la dependencia para el establecimiento de las leñosas de la sombra; por una parte la ocurrencia del fuego puede llevar a que los parches pequeños de bosque o árboles aislados desaparezcan a causa de las quemas (ya que la vegetación del páramo es más propensa a quemarse y se genera un feedback positivo, que limita el establecimiento de árboles en el páramo); en segundo lugar, los altos niveles de radiación característicos del páramo parecen ser limitantes para el establecimiento de los árboles en las zonas abiertas (Bader et al. 2007b).

Podemos decir entonces que los procesos que regulan la posición del límite forestal son diversos y que el análisis de los mismos pueden aportar herramientas que permiten entender la dinámica de la vegetación bajo diferentes escenarios de cambio ambiental, predecir el comportamiento bajo diferentes regímenes de



disturbio y formular medidas que permitan contrarrestar los efectos en la composición y la estructura de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas que conforman la zona de transición .

Muchos modelos predictivos se basan simplemente en correlaciones entre la distribución de la vegetación y las características ambientales (ej. temperatura). Sin embargo, la dinámica de cambios depende de otros factores que determinan posibles retrasos en el cambio esperado (disturbios antrópicos, limitantes de tipo abiótico y biótico al avance de un tipo de vegetación sobre el otro). En la sección precedente consideramos de manera global todos estos determinantes bióticos y abióticos. Sin embargo, en este trabajo, enfatizamos el tema de cómo la vegetación presente (sobre todo en los ecosistemas alpinos), puede afectar o modular el establecimiento de la vegetación de los bosques a mayores altitudes a través de procesos como la competencia o la facilitación. Esta temática ha recibido muy poca atención, especialmente en el trópico.

1.1.4. Efecto de las actividades humanas en el límite forestal

Las actividades humanas, tienen un impacto creciente en todos los procesos que determinan las propiedades de los ecosistemas (Vitousek 1986). Un disturbio se define como un evento de origen natural o antrópico que tiene un efecto directo sobre la estructura y funcionamiento de las comunidades y los ecosistemas, ya sea para reducir o para exceder el rango normal de variación (Vargas et al 2003).

Es así como hay varias razones para esperar que los límites forestales no cambien en paralelo al cambio de cualquier isoterma (Holtmeier y Broll 2005) o sincrónicamente con los cambios en el clima como consecuencia del efecto invernadero (Slayter y Nosble 1992). Una importante razón es que a niveles local y regional los cambios responden a un complejo de factores que incluyen el clima, disturbios, sustrato, composición de especies y el uso del suelo (Holtmeier y Broll 2005).

La estructura del paisaje y el uso de la tierra son determinantes para la valoración de la dinámica del límite del bosque y por consiguiente para el estudio y predicción de las fluctuaciones del límite forestal. Ellenberg (1986, 1996), sugiere que los límites forestales pueden ser de dos tipos: transicionales o abruptos, tratándose estos últimos de límites “antrópozoogénicos”.

Este autor argumenta que en zonas en donde la herbivoría es importante, los límites tenderán a ser abruptos. Sin embargo, las zonas afectadas por la ganadería extensiva o en donde la presión de pastoreo disminuya serán susceptibles de regeneración, dependiente claro está, de la magnitud y la frecuencias de la presión de pastoreo. En casos en los que la presión sea controlada es posible que se desarrollen árboles más allá del límite del bosque.

Por ejemplo, French y colaboradores (1997), en las montañas Cairngorm de Escocia, registraron la regeneración y avance del límite forestal después de un intensivo uso agrícola y pecuario a principios del siglo XX y su subsiguiente disminución en períodos más recientes. De igual manera se evidenció que en zonas en donde se restringió el acceso de ciervos fue más rápido y denso el establecimiento de plántulas de pino. Aseguran así, que esta es una explicación más probable de la expansión del bosque en estos sistemas que las explicaciones basadas en un cambio climático global. Posteriormente, fueron analizados los mecanismos que favorecieron el establecimiento de plántulas y árboles adultos, concluyendo que existe una alta correlación entre eventos de fuego (evento escarificante) y clareo sumado a la relación lineal entre la distancia de la fuente de propágulos y el área de establecimiento.



Por otra parte Oksanen y colaboradores (1995) demostraron que el pastoreo de renos junto con los factores edáficos y climáticos, es el factor que modifica en mayor magnitud la estructura del bosque de abedules de montaña. Estos efectos del pastoreo por los animales son claros a menudo en el límite del bosque (Hofgaard 1999).

Otros estudios demuestran la recuperación de la línea forestal afectada por cambios en las actividades humanas en algunas regiones montañosas de Europa, evidenciando recientes ascensos altitudinales de la distribución de línea de bosque, lo cual se ha explicado como un efecto del cese en el uso de la tierra (Kullman 1976, 1987, Wick y Tinner 1997, Aradottir y Arnalds 2001). Sin embargo, no hay en la literatura consultada, trabajos que analicen el efecto sobre la dinámica de la vegetación en el límite arbóreo templado de la apertura de claros producto de actividades agrícolas.

1.1.5. Dinámica de la vegetación bajo escenarios de disturbio agrícola en los Andes venezolanos

No existen estudios previos en Venezuela sobre la dinámica de la vegetación en el límite forestal montano, por lo que hasta ahora no se tiene claridad acerca del efecto de los disturbios en la definición de este ecotono y su posición en el paisaje.

Esta investigación se enmarca en el proyecto denominado LEAF: “De los Paisajes a los Ecosistemas: Funcionamiento de ecosistemas contrastantes en diferentes escenarios de cambio global”, que en el caso de Venezuela busca comprender y predecir el comportamiento de dos ecosistemas contrastantes: la selva montana y el páramo, así como el posible desplazamiento de sus límites, en diferentes escenarios de cambio climático. Esta iniciativa es financiada por el Inter-American Institute for Global Change Research (IAI).

En el contexto del proyecto LEAF, esta investigación busca contribuir con el conocimiento sobre el establecimiento y dinámica de la colonización de las especies leñosas del bosque preparamero tanto en condiciones de disturbio como en zonas no disturbadas dentro de la matriz del bosque, fuera de ella y en un gradiente altitudinal a lo largo del límite forestal montano tropical. Adicionalmente, brindará elementos para analizar el comportamiento de otras formas de vida en el proceso de colonización bajo condiciones de disturbio o sin el. Para esto, hemos seleccionado un área en la vertiente llanera de la Sierra Nevada de Mérida en Venezuela (La Arenosa) en donde la actividad agrícola se abandonó hace varias décadas y es posible encontrar parcelas en sucesión luego de su abandono en diferentes posiciones a lo largo del límite forestal, así como áreas que no fueron utilizadas en la agricultura.

El análisis de los patrones de la vegetación en zonas abandonadas luego de la agricultura (y su comparación con zonas no cultivadas) en el límite superior del bosque preparamero y en su zona de contacto con el páramo, nos permitirá analizar el posible efecto de la eliminación de la vegetación presente (y de sus posibles efectos de facilitación o competencia) sobre la dinámica de avance de los bosques y la dinámica de establecimiento de especies leñosas. Asimismo, el análisis de la vegetación en áreas abandonadas dentro del bosque continuo, nos permitirá evaluar si este tipo de disturbios ha producido un descenso altitudinal del páramo sobre el bosque (“paramización”) tal y como ha sido planteado para los páramos de Colombia y Ecuador (van der Hammen 1997, Camargo y Salamanca 2002).

La importancia de esta temática radica, entre otros aspectos en: a) constituye una herramienta para el monitoreo a mediano-largo plazo de los efectos del cambio climáticos en los Andes Tropicales; b) nos permite extender el marco temporal de los estudios sobre la respuesta sucesional de ecosistemas altoandinos



frente a disturbios antrópicos desde cerca de una década a varias décadas, lo que nos aporta elementos para una interpretación más clara de la resiliencia y capacidad de respuesta de esta vegetación; c) aporta elementos para interpretar los posibles efectos sobre los servicios ecosistémicos y la conservación de la diversidad producto de desplazamientos o reemplazo en la distribución de pisos ecológicos como el páramo y los bosques parameros.

El sistema de agricultura en los páramos de los Andes de Venezuela, Colombia y Ecuador cambia de acuerdo con la zona, presentándose diferentes sistemas de producción dependientes de las demandas locales. Los páramos han sido aprovechados para la producción de habas, ajos y otros vegetales como la papa, que es quizás el rubro que ha alcanzado mayor desarrollo (Hofstede et al. 2003).

En el caso de los páramos de Venezuela, actualmente existen áreas relicto con sistemas de producción trigueros, una agricultura papera intensiva comercial de alto dinamismo (que ocasionalmente alterna con otros rubros como las zanahorias, hortalizas y ajo) y un sistema semi-tradicional papero con descansos largos que todavía ocupa extensiones importantes aunque está siendo progresivamente sustituido por los sistemas más intensivos en el uso de insumos (Monasterio y Molinillo 2003, Sarmiento et al. 2003).

Este último sistema presenta un ciclo de producción típico de 3 a 4 años de cultivo (alternando el cultivo de papa con cereales) seguido por un periodo de descanso de duración variable (Sarmiento et al. 1993). Aún cuando no existen estudios sobre la dinámica sucesional en áreas agrícolas abandonadas en el límite forestal en Venezuela, los estudios sobre la dinámica sucesional en sistemas agrícolas con descansos en el páramo constituyen antecedentes importantes para la investigación planteada en este trabajo.

Durante los periodos de descanso tienen lugar los procesos de sucesión secundaria, recuperándose parcialmente la vegetación natural del páramo y favoreciéndose la recuperación de la fertilidad del suelo (Sarmiento et al. 1993; Sarmiento et al. 2003).

En la sucesión luego del disturbio agrícola, se presenta un recambio de la vegetación y alteración en su dinámica. Se han establecido diferentes rutas sucesionales (Jaimes y Sarmiento 2002; Sarmiento et al. 2003) con patrones propios de establecimiento y desarrollo de las especies y con una tendencia a aumentar la complejidad en el ecosistema hasta llegar a un “clímax” dinámico (Hofstede 2004, Begon et al. 1995).

Durante la sucesión secundaria la composición de las especies cambia. Sarmiento y colaboradores (2003) presentan una serie de categorías que permiten clasificar a las especies que protagonizan la sucesión en el páramo de acuerdo con las tendencias en la dinámica de colonización, su abundancia y ocurrencia en los diferentes estadios sucesionales: especies pioneras no persistentes (ej. *Erodium cicutarium*), especies pioneras persistentes (ej. *Rumex acetosella*), especies intermedias (ej. *Lupinus meridanus*, *Senecio formosus*), especies sucesionales tardías (ej. *Espeletia schultzii*, *Hypericum laricifolium*, *Baccharis prunifolia*), especies exclusivas de los páramos (ej. *Calamagrostis effusa*, *Arcytophyllum nitidum*) y especies sin tendencias claras (ej. *Oxyalis* sp.).

Luego de 12 años de descanso un número considerable de especies del páramo han logrado colonizar las parcelas en sucesión, presentándose una vegetación seminatural, que en su fisionomía es comparable con el páramo no disturbado, aún incluso si se pierde parte de la diversidad original (Sarmiento et al. 2003). Sin embargo, en un estudio similar en Colombia, Jaimes y Sarmiento (2002) determinaron que aún después de 12 a 15 años de sucesión, se requiere el reemplazo florístico del 41% de las especies para llegar a la



composición del páramo regenerado. Fewerda (1987) estima que bajo condiciones similares de manejo en los páramos colombianos se requiere de 70 años de sucesión para obtener la vegetación de páramo.

Basados en diversos estudios en sistemas de producción con descansos largos en el páramo, Sarmiento y colaboradores (2003) presentaron una serie de patrones comunes en todos los casos de estudio en la sucesión secundaria: 1. en etapas tempranas hay un incremento en la riqueza y la diversidad; 2. una predecible secuencia en las formas de vida con hierbas anuales y perennes dominantes en estados tempranos de la sucesión, que son progresivamente reemplazados por arbustos esclerófilos, rosetas caulescentes gigantes y gramíneas en macollas 3. una disminución en la abundancia de especies introducidas; 4. un claro patrón sucesional en la abundancia de especies dominantes pero sin un verdadero relevo florístico y por último 5. existen rutas divergentes en el desarrollo de la vegetación.

1.1.6 Límite forestal en Los Andes Venezolanos

Los Andes son sistemas con una alta variabilidad climática, por ende con una alta diversidad (Molinillo y Monasterio 2002). En Los Andes venezolanos pueden definirse seis pisos ecológicos que corresponden a intervalos de aproximadamente 1000 msnm desde el piedemonte (piso basal, subandino, andino inferior, andino superior y el piso altoandino, respectivamente) hasta llegar a los 4800 msnm en donde se define el piso nival (Ataroff y Sarmiento 2003).

Vale la pena destacar que en las vertientes húmedas los pisos estrechamente relacionados que comprenden y están asociados al límite forestal en los andes venezolanos, son el piso Andino superior con la unidad ecológica Selva nublada montana alta (2200-3000 msnm) y el páramo andino, que tiene su límite inferior a unos 3300 m. En las vertientes secas se evidencia una clara dominancia de bosques bajos y arbustales y los pisos presentan una descenso en su distribución altitudinal, en donde el piso páramo andino se encuentra a partir de los 2700 msnm (Ataroff y Sarmiento 2003). Entre los géneros típicos en los ecosistemas de Selva Nublada Montana Alta están *Retrophyllum*, *Oreopanax*, *Heveia*, *Ocotea*, *Baccharis*, *Gynoxis*, *Hypericum*, *Gaultheria*, *Diplostegium*, *Libanothammus*, entre otros (Yañez 1998).

El páramo comprende formas de vida herbáceas, arbustos, gramíneas y rosetas caulescentes. Su composición está básicamente representada por las familias Asteraceae, Poaceae, Cyperaceae, Brassicaceae, Geraniaceae, Valerianaceae y Bromeliaceae. Los géneros más representativos son *Poa*, *Festuca*, *Stipa*, *Senecio*, *Acaena*, *Azorella*, *Calamagrostis*, *Espeletia*, *Werneria*, *Orthrosanthus* y *Muehlenbergia*, entre otros (Ataroff y Sarmiento 2003).

Es importante aclarar que las formaciones boscosas dominadas por *Polylepis sericea* y que generalmente se presentan por encima de los 3500 msnm, no forman parte de lo que consideramos en este estudio como el límite forestal por tratarse de un caso de vegetación azonal que requiere una atención especial. Posiblemente, la distribución espacial de estos bosquetes aislados (generalmente asociados a escarpes rocosos protegidos), responda a un conjunto de factores diferentes a los que determinan la distribución altitudinal de los bosques continuos montanos.

Vareschi (1970, 1992) ubica la zona transicional entre el bosque y el páramo entre los 3500 y 4000 msnm y la denomina “Chirivital”. Aunque es un tipo de vegetación propio, este autor plantea que esta vegetación presenta elementos de los páramos y de las selvas nubladas andinas. Igualmente para Monasterio (1980a) y Monasterio y Reyes (1980) esta zona comprendería la franja más baja de los páramos entre los 2700 y 3200



msnm, denominada bosque paramero, que presenta un aspecto perennifolio y árboles con una altura entre 2 y 6 m. Petit (1984) por su parte, denomina esta franja como “Bosque enano micrófilo” y lo reporta sobre los 3200 msnm, el cual hace contacto con el matorral subparamero.

Yañez (1998) determinó que para la vertiente interandina de la Sierra Nevada en el sector del Teleférico de Mérida, claramente existe una zona transicional, en donde la composición de especies varía y es evidente la mezcla de elementos de la selva nublada y del páramo. Igualmente referencia que la zona presenta un grupo de especies propias de esta zona transicional. Existen intervalos altitudinales en la ecoclina en los que se evidencia que la dominancia de las formas de vida cambia a lo largo del gradiente altitudinal, destacando que a 3600 msnm dominan formas de vida herbáceas; a 3200 msnm domina un arbustal bajo con arbolitos esporádicos y especies de bosque y páramo entremezclados y a 2800 msnm se presenta un bosque típico estratificado con árboles de hasta 30 m. Es evidente que la estructura de la ecoclina refleja un cambio gradual en la estratificación y así mismo ésta es un indicador de cambio en la estructura de las comunidades en esta zona (Yañez 1998).

Este autor reporta que es posible identificar “avances” de especies del páramo en el bosque y de este en el páramo a manera de islas o “lenguas” entreveradas en los sistemas por unos cuantos metros, lo cual se ajusta a la descripción propuesta Vareschi (1970) y Monasterio (1979).

Más recientemente, como parte de las investigaciones que se adelantan en el marco del proyecto LEAF, Ramírez (2008) analizó el cambio en la estructura y composición de la vegetación en la transición bosque paramero-páramo en zonas de bosque, borde del bosque y páramo en la misma zona adyacente a la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida (Venezuela), encontrando que la riqueza y diversidad en especies leñosas disminuye con el aumento en el gradiente altitudinal. A su vez determinó una predominancia de especies leñosas típicas del páramo y de los bordes de contacto bosque-páramo (ej. *Displostephium venezuelense*, *Cybianthus marginatus*) en los bosques aislados de mayor altitud, mientras que en bosques continuos por debajo de 3300 msnm predominan elementos leñosos propios de sistemas boscosos de menores altitudes (bosque paramero y selva nublada montana alta).

1.2. HIPÓTESIS

A continuación, planteamos dos hipótesis de trabajo que constituyen escenarios de dinámica del límite forestal tropical en zonas abandonadas luego de disturbios agrícolas. Aún cuando cada uno de estos escenarios enfatiza diferentes factores como determinantes de la dinámica del límite, esto no significa que sean mutuamente excluyentes. Por otra parte, el análisis de las posibles situaciones resultantes de los procesos sucesionales en el límite forestal, permitirá discutir algunos de los posibles mecanismos de formación del límite forestal y sus cambios (efectos de competencia y facilitación de la vegetación presente en un área dada sobre la dinámica de colonización de especies al cambiar las condiciones ambientales). Así mismo, permitirá aportar evidencia para analizar los posibles efectos de los disturbios antrópicos locales (intervención agrícola) sobre la dinámica de la vegetación en el límite forestal tropical.

1.2.1. Hipótesis No. 1

El cultivo y posterior abandono de áreas agrícolas en la zona de transición entre el bosque y el páramo, conlleva a una alteración en la dinámica de la vegetación, permitiendo que la



vegetación arbórea sea sustituida parcialmente por vegetación propia de los ambientes de páramo (paramización).

Actualmente se sabe que como producto de la alternancia y solapamiento de los diferentes usos que se le ha dado a la tierra en la alta montaña tropical, existe un fenómeno de origen antrópico denominado paramización que ha sido reseñado para los páramos colombianos por van der Hammen (1997). Este fenómeno consiste en un proceso de reemplazo de la vegetación boscosa por vegetación abierta de “tipo páramo”. Se acentúa en suelos rocosos, laderas y cuchillas con pendientes más fuertes, expuestas al viento, a la radiación y a la erosión (Camargo 2002). Esta descripción se conoce como efecto “cuchilla” y puede determinar la aparición de vegetación de subpáramo (en el caso colombiano) por debajo de los 2700 msnm (Camargo 2002).

Castaña-Urbe (2002) sostiene que en realidad, los procesos antrópicos de uso de la tierra que ocasionan cambios en las coberturas vegetales tanto de los páramos como de los bosques alto andinos, están conduciendo a la “praderización” de los ecosistemas de alta montaña y no a una paramización, ya que los páramos naturales no están aumentando su cobertura, sino que son reemplazados por ecosistemas posiblemente transicionales abiertos dominados por gramíneas forrajeras.

De esta manera, es de esperarse que en parcelas tanto de bosque paramero como de páramo con largos tiempos de abandono (más de 10 años), se evidencie la colonización preferencial de las especies propias del páramo y su mantenimiento en el tiempo (posible sucesión detenida). Sin embargo, también existe la posibilidad que en etapas sucesionales posteriores (superior al tiempo estipulado de análisis: 50 años) esta vegetación sea progresivamente reemplazada por elementos propios del bosque.

La evidencia disponible (ej. Sarmiento et al. 2003) sugiere que muchas de las especies dominantes de la vegetación del páramo son buenas colonizadoras de áreas perturbadas por la agricultura. Además, la vegetación del páramo presenta estrategias adaptativas que le permiten establecerse en ambientes abiertos de alta radiación y temperaturas mínimas bajas, mientras que para las especies leñosas del bosque estas condiciones pudieran constituir limitantes para su establecimiento (ver Bader et al. 2007c), siendo estas especies particularmente dependientes de las condiciones microclimáticas menos severas inducidas por la propia cobertura boscosa (retroalimentación positiva producto de un efecto de facilitación de las leñosas adultas sobre sus juveniles). Por ejemplo, Camarero y Gutiérrez (1999) y Camarero et al. (2000) reportan que los árboles enanos o “krummholz” pueden proteger sus plántulas de las duras condiciones climáticas en el ecotono, lo cual es un indicio de facilitación intraespecífica; por lo tanto, si asumimos que el efecto del cambio climático global (ej. aumento en las temperaturas promedios y cambios en los patrones de precipitación) no es significativo o determinante en la dinámica del límite, es de esperarse que los espacios liberados por el disturbio agrícola sean colonizados preferencialmente por elementos florísticos del páramo.

1.2.2. Hipótesis No. 2

Si el cambio climático debido al aumento de las temperaturas está promoviendo el ascenso altitudinal de las leñosas del bosque paramero y el disturbio agrícola libera espacio, disminuyendo la competencia con la vegetación de páramo ya establecida, se debería observar una mayor colonización de especies leñosas propias del bosque paramero en parcelas abandonadas en el páramo respecto a zonas no perturbadas.



Esta hipótesis se refiere a la comparación de áreas de páramo abierto adyacentes al límite forestal sometidas a disturbio agrícola con áreas de páramo no intervenido a la misma altitud, planteando que es posible que la liberación de la competencia sumada a un aumento de la temperatura asociado al calentamiento global favorezcan el establecimiento de especies leñosas en ambientes de páramo.

Así, si la limitante fundamental para el establecimiento fuera la radiación, el disturbio no va a favorecer particularmente a las especies del bosque en la recolonización (que en general pudieran estar adaptadas para el establecimiento en zonas sombreadas como sugiere Bader et al. (2007b). Pero, si el calentamiento global está promoviendo un ascenso del límite forestal y se observa una mayor colonización de leñosas en áreas perturbadas (respecto a áreas no perturbadas) se podría inferir que un modulador importante para el establecimiento de las especies leñosas lo constituye la competencia con la vegetación dominante de páramo. Este efecto competitivo de la vegetación abierta adyacente al límite forestal sobre el establecimiento de leñosas por encima de este límite ha sido reportado en algunos casos (ej. *Pinus mugo*, la especie más importante que coloniza pasturas abandonadas subalpinas). Dullinger y colaboradores (2003) encontraron que en lugares de pasturas abandonadas, la colonización de esta especie disminuye por competencia con el dosel de los pastizales.

1.3. OBJETIVOS

Considerando las carencias de información frente al problema del posible desplazamiento del límite forestal montano tropical y el efecto modulador de procesos sucesionales a largo plazo (entendiéndose estos como la sucesión secundaria de varias décadas) posteriores a la actividad agrícola, han sido planteados los siguientes objetivos e hipótesis.

1.3.1. Objetivo general

Evaluar el efecto de la eliminación de la cobertura vegetal en la dinámica de la vegetación del límite forestal montano tropical en los Andes para contribuir a entender algunos de los procesos que influyen el desplazamiento de este límite en escenarios de cambio ambiental.

1.3.2. Objetivos específicos

Analizar comparativamente la diversidad y estructura de las comunidades de plantas en áreas agrícolas abandonadas con períodos largos de sucesión secundaria (más de 50 años) y en áreas no denudadas a lo largo de un gradiente altitudinal desde el bosque paramero hasta el páramo

Analizar los posibles efectos de competencia-facilitación de la vegetación ya establecida sobre la dinámica de colonización de leñosas en el límite forestal

Analizar el posible efecto modulador del pastoreo sobre la dinámica de la vegetación en el límite forestal



Capítulo II

Diseño Metodológico



2.1. ÁREA DE ESTUDIO

2.1.1. Selección de las zonas de estudio

El área seleccionada para este trabajo es el sector La Arenosa en la Sierra Nevada de Mérida, dentro del Municipio Rangel en el estado Mérida. El sitio se ubica en la vertiente del sudeste que enfrenta a los llanos occidentales del Orinoco y que presenta un régimen de precipitaciones unimodal (Monasterio y Reyes 1980, Sarmiento 1986, Márquez y Sampson 2004) y aunque no existen estaciones climáticas en el sector se trata de una zona con altas precipitaciones (posiblemente por encima de los 1600 mm de precipitación total anual). El acceso a la zona de estudio se realiza vía camino de recuas tras una caminata de 6 horas desde la población de Gavidia.

Para la selección de la zona de muestreo se requería que existiera un gradiente altitudinal entre 3000 y 3500 msnm que abarca la zona de transición entre los ecosistemas de páramo y bosque paramero y que la zona presentara una historia de uso en los últimos cincuenta años (aproximadamente) que implicara su utilización con fines agrícolas y posterior abandono, dando lugar a procesos de sucesión a diferentes altitudes con respecto al límite. A partir de un análisis multitemporal de uso del suelo en la zona de La Arenosa (Smith 2009 datos no publicados), fueron identificadas a lo largo del gradiente altitudinal parcelas agrícolas abandonadas (aproximadamente por 50 años) y áreas presuntamente no cultivadas. Se realizaron reconocimientos de campo para determinar las condiciones actuales de uso y la correspondencia con la información suministrada por el análisis de las fotografías aéreas de 1952 y 1996.

2.1.2. Historia de uso

A través de entrevistas realizadas a pobladores de Gavidia y a propietarios del terreno en donde fueron identificadas las unidades de muestreo, se pudo constatar que hasta la década de los años cincuenta del siglo pasado el sector de La Arenosa presentó una historia de uso ganadero y agrícola para autoconsumo y una mínima comercialización de productos (principalmente papa y cebollín). Aproximadamente a mediados de la década de los 60 el sector fue abandonado, aunque se continuó con el uso para ganadería extensiva. Los propietarios del ganado realizan visitas para evaluar el estado de los rebaños cada dos meses aproximadamente (Espinosa 2008 com. pers¹). Por levantamientos de información recientes obtenidos a partir de análisis de fotografías aéreas y visitas de campo en el marco del Proyecto LEAF se sabe que actualmente en estas zonas se abandonó el uso agrícola. Además, es posible la identificación sobre fotografías aéreas de parcelas agrícolas en sucesión que estaban intervenidas en 1952 (Smith com. pers 2008²).

2.2. ESTABLECIMIENTO DE LOS TRANSECTOS Y SELECCIÓN DE LAS UNIDADES MUESTRALES

Basados en los ortofotomapas creados a partir de la fotografía aérea de la misión A34 de 1952 del área de estudio, se identificaron parcelas agrícolas a diferentes alturas a lo largo del sector. Teniendo en cuenta que la distribución de las parcelas de cultivo en el espacio no fue regular y que la zona presenta alta heterogeneidad espacial, fueron establecidos dos transectos que comprendieron alturas entre 3000 y 3504

¹ Espinosa Jesús. 2008. Entrevista realizada a los propietarios de la finca en el área de estudio. La Arenosa. Mérida. Venezuela.

² Smith. J. 2008. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela.



msnm. Para la ubicación de los transectos se tuvo en cuenta que la exposición fuera la misma (Sureste) y que existiera continuidad en los ecosistemas de bosque, límite y páramo. Sin embargo, el transecto No. 2 se encuentra ligeramente más cerca del piedemonte llanero y pudiera estar más influenciado por la masa de aire húmedo que asciende de los llanos.

El primer transecto corresponde a la parte más alta del área de estudio, en donde el gradiente comienza con bosques ubicados a 3200 msnm y termina en páramos a 3504 msnm. El segundo transecto se ubica en la parte baja del área de estudio y comienza con bosques a 3000 msnm y termina con páramos a 3500 msnm (Figura 2).

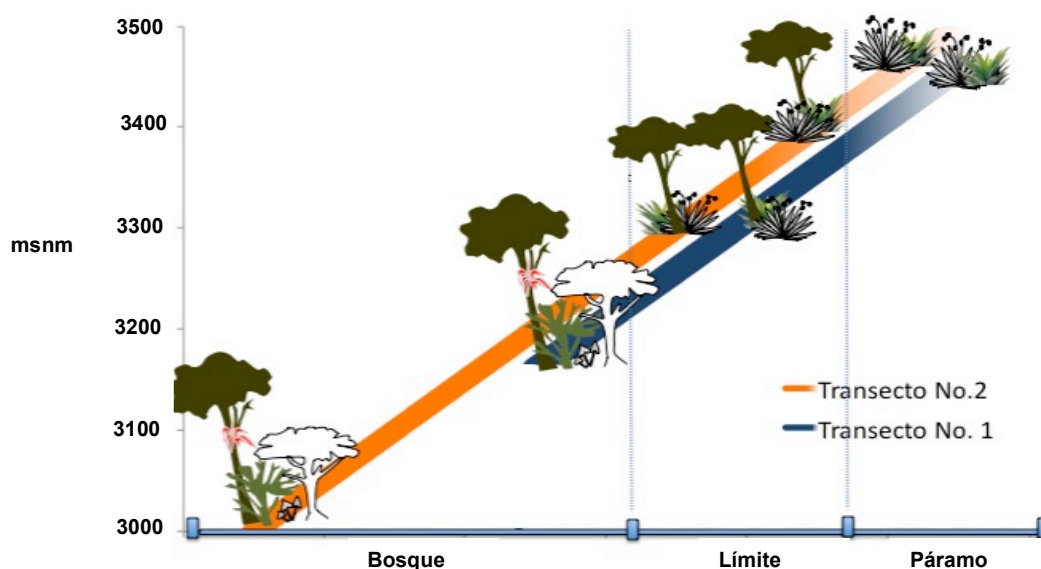


Figura 2 . Distribución de los rangos altitudinales en los transectos en la zona de transición del sector La Arenosa.

Las unidades de muestreo corresponden a parcelas de cultivo abandonadas y a unidades que no fueron cultivadas (sin evidencia de cultivo tanto en 1952 como en 1999). Para efectos de unificación de términos a lo largo del documento serán denominadas como unidades en sucesión post-cultivo y unidades no cultivadas o control. Posterior a la selección de las parcelas cultivadas y sus unidades control en el ortofotomapa de 1952, estas mismas unidades fueron ubicadas en el ortofotomapa creado a partir de la fotografía aérea de la misión 010494 de 1999 y se confirmó en campo su estado actual (ej. Unidades de bosque en el Transecto No. 2, Figura 3). Este procedimiento se repitió para cada ecosistema de la zona de transición a lo largo de cada transecto. Las unidades de muestreo (en sucesión y control) fueron ubicadas en cada una de las franjas altitudinales que conforman en conjunto la zona de transición (páramo, límite forestal y bosque paramero). En total fueron seleccionadas 40 unidades distribuidas así: 18 unidades para el primer transecto y 22 unidades para el segundo transecto (Tabla 1). En el transecto 2 se incluyó dos rangos altitudinales que corresponden al límite forestal pero a diferentes alturas (Tabla 1).

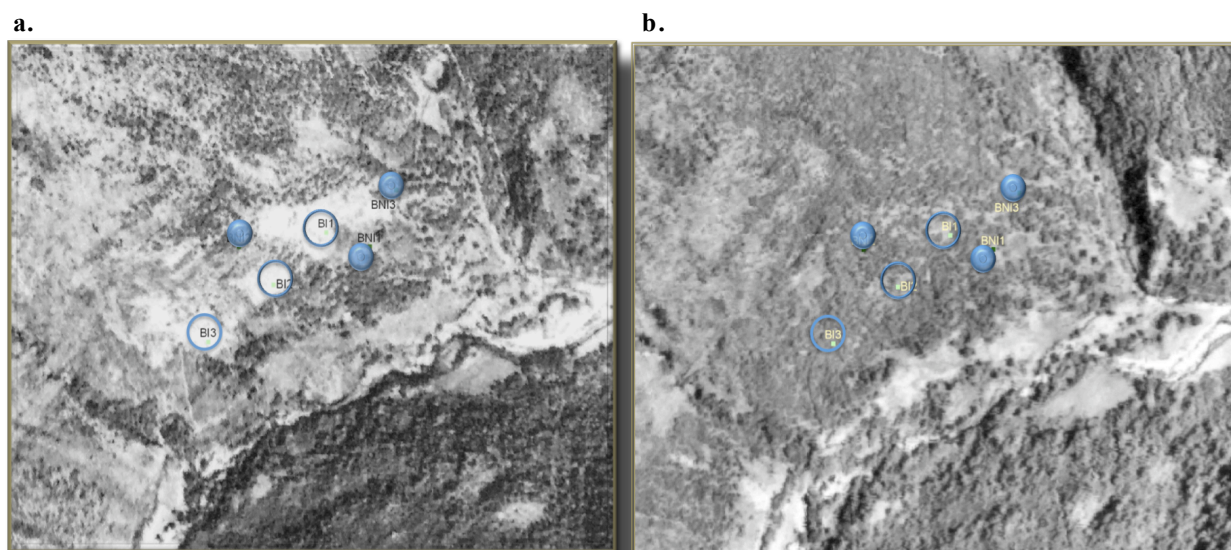


Figura 3. Unidades muestrales de bosque paramero en el transecto No.2. a. Parcelas cultivadas (○) y unidades control (●) en el año 1952 y b. Estado de las mismas parcelas cultivadas y unidades control en el año 1999.

TRANSECTO	BOSQUE PARAMERO		LÍMITE FORESTAL		LÍMITE FORESTAL A MAYOR ALTITUD		PÁRAMO	
	Unidades en sucesión	Unidades control	Unidades en sucesión	Unidades control	Unidades en sucesión	Unidades control	Unidades en sucesión	Unidades control
1	Unidades	3	3	3	-	-	3	3
	Rango altitudinal (msnm)	3270-3331	3270-3340	3299-3332	3290-3380	-	3406-3502	3439-3507
2	Unidades	3	3	3	3	3	2	2
	Rango altitudinal (msnm)	3050-3054	3040-3114	3222-3310	3207-3237	3388-3417	3334-3389	3469-3544

Tabla 1. Distribución de las unidades de muestreo en los dos transectos y en el gradiente altitudinal

En la figuras 4, 5 y 6 se presentan los ortofotomapas en donde se muestra la ubicación de las unidades muestrales en sucesión y control a lo largo del gradiente altitudinal en los dos transectos. Cada unidad muestral abarcó un área de 30 m² en un rectángulo de 15 m de largo por 2 m de ancho a favor de la pendiente. En cada unidad se registró su altitud, geoposición (con un Sistema Posicionador Satelital) y la exposición para homologar la incidencia de la radiación a lo largo del día en las unidades de muestreo.

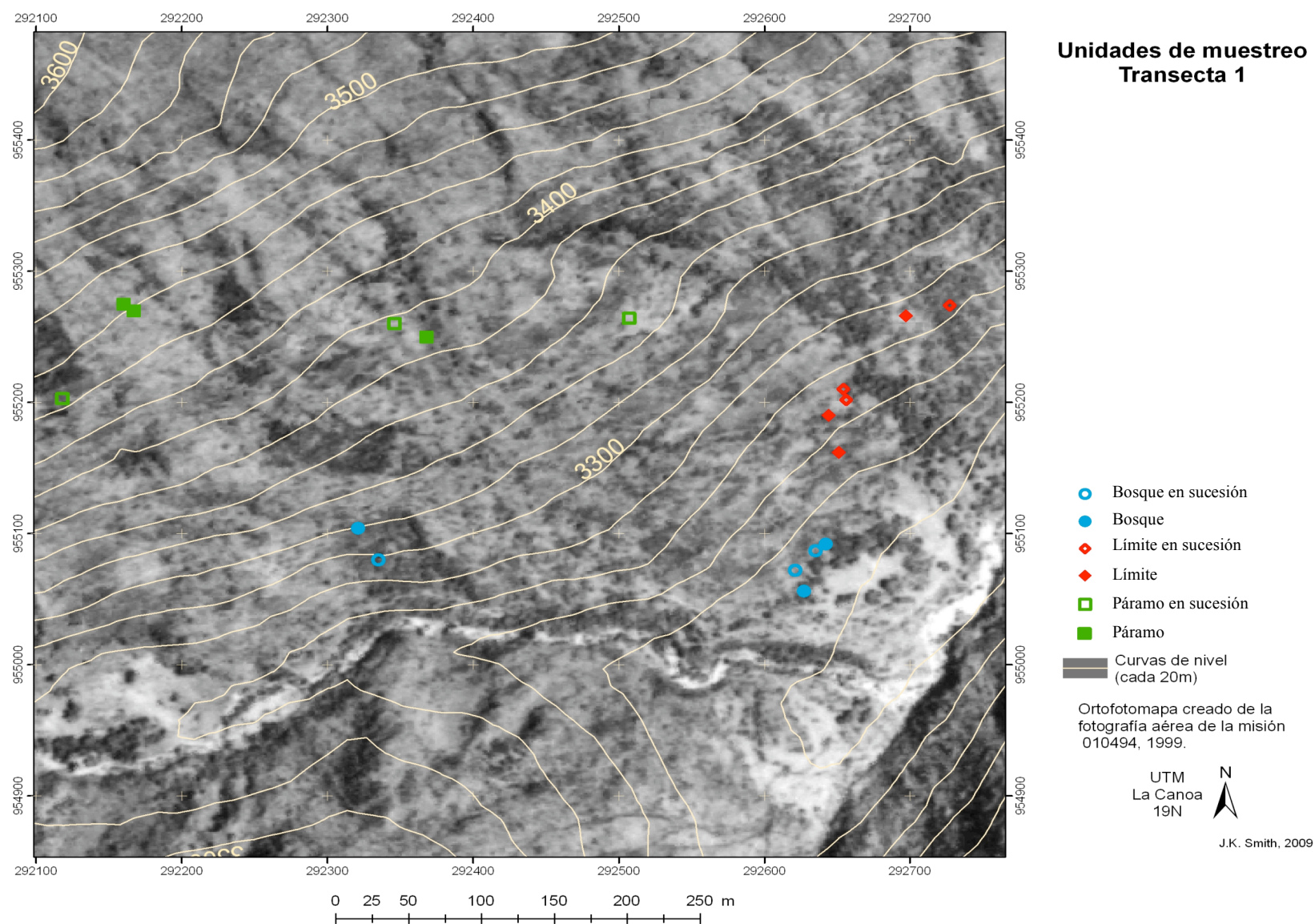


Figura 4. Ortofotomapa de 1999 del área de estudio con la distribución de las unidades muestrales a lo largo del gradiente altitudinal. Transecto No. 1.

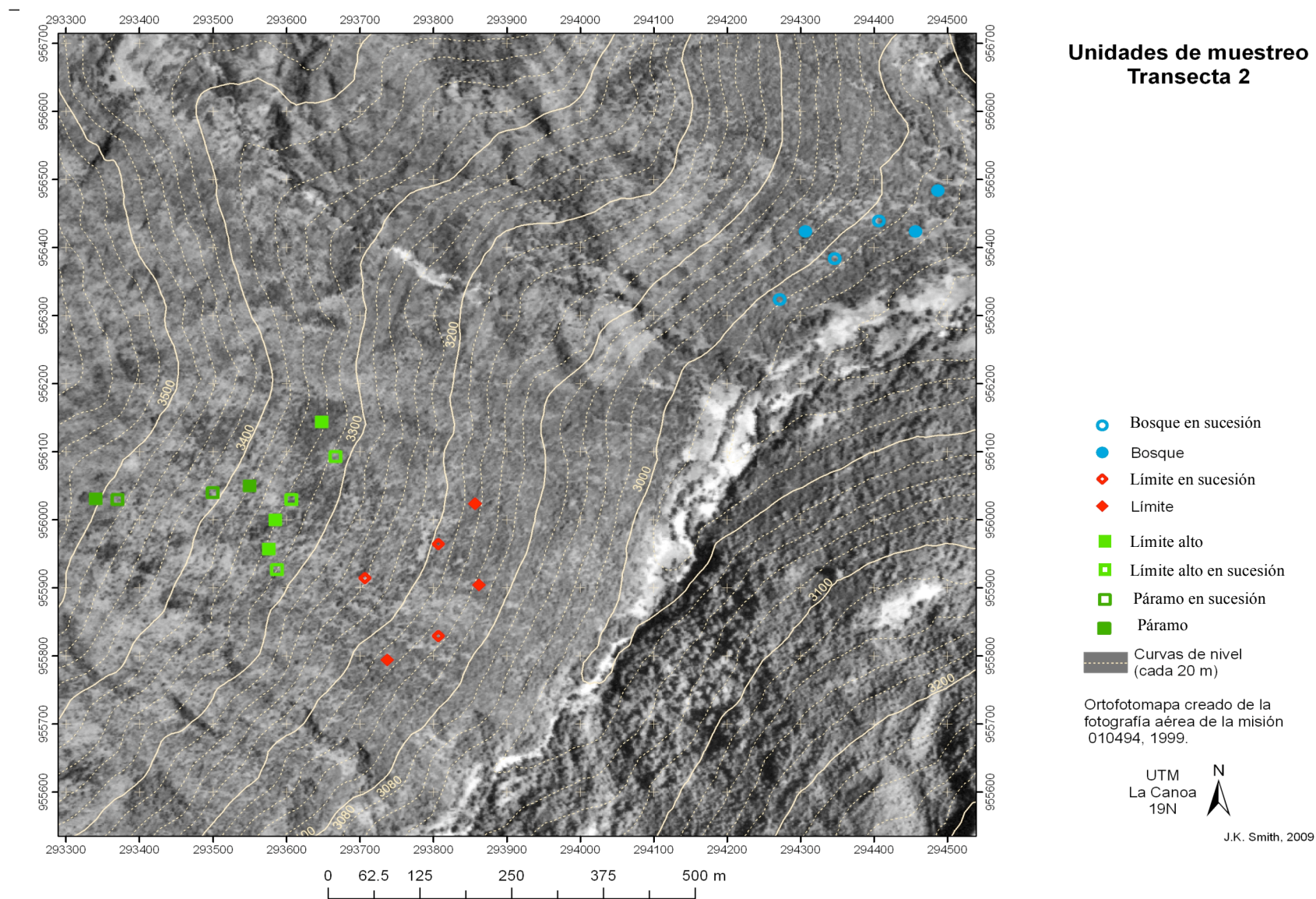


Figura 5. Ortofotomapa de 1999 del área de estudio con la distribución de las unidades muestrales a lo largo del gradiente altitudinal. Transecto No. 2.

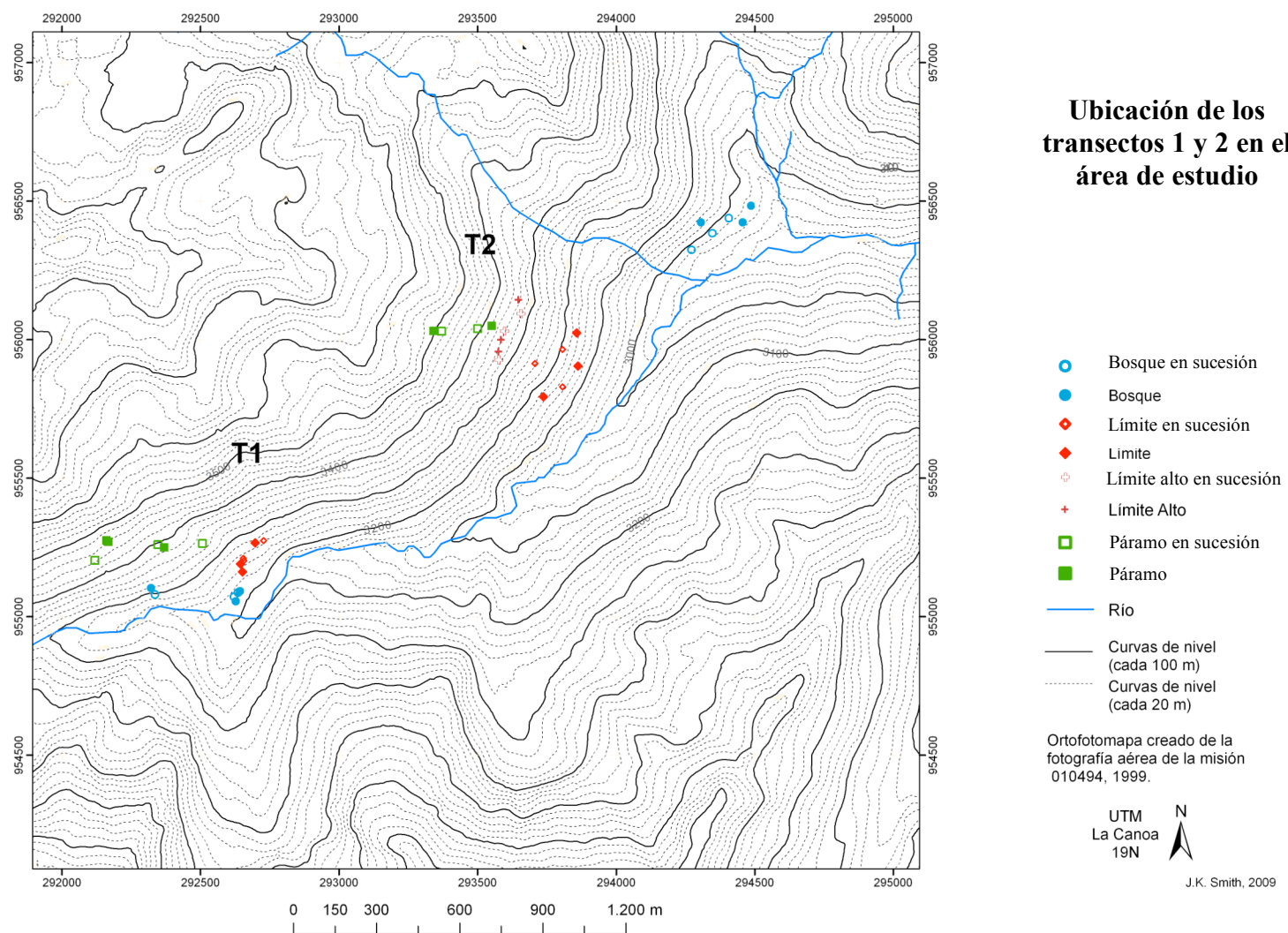


Figura 6. Ortofotomapa de 1999 del área de estudio con la distribución de los transectos 1 y 2 y las unidades muestrales en el área de estudio.



2.3. CARACTERIZACIÓN DE LA VEGETACIÓN

Los muestreos se realizaron en seis salidas de campo durante 2008 (febrero, abril, mayo, junio, julio y noviembre). En cada unidad de muestreo se analizó la estructura de la vegetación a través de la determinación de la abundancia de las diferentes especies de plantas. La cobertura se determinó por el método del cuadrado puntual (Greig-Smith 1983) considerando la vegetación desde el estrato razante hasta una altura máxima de 2 m. Se empleó una varilla muy delgada que fue introducida cien veces de forma aleatoria en cada una de las unidades de muestreo y se cuantificó el número de puntos en los que cada especie tuvo contacto con la varilla, que corresponde al porcentaje de cobertura de la especie (dado que se utilizaron 100 puntos de muestreo).

2.3.1. Densidad de las especies leñosas

Para los adultos, la densidad se definió como el número de individuos mayores a 1,5 m de altura presentes en la unidad de área (30 m²). La densidad para cada una de las especies leñosas en cada una de las unidades de muestreo (D_s) y la densidad total de leñosas, agrupando a todas las especies (D_p), fueron determinadas con las ecuaciones No 1 y 2:

$$\text{Ecuación No. 1} \quad D_s = \frac{N_s}{30m^2}$$

$$\text{Ecuación No. 2} \quad D_p = \sum_{s=1}^R D_s$$

Donde D_s = Densidad de adultos de la especie s

N_s = Número de individuos adultos de la especie s presentes en cada parcela de muestreo

D_p = Densidad total de leñosas adultas en la parcela

R = Número total de especies de leñosas en la parcela (riqueza)

Igualmente se determinó la densidad de los individuos juveniles de las especies leñosas para lo que fueron seleccionados los primeros 10 m² en sentido de la pendiente de cada unidad muestral y registrados la abundancia de las especies conocidas que presentan hábitos leñosos con altura inferior a 15 cm. Posteriormente fueron determinadas la densidad de juveniles de cada especie (D_j) y la densidad total de juveniles de leñosas de todas las especies (D_q) con las ecuaciones:

$$\text{Ecuación No. 3} \quad D_j = \frac{N_j}{10m^2}$$

$$\text{Ecuación No. 4} \quad D_q = \sum_{j=1}^R D_j$$

Donde D_j = Densidad de juveniles de cada especie

N_j = Número de individuos de la especie j presentes en cada unidad de área

D_j = Densidad absoluta por unidad de muestreo

R = Número total de especies de leñosas en la parcela (riqueza)



2.3.2. Abundancia de las formas de vida y especies

La clasificación de las especies por forma de vida fue basada en el sistema propuesto por Hedberg (1992) modificado por Arzac (2008) en el contexto del proyecto LEAF y adaptado a los requerimientos de esta investigación (Tabla 2). Adicionalmente, el material vegetal fue herborizado y determinado al taxón más específico posible con las colaboración del Profesor Ingeniero Luis Enrique Gámez del Laboratorio de Morfología de Maderas de la Facultad de Ciencias Forestales y las muestras fueron confirmadas con los exicados del Herbario “Carlos Liscano” –MER– y depositados en esta dependencia de la Universidad de los Andes de Venezuela. Todas las especies de plantas fueron clasificadas en las formas de vida acorde con sus hábitos de crecimiento y establecidos en 15 categorías. También se contemplaron los grupos de hongos de vida libre y hongos liquenizados.

CLASIFICACIÓN DE LAS FORMAS DE VIDA					
Grupo	No.	Forma de vida	Grupo	No.	Forma de vida
Leñosas	1	Árbol	Gramíneas	10	Gramínea herbácea
	2	Arbusto		11	Gramínea en macolla
	3	Subfrútice		12	Helechos, Lycopodios, Equisetos
Subfrútice	4	Trepadora	Briófitos	13	Musgos, Hepáticas, Anthoceros
Trepadoras	5	Parásito hemiepífito	Hongos liquenizados	14	Hongos liquenizados
Parásito	6	Roseta caulescente	Hongos	15	Hongos
Rosetas	7	Roseta acaule			
	8	Hierba en cojín			
Hierbas	9	Hierba			

Tabla 2. Clasificación de las formas de vida utilizadas en esta investigación.

2.3.3. Histogramas de rangos de abundancia

Con el fin de comparar la dominancia de las especies de plantas y evidenciar los cambios en la composición de especies en las unidades en sucesión con respecto a las unidades control, se realizaron histogramas de rangos de abundancia para cada una de las franjas altitudinales en los dos transectos. El análisis del comportamiento de las especies se realizó tomando aquellas que presentaron la mayor abundancia en cada uno de los ecosistemas y en cada transecto y se clasificaron tomando como referencia la cobertura de las especies en las unidades control. Posteriormente el número de especies de cada una de las categorías de comportamiento fueron expresados en porcentajes. Dado que los árboles y arbustos del bosque paramero generalmente crecen retorcidos y ramifican cerca de la base, tienen una cobertura importante en el estrato hasta 1.5 m, de modo que la cobertura de las especies es un buen indicador de la abundancia de las leñosas tanto en el bosque como en el límite. Resaltamos que la estimación de la cobertura en diferentes estratos y formas de vida representa una dificultad puesto que no se conoce un método único que estime la cobertura efectivamente, teniendo en cuenta la diversidad estructural. De forma paralela realizamos análisis multivariados (ACL) (no incluidos en esta versión) usando los datos de densidad de leñosas por especie y las tendencias en los ordenamientos resultaron muy similares a los que incluyeron la cobertura de todas las especies de tal forma que la estimación de la cobertura de las leñosas del bosque y el límite a través del método del cuadrado puntual resultó ser efectivo.

2.3.4. Riqueza

Para monitorear el efecto de transformaciones en el ambiente es útil contar con información de la diversidad biológica en comunidades naturales y modificadas (Moreno 2001). Se realizaron regresiones entre la diversidad y la altitud para las parcelas en sucesión y control por separado.



2.3.4.1. Riqueza específica (S)

Corresponde al número de especies presentes, sin tener en cuenta sus valores de importancia o abundancias. Este parámetro fue determinado por el resultado de los levantamientos florísticos en cada parcela.

2.4. VARIABLES COMPLEMENTARIAS

Con el fin de estimar indirectamente la intensidad del pastoreo de vacunos y equinos en cada una de las unidades de muestreo, se realizó el conteo de los caminos de ganado en cada unidad contando el número de terrazas generadas por el paso constante del ganado en cada unidad de muestreo. Con el fin de estimar de forma indirecta el impacto de las actividades humanas y del pastoreo en la recuperación de la vegetación, se estimó el porcentaje de suelo desnudo en cada unidad muestral a través del método del cuadrado (Greig-Smith 1983) y se compararon los valores entre las unidades en sucesión y control.

2.5. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

La riqueza de las especies de plantas y la densidad de las leñosas adultas y juveniles fueron analizados en función de los cambios altitudinales y de uso (unidades en sucesión vs. unidades control) utilizando un ANOVA de dos vías (altitud y uso). Se realizaron análisis de regresión entre la densidad y altitud de las unidades.

2.6. ANÁLISIS MULTIVARIADO

Se realizaron análisis multivariados de la vegetación de las unidades muestrales para analizar los posibles gradientes ambientales subyacentes a la estructura de abundancias de las especies, acorde con la distribución de las coberturas de todas las especies de plantas. Los análisis se realizaron a través de un análisis de ordenamiento indirecto (Análisis de Correspondencias Linearizado, ACL) y fueron utilizadas las variables complementarias como herramientas para la interpretación del ordenamiento. Estos análisis se realizaron con el programa CANOCO 4.02 (Ter Braak and Smilauer 1999).

2.7. CORRELACIONES Y POSIBLES GRADIENTES SUBYACENTES

Con el fin de determinar las relaciones entre las variables complementarias (Altitud, número de caminos de ganado y porcentaje de suelo desnudo) y las abundancias de las especies de plantas, así como para permitir posibles interpretaciones de los gradientes indirectos subyacentes en los ordenamientos de las especies de plantas y las unidades muestrales, se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson para correlacionar estas variables secundarias y las coordenadas de las parcelas sobre los primeros 4 ejes de ordenación del ACL. Para los análisis se utilizó el software Statgraphics.



Capítulo III

Resultados

En este capítulo se presentan los resultados que evalúan algunos aspectos de la dinámica sucesional de la vegetación a largo plazo, a lo largo del gradiente altitudinal (bosque -límite forestal -páramo). En la primera sección se presentan los resultados de la riqueza de las especies de plantas de la zona de transición tanto en unidades que fueron cultivadas como en unidades no cultivadas. En la segunda sección se presentan los resultados de la evaluación de la densidad de árboles adultos y de juveniles en las unidades cultivadas y no cultivadas. La tercera sección presenta los cambios en las abundancias de las formas de vida como producto del disturbio y de los cambios altitudinales a lo largo de la zona de transición. En la cuarta sección presentamos la evaluación del comportamiento de las abundancias de las especies de plantas. Finalmente, en la quinta sección presentamos el análisis de ordenamiento de la estructura de la vegetación en las unidades muestreadas, como una manera de intentar una interpretación sintética e integrada de los principales patrones asociados a cambios en la altitud, la intervención agrícola y la presión de pastoreo.



3.1. CARACTERIZACIÓN DE LAS COMUNIDADES NATURALES DE PLANTAS DE LA ZONA DE TRANSICIÓN ENTRE EL BOSQUE Y EL PÁRAMO

Como se ha venido discutiendo a lo largo del documento, la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo representa un gradiente altitudinal que influencia de manera directa la composición de especies vegetales y la estructura de la vegetación. A continuación se realizará la caracterización de las comunidades de plantas de nuestra área de estudio a través del análisis de la estratificación vertical de la vegetación.

3.1.1. Bosque paramero

Presenta una estratificación vertical con árboles entre 6 a 12 m, un denso estrato subarbóreo (3-7 m) formado por ramas entrelazadas, un pobre estrato arbustivo y un estrato herbáceo dominado por briófitos. Sobre la superficie de los troncos y de las ramas hay densa capa compuesta por hongos liquenizados, briófitos y otros grupos de epífitas, hemiepífitas y hemiparásitas. El estrato arbóreo se encontró dominado por *Myrcianthes myrsinoides*, *Myrsine dependens*, *Ribes canescens*, *Vallea stipularis* y *Cestrum buxifolium* con una alturas promedio de 12 m.

El estrato arbustivo presenta dominancia de *Vaccinium floribundum*, *Vaccinium meridionale*, *Pernettya elíptica*, *Rubus nubigenus*, *Pernettya prostrata* y *Stevia lucida*, hasta con 5 m de altura. Encontramos que tanto arbustos como árboles presentan varios troncos lo que al parecer es muy común en matorrales y bosques andinos.

El estrato herbáceo reúne a todas las especies diferentes a las leñosas y presenta una gran cantidad de hábitos y especializaciones con diferentes formas de vida. En los dos transectos las formas de vida más abundantes fueron los briófitos, las hierbas no graminoides (*Peperomia hartwegiana*, *Peperomia microphylla*, *Solanum tuberosum*, *Solanum* sp I y *Oxalis spiralis* como dominantes en el transecto No. 1 y *Oxalis spiralis*, *Oxalis latifolia* y *Pleurothallis* sp I. dominando en el transecto No 2), árbol-arbustos (*Hesperomeles ferruginea* solo para el Transecto 1), trepadoras (*Cynanchum* sp.), helechos (Helecho sp II y *Polypodium* sp. dominan el Transecto 2) y los hongos liquenizados.

3.1.2. Límite Forestal

Esta franja se presenta como un mosaico de parches de vegetación de los dos ecosistemas que conforman la zona de transición entre el bosque y el páramo. Al igual que los bosques parameros se presenta una estratificación vertical de la vegetación pero menos diferenciada, llegando a ser en algunos casos, espacios tan densos que son casi impenetrables. En el estrato arbóreo dominan en el transecto 1 *Myrcianthes myrsinoides*, *Myrsine dependens*, *Vallea stipularis*, *Ribes canescens* y *Cestrum buxifolium*. *Escallonia myrtilloides* domina en el transecto No 2. El porte de los árboles no sobrepasa los 7 m de altura y aquí se torna más denso su patrón de ramificación. En el estrato arbustivo dominan ramas entrelazadas de *Myrcianthes myrsinoides* y también se pueden ver como arbustos dominantes en el transecto 1 a *Pernettya elíptica*, *Baccharis tricuneata*, *Hesperomeles obtusifolia*, *Acaena elongata*, *Hypericum loricifolium*, *Stevia lucida*, *Vaccinium meridionale* y *Vaccinium floribundum*, mientras que en el transecto 2, hay una pobre representación de arbustos con dominancia de *Hypericum caracasana* y *Baccharis* sp.



Dentro del estrato herbáceo resaltan por su abundancia las formas de vida epífitas, tanto vasculares (Bromeliaceae, Orchidaceae, Pteridophyta) como los briófitos. Se resaltan *Myrsine dependens* y *Vallea stipularis* por encontrarse tanto en los bosques parameros como en la franja ecotonal y los arbustos *Vaccinium floribundum*, *Vaccinium meridionale*, *Baccharis prunifolia* y *Cestrum parvifolium* por ser elementos comunes en el límite superior del bosque continuo. Esto podría indicar que estas especies son las que se encuentran adaptadas a ambientes de transición, convirtiéndose en especies importantes para el análisis de la dinámica del límite forestal.

3.1.3. Páramo

Presentó variación en la composición de las especies de plantas pero no en las formas de vida. De acuerdo con los valores de las abundancias, las formas de vida que dominaron en el páramo del transecto No 1 son los briófitos, los arbustos (ej. *Pernettya elíptica*), gramíneas en macolla (*Agrostis trichodes*), rosetas caulescentes (*Espeletia schultzei*), hierbas no gramínoideas (*Achirocline praemorsus*) y hongos liquenizados. Con menores abundancias, rosetas acaules (*Acaena cylindristachya*), helechos (helecho sp II), árboles (*Myrsine dependens*), hierba (*Echeveria venezuelensis*), árbol (enano) (*Hesperomeles ferruginea*) y cojines (*Arenaria muscifforme*). En el páramo del transecto 2 las formas de vida presentaron en general menores abundancias que en el páramo del transecto 1 pero con más formas de vida (el transecto No.1 con 15 formas de vida y en el transecto No.2, 17). Una de las diferencias entre los transectos se encuentra en el componente leñoso en donde se pudo ver que en el transecto No 1 *Myrsine dependens* se encontró como único representante de los árboles y con baja cobertura, mientras que en el transecto 2 se encontraron los árboles *Myrsine dependens*, *Ribes canescens*, *Vallea stipularis* y *Cestrum buxifolium*. En la forma de vida arbustiva fueron encontradas más diferencias en las abundancias que en la composición en donde *Pernettya elíptica*, *Acaena elongata*, *Hypericum laricifolium*, *Hesperomeles obtusifolia*, *Stevia lucida*, *Baccharis tricuneata*, *Hypericum caracasenum* fueron dominantes y *Vaccinium floribundum* que solamente se encontró en el transecto No 2.

En síntesis el páramo abierto en La Arenosa es fundamentalmente dominado por arbustos, rosetas caulescentes, gramíneas y hierbas no gramínoideas, siendo las formaciones más comunes las de arbustal rosetal y arbustal pajonal.

3.2. RIQUEZA DE ESPECIES

En total para los dos transectos fueron determinadas 135 especies que corresponden a 91 géneros y 51 familias (Anexo 1). A continuación se presentan 12 de las familias con mayor número de especies en La Arenosa (Tabla 3):

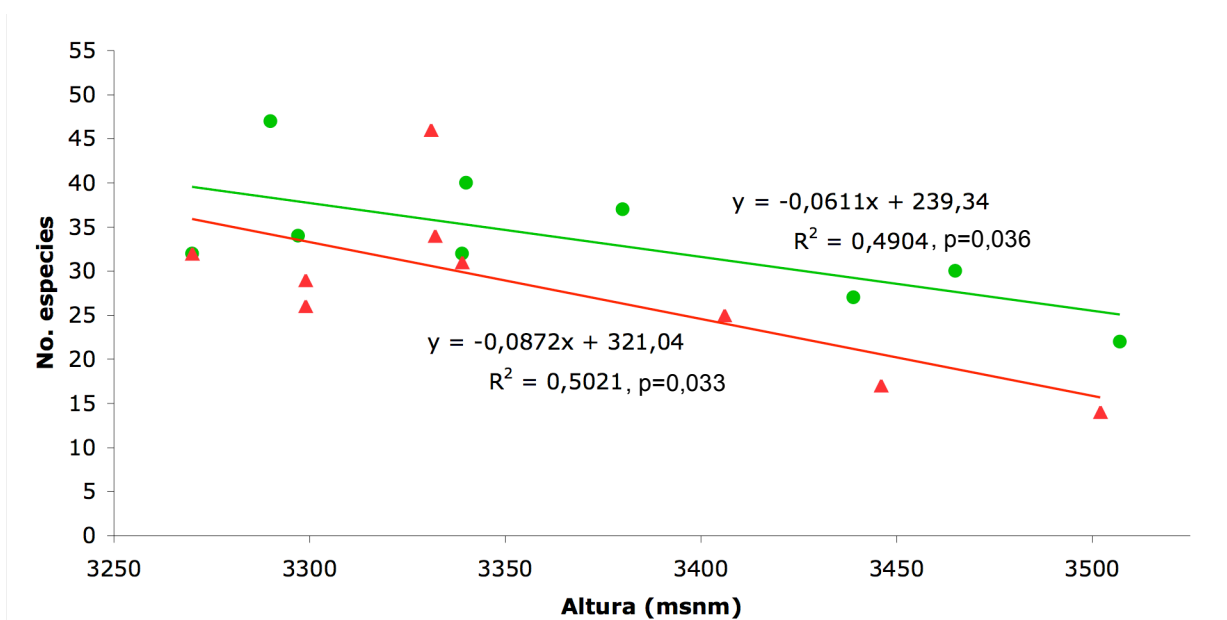
FAMILIA	No. Especies	FAMILIA	No. Especies
ASTERACEAE	23	CARYOPHYLLACEAE	4
POACEAE	12	GERANIACEAE	4
ROSACEAE	8	PIPERACEAE	4
ORCHIDACEAE	7	SCROPHULARIACEAE	4
ERICACEAE	6	SOLANACEAE	4
APIACEAE	5	RUBIACEAE	3

Tabla 3. Familias con mayor número de especies en la zona de transición del sector La Arenosa.



a.

RIQUEZA DE ESPECIES DE PLANTAS EN LA ZONA DE TRANSICIÓN



b.

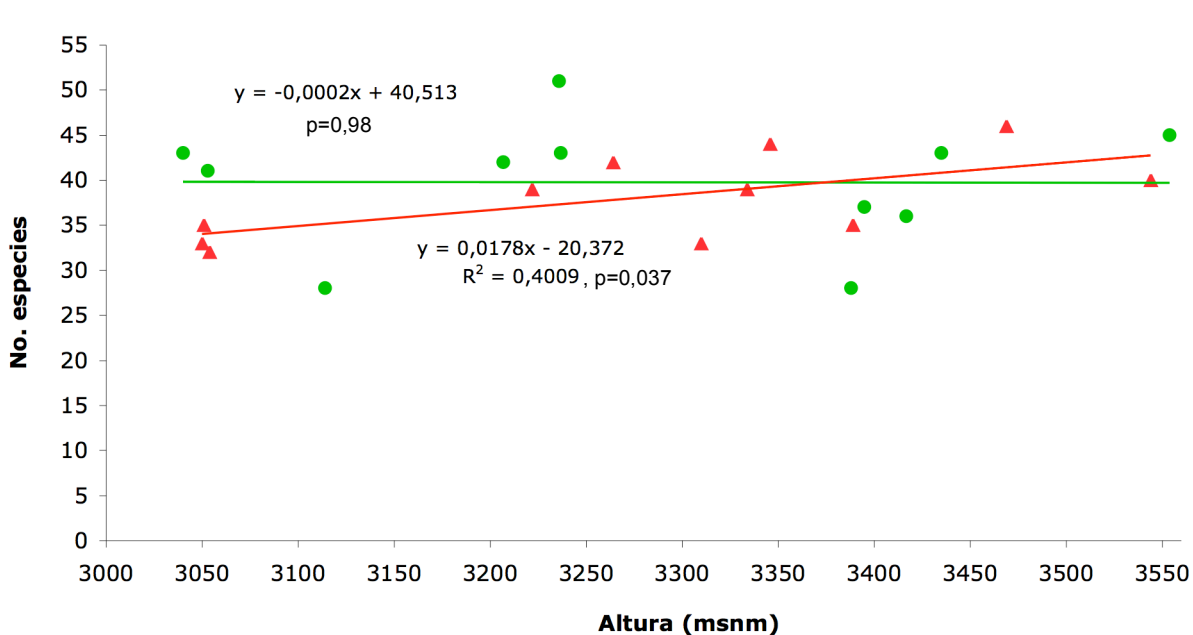


Gráfico 1. a. Riqueza de especies de plantas Unidades no cultivadas y en sucesión del Transecto No.1 y b. Unidades control y en sucesión del Transecto No. 2. ● Unidades control ▲ Unidades en sucesión. Los valores de riqueza de cada unidad se encuentran en el Anexo 1.



En el transecto 1 se observa que la riqueza se mantiene constante con la altitud y disminuye en las unidades de páramos. Tiende a mantenerse ligeramente superior en las unidades control en las diferentes altitudes respecto a las parcelas en sucesión secundaria (Gráfico 1). Sin embargo, en el transecto 2, no se observa una tendencia clara de cambio de la riqueza con la altitud en las unidades control, pero si una tendencia al aumento altitudinal en las parcelas en sucesión. Por otro lado, no se observa una diferencia clara en riqueza entre las parcelas en sucesión y las unidades control (Gráfico 1).

La prueba de ANOVA de dos vías utilizada para comparar los valores de riqueza en las unidades en sucesión y control y altitud, permitió evidenciar que en el transecto No. 1 tanto los cambios altitudinales como de coberturas causados por el disturbio agrícola tienen un efecto significativo sobre la riqueza, mientras que en el transecto No. 2 solamente fue significativo el efecto de cambios altitudinales en el gradiente sobre los valores de riqueza (Tabla 4). Esto permite inferir que en la zona de transición bosque-páramo la riqueza tiende a disminuir con el ascenso altitudinal. Por otra parte, no existe una interacción significativa entre la altitud y el uso que determine la variabilidad en este parámetro (Tabla 4).

Variable	Transecto	Altitud	Uso	Interacción Altitud - Uso
Riqueza	1	0,004**	0,081*	NS
	2	0,050*	NS	NS
Densidad de árboles	1	0,005 **	0,013**	NS
	2	<0,001**	NS	NS
Densidad de juveniles	1	0,004**	0,016**	NS
	2	0,097*	NS	NS

Tabla 4. Análisis de varianza de dos vías en los parámetros respuesta evaluados en las unidades no intervenidas e intervenidas de la zona de transición. Se presentan los valores de probabilidad en cada caso. *Valor estadísticamente significativo ($\alpha < 0,1$), **Valor altamente significativo ($\alpha < 0,05$). NS=No significativo.

3.3. DENSIDAD DE ÁRBOLES

3.3.1. Patrones de abundancia de árboles adultos

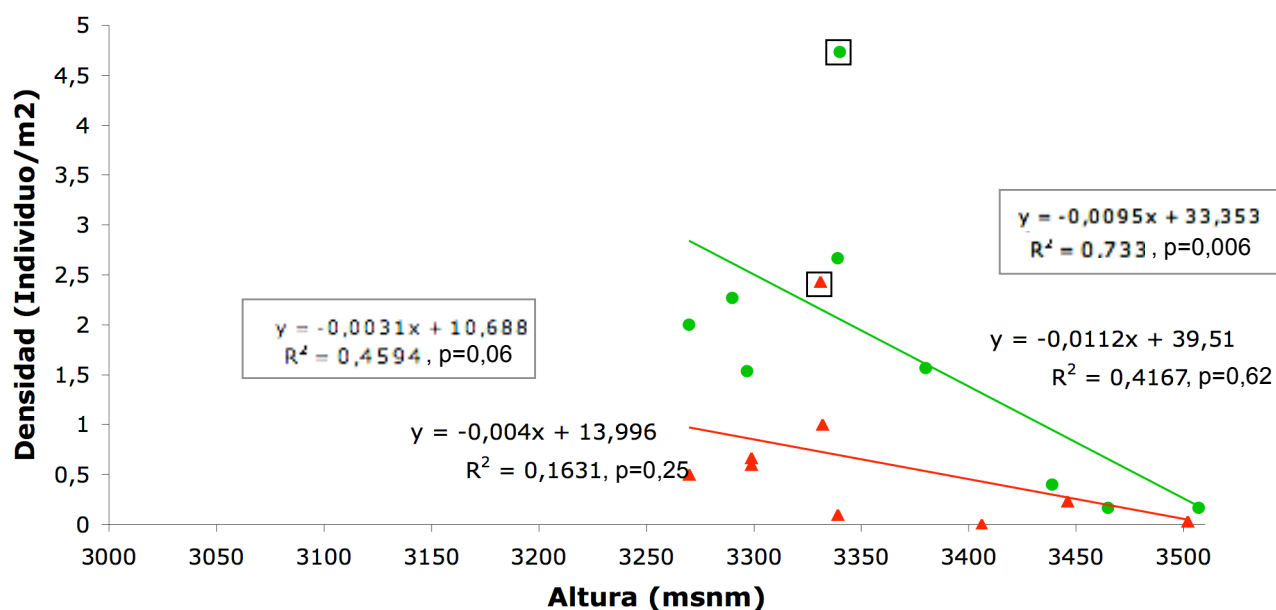
Se puede evidenciar que los patrones de cambio en la densidad de leñosas adultas son iguales en los dos transectos. En general las unidades sucesionales presentan valores significativamente mas bajos que las unidades control (Gráfico 2). A lo largo del gradiente altitudinal se puede observar que a medida que se asciende en el gradiente, en las unidades control el componente leñoso toma menor importancia en la composición de los ecosistemas. Por otro lado, en los páramos el disturbio agrícola genera una diferencia menor en la densidad de leñosas que en los bosques. Así vemos como la apertura de claros producto de la intervención (y posible eliminación de efectos competitivos), no promueve un aumento en la densidad de colonización de leñosas en el páramo.

El patrón de distribución de las especies leñosas adultas fue similar para las dos transectos. Sin embargo, la prueba de ANOVA de dos vías permitió ver que los cambios en el gradiente altitudinal son altamente significativos, mientras que el cambio de densidades generado por el disturbio agrícola fue significativo en el primer transecto pero no en el segundo (Tabla No. 4).



DENSIDAD DE ÁRBOLES ADULTOS

a.



b.

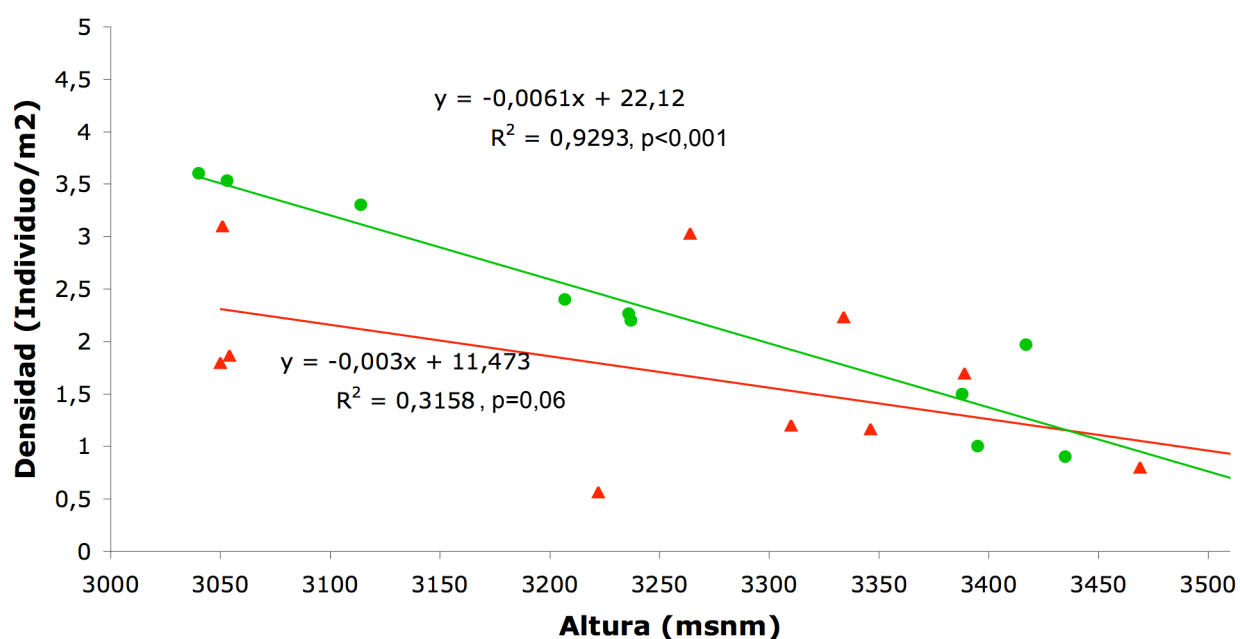


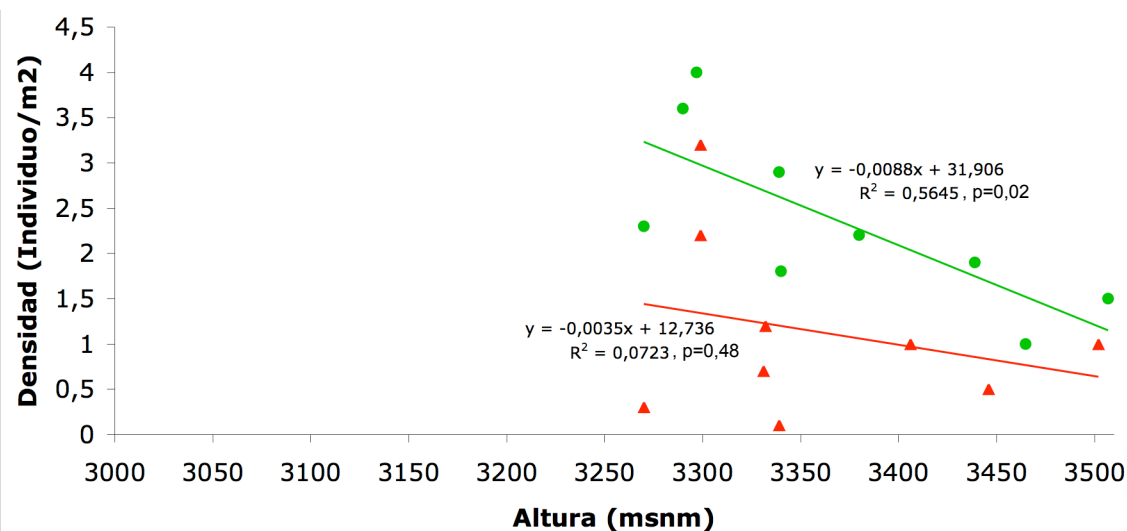
Gráfico 2. Densidad de especies de plantas leñosas adultas en la zona de transición. a. Unidades control y en sucesión del Transecto No.1; Los valores de las ecuaciones, la significancia y réplicas resaltadas con un recuadro corresponden a los valores de la regresión eliminando los outlayer y b. Unidades control y en sucesión del Transecto No. 2. ● Unidades control ▲ Unidades en sucesión. Las densidades de cada unidad se encuentran en el Anexo 2.



3.3.2. Densidad total de juveniles de árboles

DENSIDAD DE JUVENILES DE LEÑOSAS MENORES A 15 cm

a.



b.

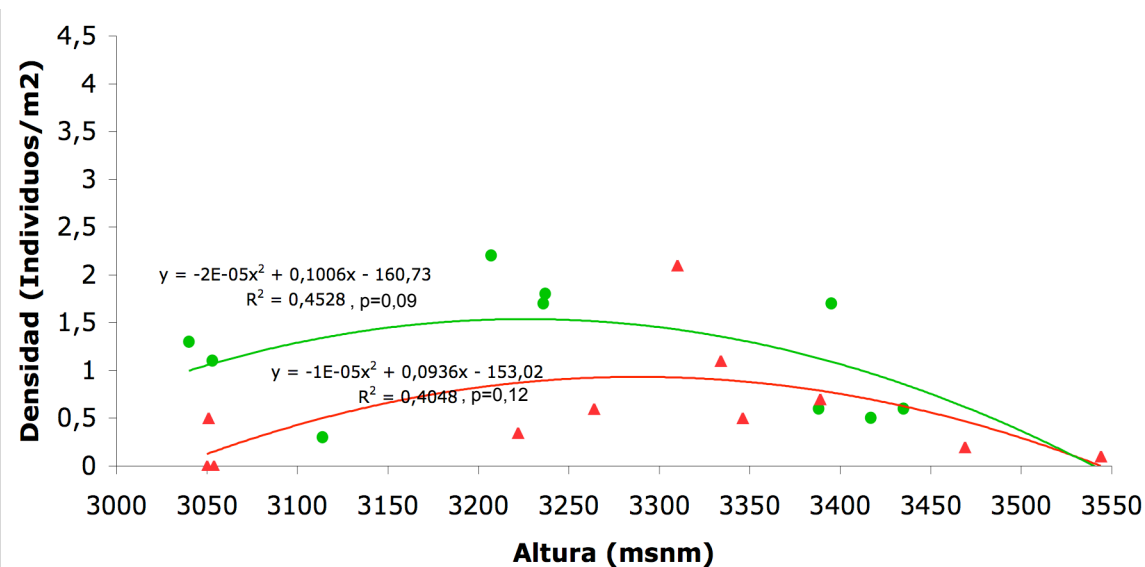


Gráfico 3. Densidad de especies de plantas leñosas juveniles inferiores a 15 cm. de altura en la zona de transición. a. Unidades control y en sucesión del Transecto No.1 y b. Unidades control y en sucesión del Transecto No. 2. ● Unidades control ▲ Unidades en sucesión. Las densidades de cada unidad se encuentran en el Anexo 3.



En los dos transectos existen patrones similares de densidad en plantas juveniles menores a 15 cm de las especies leñosas (aunque existe una mayor variabilidad entre réplicas en la transecto 2). Los máximos valores de abundancia de juveniles se presentan en el bosque en el transecto 1 y en el límite forestal en el transecto 2 (Grafico 3). Por otro lado, se puede ver que especialmente en el bosque y el límite, los valores de densidad en las parcelas en sucesión tienden a ser más bajos que en las unidades no cultivadas. De nuevo, la intervención agrícola y apertura de claros no parece haber promovido un aumento en la colonización de juveniles de leñosas en los sitios de páramo al comparar con las áreas control.

En el transecto No. 1 la prueba de ANOVA de dos vías permitió evidenciar que las diferencias en la densidad de juveniles son significativas para las diferentes altitudes y situaciones de uso. Sin embargo, dada la alta variabilidad observada en el transecto 2, no se observaron diferencias significativas producto del manejo y la altitud tuvo un efecto significativo marginal (Tabla No. 4).

3.4. ABUNDANCIA DE LAS FORMAS DE VIDA Y ESPECIES

En la tabla No. 5 se muestran las especies más abundantes para cada una de las formas de vida en los dos transectos. Es evidente que la composición entre los transectos en términos generales es similar, aunque las formas de vida de hierba en cojín, hierba graminoide, hierba graminoide en cojín y subfrútice tan solo se encuentran en uno de los transectos.

Con el análisis comparativo de las abundancias de las formas de vida entre las unidades control y las unidades en sucesión se puede resaltar que aunque en diferentes magnitudes, en el transecto 1 en las unidades en sucesión (con respecto a las unidades control) se presenta una disminución importante en las abundancias de las formas de vida arbusto, gramínea en macolla y roseta acaule (Gráficos 4 y 5); en menor magnitud los briófitos, hierbas no graminoides, helechos y árboles hasta la desaparición de las hierbas en cojín (Gráficos 4 y 5). Por otra parte se resalta que en los páramos en sucesión hay un aumento importante en la abundancia de *Espeletia schultzei* como único representante de las rosetas caulescentes.

En el límite forestal del transecto 1 existe una disminución importante en las zonas en sucesión en las abundancias de gramíneas, árboles y hierbas graminoides en cojín; una disminución en menor magnitud de las abundancias de los hongos liquenizados y las hierbas suculentas y finalmente la desaparición de las plantas trepadoras lo que está directamente relacionado con a la baja representación arbórea en las unidades. Por otra parte, se resalta que los briófitos, los arbustos, las hierbas graminoides y las rosetas acaules parecen no ser afectadas significativamente por el disturbio. Al igual que en el páramo se resalta el importante aumento en la abundancia de las rosetas caulescentes y de las gramíneas en macolla (Gráficos 4 y 5).

El bosque es quizás el sistema que más presenta cambios producto de la intervención en la abundancia de las formas de vida. Hay un importante incremento en las abundancias de los arbustos, hierbas no graminoides, rosetas acaules, helechos; una disminución en cojines y la desaparición de las trepadoras, parásitos y hongos. Formas de vida como las gramíneas en macolla y rosetas caulescentes no se encuentran en las unidades control y aparecen en las unidades sucesionales con altos valores de abundancia. (Gráficos 4 y 5).



En el transecto No. 2, en el páramo se puede evidenciar que, con respecto a las unidades control, en las unidades intervenidas no ocurren cambios marcados en las abundancias de las diferentes formas de vida. Sin embargo, aunque no en gran magnitud, se presenta un incremento en las abundancias de las gramíneas en macolla, las rosetas caulescentes, las rosetas acaules, los helechos y las hierbas suculentas (Gráficos 6 y 7).

En la franja del límite que se encuentra a mayor altitud, la tendencia es similar al páramo del transecto No 1. Solo se resalta un leve aumento en la abundancia de los briófitos, mantenimiento de la abundancia de las rosetas caulescentes y las rosetas acaules (Gráficos 6 y 7).

Para la franja del límite forestal a menor altitud, se puede inferir que en las unidades intervenidas al igual que en el límite forestal del primer transecto, se presenta un incremento importante en la abundancia de la forma de vida roseta caulescente; los árboles, árboles-arbustos, helechos y las trepadoras presentan una disminución en las abundancias. Por otra parte se evidenció un incremento importante en las abundancias de las hierbas suculentas, los arbustos y las hierbas no graminoides (Gráficos 6 y 7).

Finalmente de la variación de abundancias en las formas de vida en el bosque del transecto No. 2, se puede decir que al igual que en el bosque del primer transecto, se presentan nuevas formas de vida como producto de la intervención: rosetas caulescentes, rosetas acaules y hierbas suculentas. También se presenta una disminución importante en la abundancia de las hierbas no graminoides, los helechos, los árboles y las trepadoras. Por otra parte se presenta un incremento importante en los arbustos y las gramíneas en macolla (Gráficos 6 y 7).

Con respecto al patrón de distribución de las abundancias en las formas de vida en el gradiente altitudinal bajo condiciones naturales, el disturbio agrícola lleva a una disminución en las diferencias de abundancia para la mayoría de las forma de vida (sobre todo las leñosas) a lo largo del gradiente altitudinal. Es decir, en general, en las zonas en sucesión las abundancias de las diferentes formas de vida son más homogéneas entre altitudes (Gráficos 6 y 7).

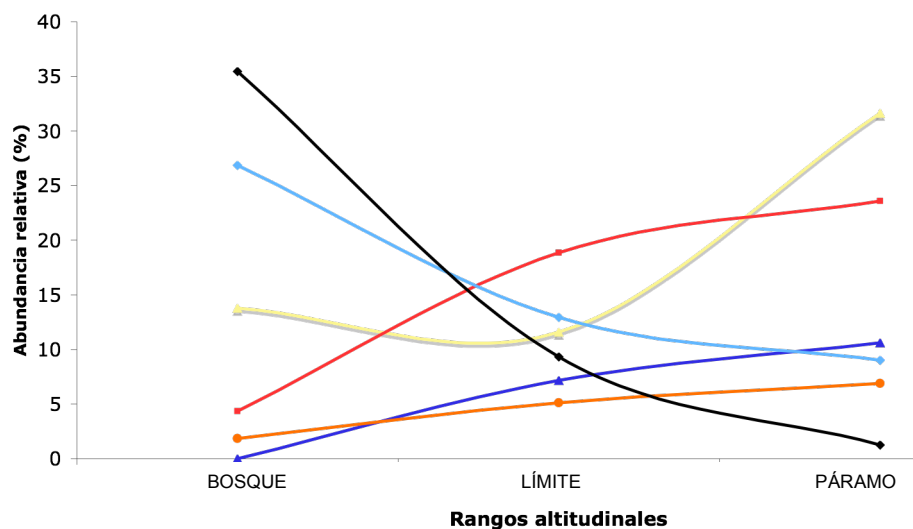


FORMA DE VIDA	FAMILIA	ESPECIES DOMINANTES. TRANSECTO 1	FAMILIA	ESPECIES DOMINANTES. TRANSECTO 2
Árbol	MYRTACEAE	<i>Myrcianthes myrsinoides</i> (Kunth) F.T. Grifo	MYRTACEAE	<i>Myrcianthes myrsinoides</i> (Kunth) F.T. Grifo
	MYRSINACEAE	<i>Myrsine dependens</i> (Ruiz & Pavon) A. Spreng.	MYRSINACEAE	<i>Myrsine dependens</i> (Ruiz & Pavon) A. Spreng.
	GROSSULARIACEAE	<i>Ribes canescens</i> Pittier	SOLANACEAE	<i>Cestrum buxifolium</i> Kunth.
	ELAEOCARPACEAE	<i>Vallea stipularis</i> L. f.	ELAEOCARPACEAE	<i>Vallea stipularis</i> L. f.
Arbusto	SOLANACEAE	<i>Solanum</i> sp II	ASTERACEAE	<i>Eupatorium</i> sp.
	ERICACEAE	<i>Pernettya elíptica</i> DC.	ERICACEAE	<i>Pernettya elíptica</i> DC.
	ROSACEAE	<i>Acaena elongata</i> L.	ROSACEAE	<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.
	HYPERICACEAE	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss.	ROSACEAE	<i>Acaena elongata</i> L.
	ROSACEAE	<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.	ERICACEAE	<i>Vaccinium floribundum</i> Kunth
Hierba en cojín	ASTERACEAE	<i>Stevia lucida</i> Lag.	HYPERICACEAE	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss.
	CARYOPHYLLACEAE	<i>Arenaria muscifforme</i> <i>Arenaria Jani</i>	--	--
Gramínea	POACEAE	<i>Agrostis trichodes</i> Roem. & Schult.	POACEAE	<i>Calamagrostis effusa</i> (H.B.K.) Steud
	POACEAE	<i>Nasella linearifolia</i> (Fourm.) R. Pohl	CYPERACEAE	<i>Carex</i> aff. <i>tamana</i> Steyererm.
	POACEAE	<i>Calamagrostis effusa</i> (H.B.K.) Steud	POACEAE	<i>Nasella linearifolia</i> (Fourm.) R. Pohl
	CYPERACEAE	<i>Carex</i> aff. <i>tamana</i> Steyererm.	POACEAE	<i>Calamagrostis viridiflavescens</i> (Poir.) Kunth
	POACEAE	<i>Ortachne erectifolia</i> (Swallwn) Clayon	POACEAE	<i>Agrostis trichodes</i> Roem. & Schult.
Hierba graminoide	POACEAE	<i>Penstemon clandestinum</i> Hochst. ex Chiov.	--	--
Helecho	POLYPODIACEAE	<i>Polypodium</i> sp I	ACROSTICHACEAE	<i>Elaphoglossum</i> sp I
	HYMENOPHYLLACEAE	<i>Hymenophyllum</i> sp II	POLYPODIACEAE	<i>Polypodium</i> sp I
	ACROSTICHACEAE	<i>Elaphoglossum</i> sp I	DRYOPTERIDACEAE	<i>Dryopteris</i> sp
	PTERIDOPHYTA	Helecho sp II	PTERIDOPHYTA	Helecho sp II
Hierba	ACROSTICHACEAE	<i>Elaphoglossum</i> sp II	ACROSTICHACEAE	<i>Elaphoglossum</i> sp II
	ASTERACEAE	<i>Achirocline praemorsus</i>	ASTERACEAE	<i>Pentacalia apiculata</i> (Schultz-Bip. ex Weddell) Cuatrec.
	ASTERACEAE	<i>Pentacalia apiculata</i> (Schultz-Bip. ex Weddell) Cuatrec.	IRIDACEAE	<i>Orthrosanthus chimboracensis</i> (H.B.K.) Baker
	POLYGONACEAE	<i>Rumex acetosella</i> L.	GERANIACEAE	<i>Geranio multiceps</i> Turcz.
	PIPERACEAE	<i>Peperomia hartwegiana</i> Miq.	ASTERACEAE	<i>Achirocline praemorsus</i>
	PIPERACEAE	<i>Peperomia microphylla</i> H.B.K.	ASTERACEAE	<i>Lasiocephalus longipenicillatus</i> (Schultz-Bip. ex Sandw.) Cuatrec.
	GERANIACEAE	<i>Geranio multiceps</i> Turcz.	PIPERACEAE	<i>Peperomia microphylla</i> H.B.K.
	CRASSULACEAE	<i>Echeveria venezuelensis</i> Rose	CRASSULACEAE	<i>Echeveria venezuelensis</i> Rose
Parásito hemiepipífito	VISCACEAE	<i>Phoradendron cf. piperoides</i> (Kunth) Trel.	VISCACEAE	<i>Phoradendron cf. piperoides</i> (Kunth) Trel.
Árbol (enano)	ROSACEAE	<i>Hesperomeles ferruginea</i> (Pers.) Benth	ROSACEAE	<i>Hesperomeles ferruginea</i> (Pers.) Benth
	--	--	LAMIACEAE	<i>Lepechinia bullata</i> (Kunth) Epling
Roseta acaule	ROSACEAE	<i>Acaena cylindristachya</i> Ruiz & Pav	ROSACEAE	<i>Acaena cylindristachya</i> Ruiz & Pav
	ONAGRACEAE	<i>Oenothera</i> sp.	ONAGRACEAE	<i>Oenothera</i> sp.
	BROMELIACEAE	Bromeliaceae sp I	BROMELIACEAE	Bromeliaceae sp I
	BROMELIACEAE	Bromeliaceae sp II	BROMELIACEAE	Bromeliaceae sp II
Roseta caulescente	ASTERACEAE	<i>Espeletia schultzei</i> Wedd.	ASTERACEAE	<i>Espeletia schultzei</i> Wedd.
	ASTERACEAE	<i>Espeletia</i> sp I	--	--
Trepadora	APOCYNACEAE	<i>Cynanchum</i> sp.		<i>Cynanchum</i> sp
	RUBIACEAE	<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. Ex Griseb.	RUBIACEAE	<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. Ex Griseb.
	RUBIACEAE	<i>Nertera granadensis</i> (Mutis ex L.f.) Druce	RUBIACEAE	<i>Nertera granadensis</i> (Mutis ex L.f.) Druce
	POLYGONACEAE	<i>Muehlenbeckia tannifolia</i> (Kunth) Meisn.	POLYGONACEAE	<i>Muehlenbeckia tannifolia</i> (Kunth) Meisn.
Hierba graminoide en cojín	POACEAE	<i>Acicache acicularis</i> Laegaard.	--	--

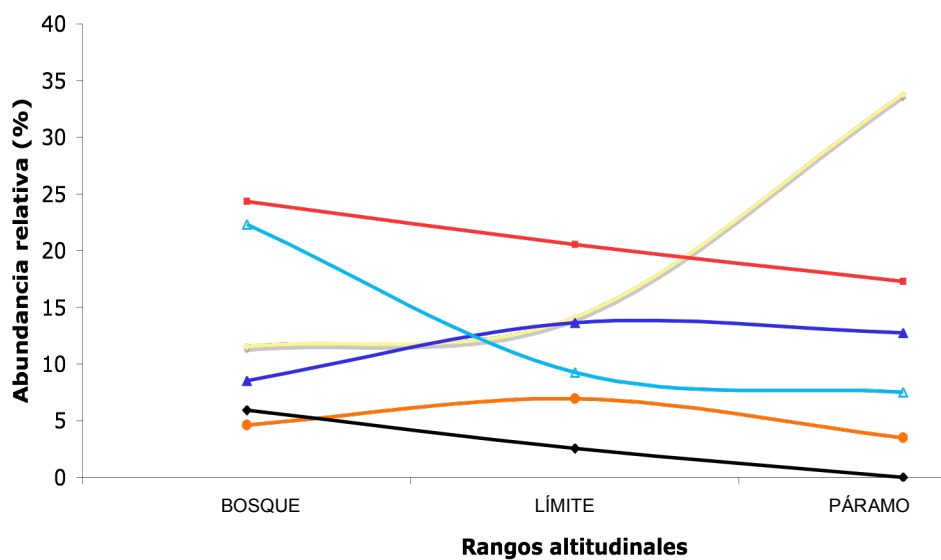
Tabla 5. Especies más abundantes en cada forma de vida en los transectos 1 y 2 en la zona de transición del sector La Arenosa.



**ABUNDANCIA RELATIVA DE LAS FORMAS DE VIDA
EN UNIDADES CONTROL DEL TRANSECTO NO. 1**



**ABUNDANCIA RELATIVA DE LAS FORMAS DE VIDA
EN UNIDADES EN SUCESIÓN DEL TRANSECTO NO. 2**



— Bríofito — Arbusto — Roseta caulescente — Hierba no graminoide — Hongo liquenizado — Arbol

Gráfico 4. Tendencias de la distribución de las abundancias de las formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal de las unidades cultivadas y no cultivadas en el transecto No. 1. BNC=Bosque, BC=Bosque en sucesión; LNC=Límite, LC=Límite en sucesión; PNC =Páramo; PC=Páramo en sucesión. Los valores de abundancia relativa de cada forma de vida se encuentran en el Anexo 4.

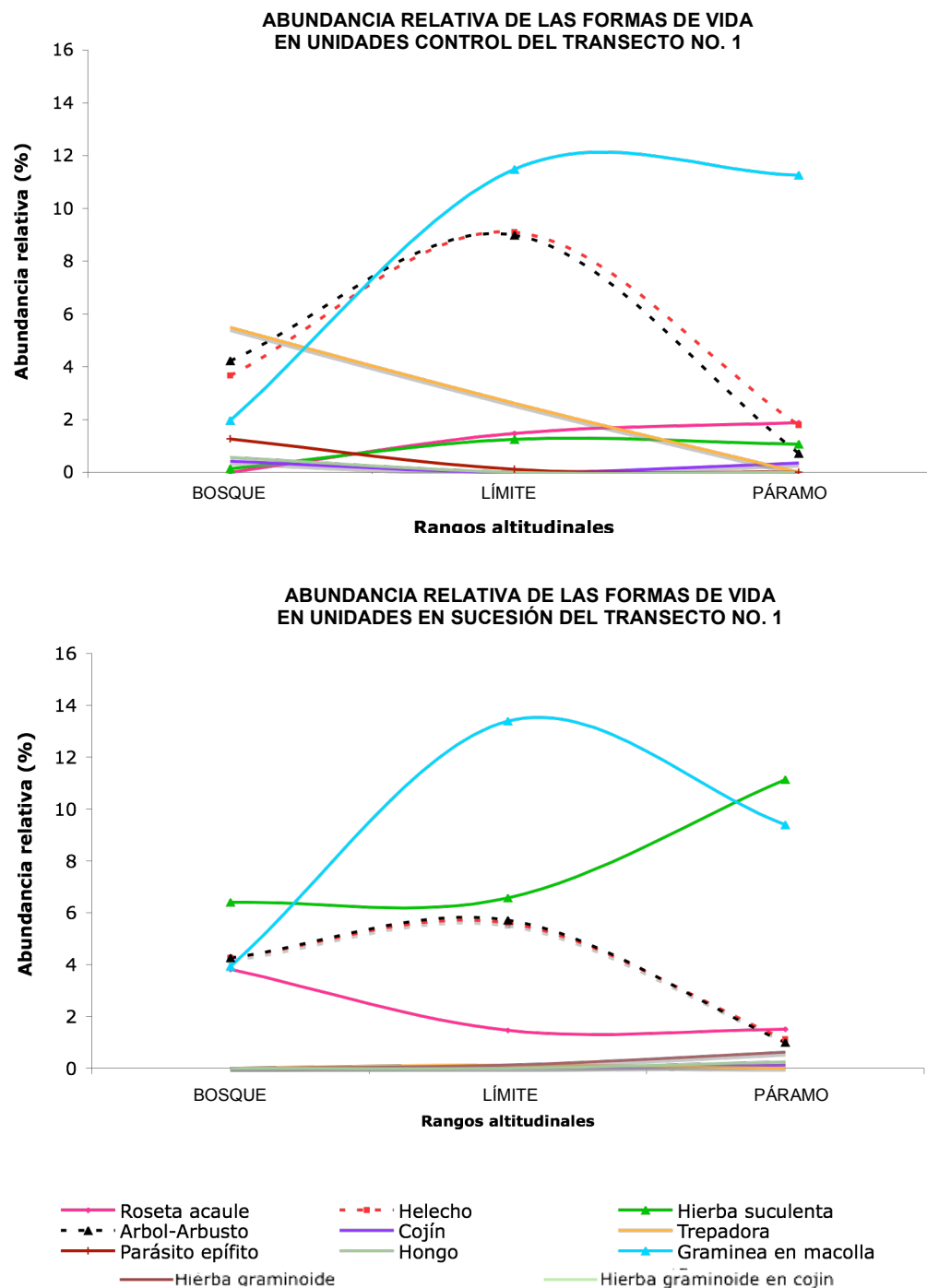


Gráfico 5. Tendencias de la distribución de las abundancias de las formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal de las unidades control y en sucesión en el transecto No. 1. BNC=Bosque, BC=Bosque en sucesión; LNC=Límite, LC=Límite en sucesión; PNC =Páramo; PC=Páramo en sucesión. Los valores de abundancia relativa de cada forma de vida se encuentran en el Anexo 4.

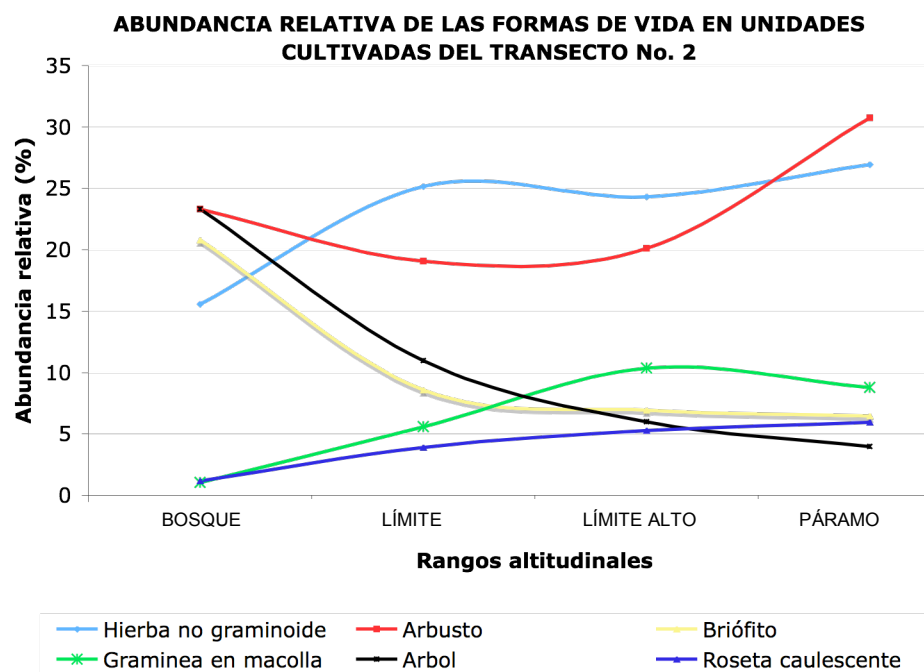
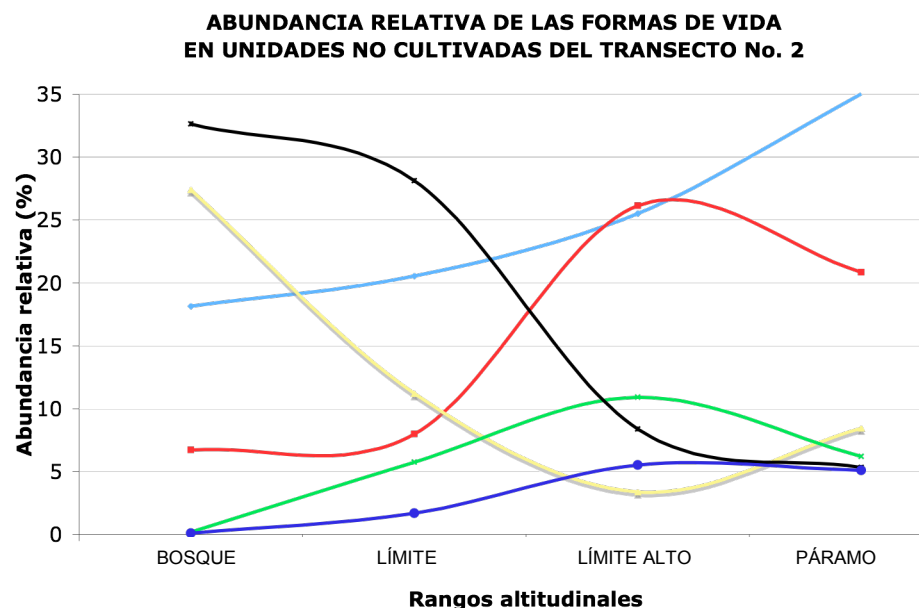


Gráfico 6. Tendencias de la distribución de las abundancias de las formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal de las unidades cultivadas y no cultivadas en el transecto No. 2. BNC=Bosque no cultivado, BC=Bosque en sucesión; LANC=Límite alto no cultivado, LAC=Límite alto en sucesión LNC=Límite no cultivado, LC=Límite en sucesión; PNC =Páramo no cultivado; PC=Páramo en sucesión. Los valores de abundancia relativa de cada forma de vida se encuentran en el Anexo 5.



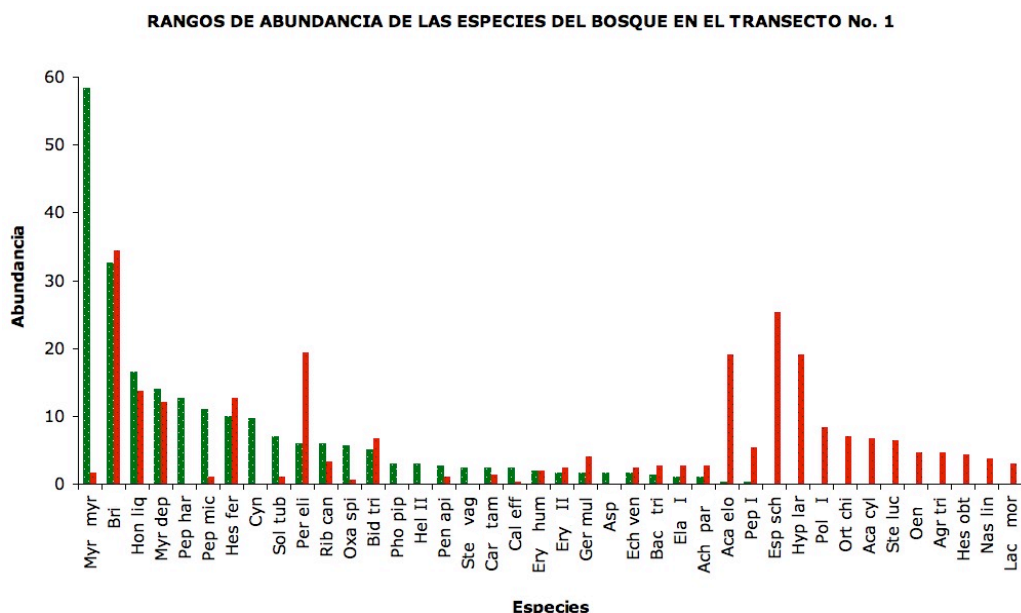
3.5. RANGOS DE ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES

En los diagramas de rango de abundancia las especies se ordenaron desde la más abundante a la menos abundante teniendo como referencia los ambientes no cultivados y se compararon con las abundancias en las áreas en sucesión. En general, se observa que las especies más abundantes son diferentes entre las unidades en sucesión y las unidades control y que en general las abundancias de especies típicas de los páramos (ej. *E. schultzi*) aumentan en las unidades en sucesión del límite y el bosque (aún cuando en muchos casos no estuvieran presentes en las áreas no cultivadas en estos sistemas forestales).

3.5.1. Bosque

El comportamiento en esta franja altitudinal reflejó que con respecto al bosque no intervenido, si bien existe pérdida de especies en las unidades intervenidas, hay un mantenimiento de algunas especies en bajas coberturas y se observa además la aparición de otras especies propias de los páramos como *Espeletia schultzi*, *Hypericum laricifolium* y *Stevia lucida* (Gráficos 8 y 9).

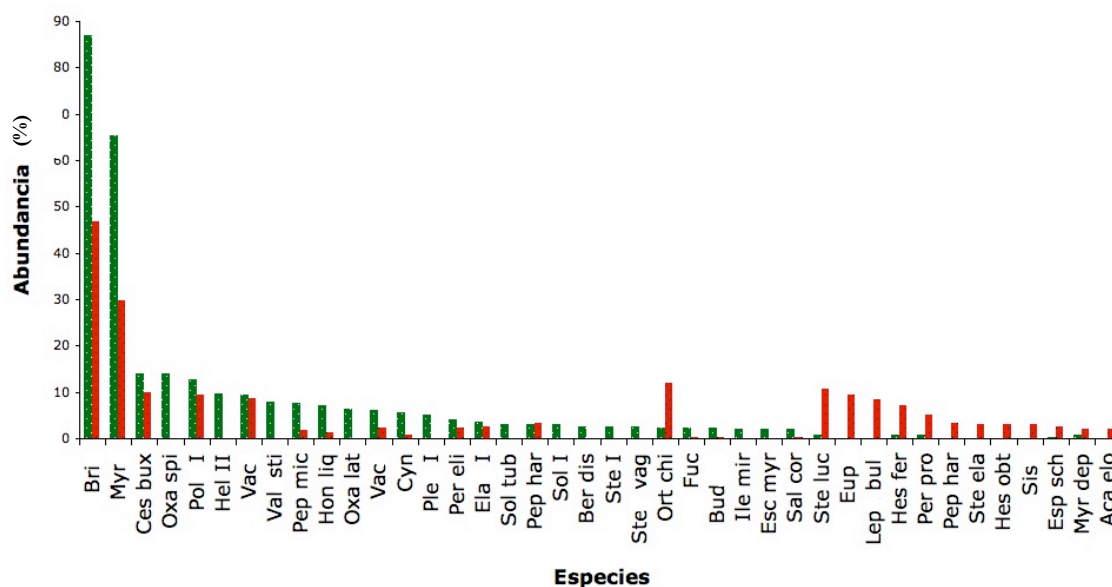
En general se puede decir que el sistema de reemplazo resultante luego del disturbio agrícola es una mezcla en la que fisonómicamente es similar al páramo pero con algunas especies del ecosistema forestal original. Por otra parte, vale la pena resaltar los altos valores en la abundancia de *Acaena elongata* en las unidades intervenidas en el transecto 1, la desaparición de especies trepadoras, la disminución de la abundancia de *Myrcianthes myrsinoides* (Gráfico 8) y en el transecto 2 la desaparición de *Vallea stipularis* y la aparición con altos valores de cobertura de *Lepechinia bullata* (Gráfico 9).



Gráfica 8. Rangos de abundancia de las especies del bosque (incluidas las leñosas) en el transecto No.1 Verde=Unidades sin intervención, Rojo=Unidades Intervenidas. Los nombres de las especies correspondientes a los códigos se pueden ver en el Anexo 6.



RANGOS DE ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES DEL BOSQUE EN EL TRANSECTO No. 2



Gráfica 9. Rangos de abundancia de las especies del bosque (incluidas las leñosas) en el transecto No.2 Verde=Unidades sin intervención, Rojo=Unidades Intervenidas. Los nombres de las especies correspondientes a los códigos se pueden ver en el Anexo 6.

3.5.2. Límite forestal

RANGOS DE ABUNDANCIA PARA LAS ESPECIES EN EL LÍMITE FORESTAL EN EL TRANSECTO No. 1

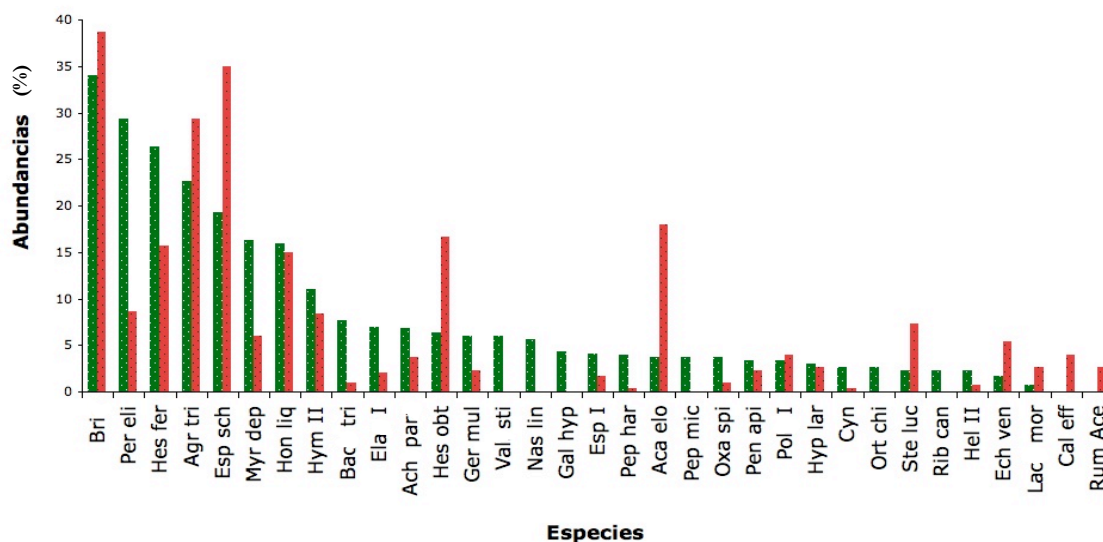


Gráfico 10. Rangos de abundancia de las especies del límite forestal (incluidas las leñosas) en el transecto No. 1; Verde=Unidades no cultivadas, Rojo=Unidades en sucesión. Los nombres de las especies correspondientes a los códigos se pueden ver en el Anexo 6.



RANGOS DE ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES DEL LÍMITE A MAYOR ALTITUD EN EL TRANSECTO No. 2

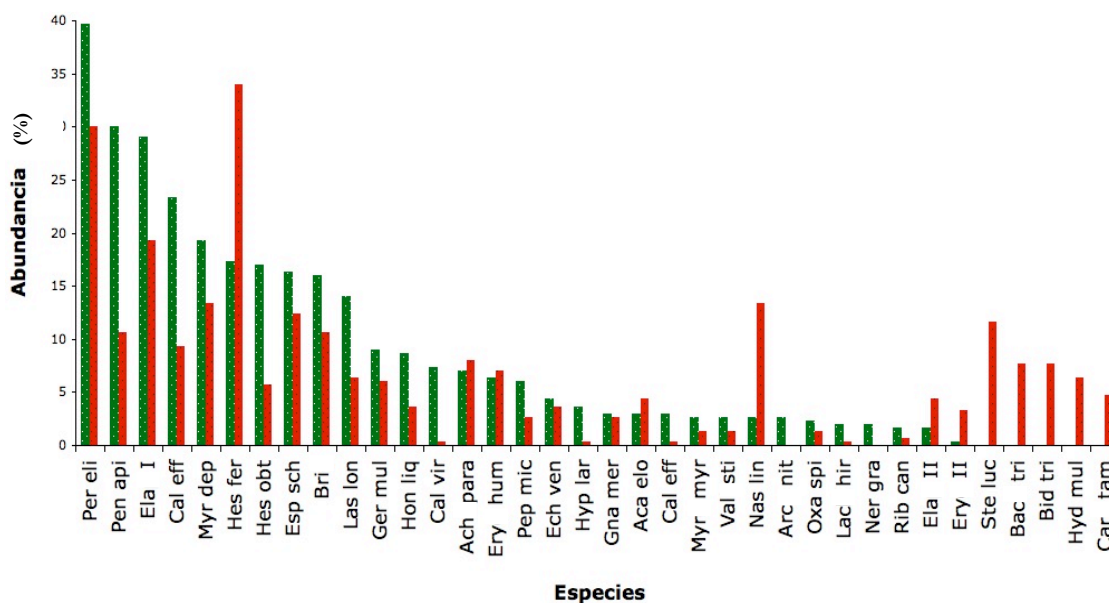


Gráfico 11. Rangos de abundancia de las especies del límite forestal (incluidas las leñosas) en el transecto No. 2; Verde=Unidades no cultivadas, Rojo=Unidades en sucesión. Los nombres de las especies correspondientes a los códigos se pueden ver en el Anexo 6.

RANGOS DE ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES DEL LÍMITE FORESTAL EN EL TRANSECTO No. 2

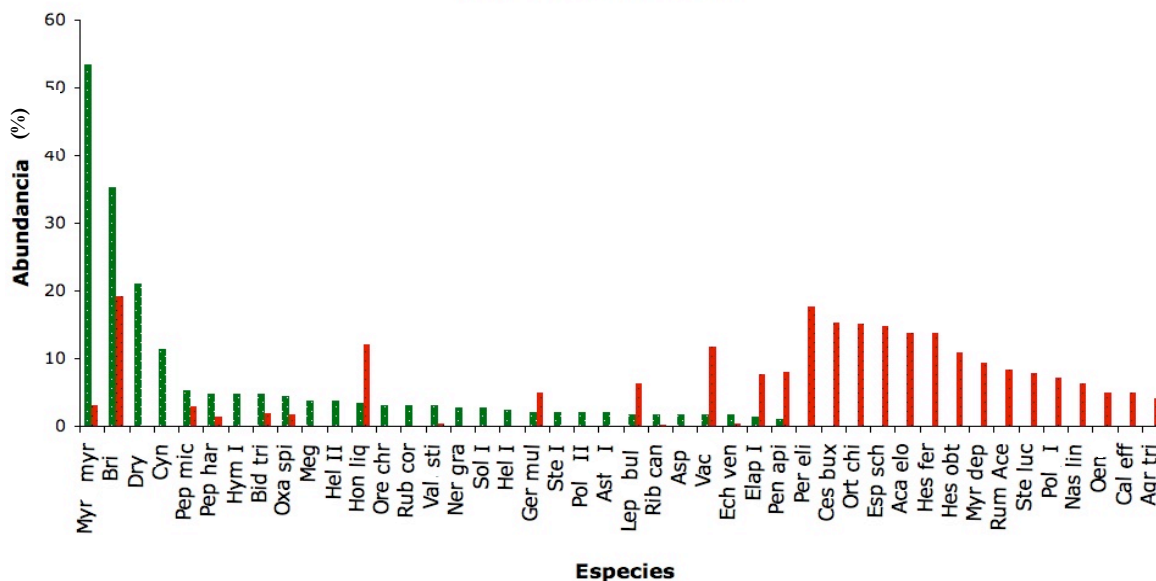


Gráfico 12. Rangos de abundancia de las especies del límite forestal a mayor altitud (incluidas las leñosas) en el transecto No. 2; Verde=Unidades no cultivadas, Rojo=Unidades en sucesión. Los nombres de las especies correspondientes a los códigos se pueden ver en el Anexo 6.



3.5.3. Páramo

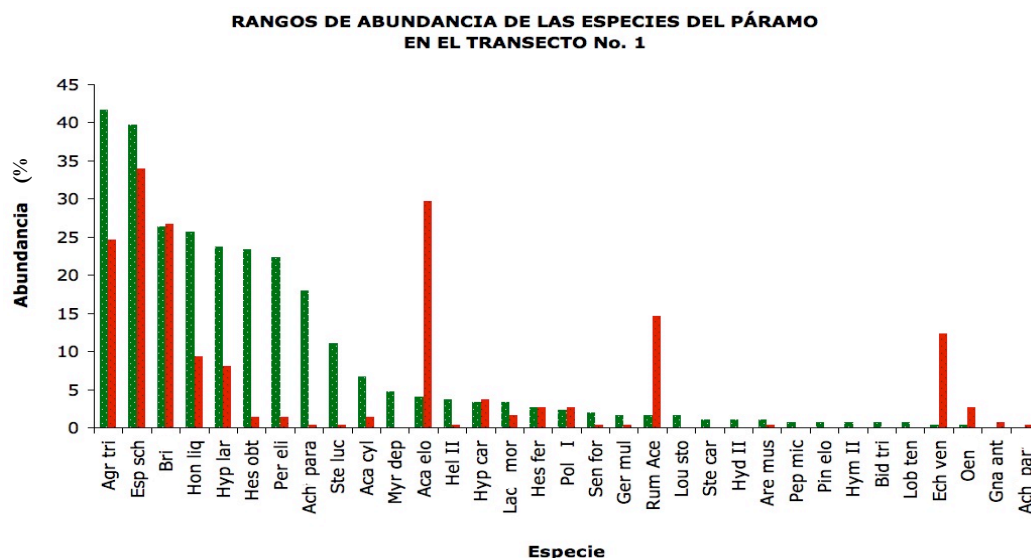


Gráfico 13. Rangos de abundancia de las especies del páramo (incluidas las leñosas) del transecto No.1; Barras en verde=Unidades no cultivadas, Rojo=Unidades en sucesión. Los nombres de las especies correspondientes a los códigos se pueden ver en el Anexo 6.

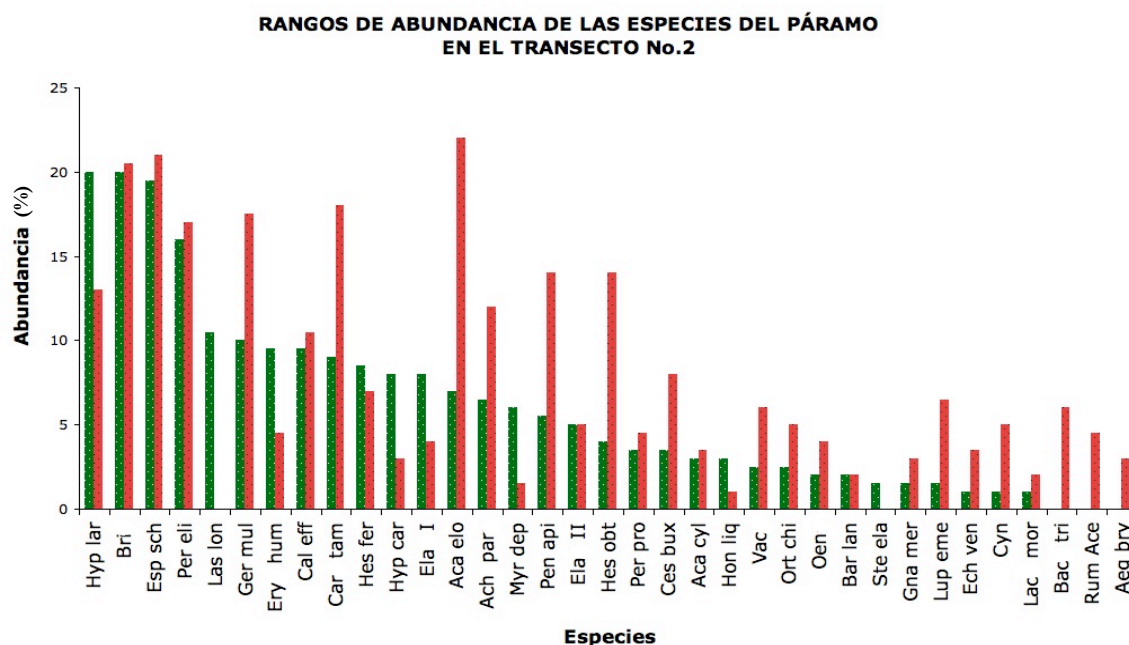


Gráfico 14. Rangos de abundancia de las especies del páramo (incluidas las leñosas) del transecto No.2; Barras en verde=Unidades no cultivadas, Rojo=Unidades en sucesión. Los nombres de las especies correspondientes a los códigos se pueden ver en el Anexo 6.

En esta franja altitudinal si bien se evidencia la pérdida de especies en las unidades intervenidas con respecto a las unidades control, existe una clara tendencia al cambio altitudinal de especies en las áreas



intervenidas, siendo sustituidas las propias del límite por especies dominantes del páramo (Gráficos 10 y 11). Esto se evidencia con mayor claridad en el transecto no. 2 (Gráfico 11).

En el límite forestal a mayor altitud del transecto No. 2 hay una disminución generalizada de las abundancias de las especies y desaparecieron un menor número de especies que en el límite a menor altitud. Sin embargo, algunas especies parecen haberse visto favorecidas por el disturbio y colonizaron nuevos espacios (Gráfico 12).

Se observa una tendencia a la disminución en las abundancias de muchas especies hasta la desaparición de algunas de ellas en las unidades intervenidas. Por otra parte, en los dos transectos las abundancias de *Acaena elongata*, *Echeveria venezuelensis*, *Rumex asethocella* y *Oenothera* sp. son bajas en unidades no cultivadas y en las unidades en sucesión se convierten en especies con altas abundancias (Gráficos 13 y 14).

3.5.4. Clasificación de las especies en términos de su cambio de abundancia entre áreas no cultivadas y parcelas en sucesión

Tras cinco décadas de sucesión fue posible la identificación de cinco tendencias generales en el comportamiento de las especies acorde con sus abundancias: **i)** Especies que como respuesta al disturbio disminuyen su abundancia y no se recuperan durante la sucesión, **ii)** especies que no muestran cambios entre las áreas en sucesión y las áreas no perturbadas, **iii)** especies que son más abundantes en las parcelas en sucesión que en las áreas no cultivadas, **iv)** especies presentes en las áreas no cultivadas pero que no colonizaron las áreas en sucesión y **v)** especies que solamente están presentes en las áreas en sucesión y están ausentes en las parcelas control.

3.5.4.1. Transecto No. 1

3.5.4.1.1. Bosque

Fueron seleccionadas las 40 especies y grupos taxonómicos que presentaron las más altas abundancias y en ellas se identificaron las siguientes tendencias: i) ocho especies que corresponden al 20% del total de las especies (ej. *Myrcianthes myrsinoides*) disminuyeron su abundancia y no se recuperaron durante la sucesión; ii) cinco especies (12,5%) (ej. *Myrsine dependens*) que no muestran cambios claros entre las áreas en sucesión y las áreas no perturbadas, iii) 10 especies (25%) (ej. *Hesperomeles ferruginea*, *Acaena elongata*) que son más abundantes en las parcelas en sucesión que en las áreas no cultivadas, iv) 6 especies (15%) (ej. *Cynanchum* sp., *Peperomia hartwegiana*) presentes en las áreas no cultivadas pero que no colonizaron las áreas en sucesión y v) 11 especies (27,5%) (*Acaena cylindristachya*, *Espeletia schultzei*) que solamente están presentes en las áreas en sucesión y están ausentes en las parcelas control (Tabla 6).

3.5.4.1.2. Límite

Fueron seleccionadas 31 especies y grupos taxonómicos que presentaron las mayores abundancias y se pudo ver que: i) 11 especies (35,4%) (ej. *Achirocline praemorsus*, *Geranio multiceps*) disminuyeron su abundancia y no se recuperaron durante la sucesión, ii) 4 especies y grupos (12,9%) (ej. hongos liquenizados, *Hypericum laricifolium*) que no mostraron cambios entre las áreas en sucesión y las áreas no perturbadas, iii) 7 especies y grupos (22%) (ej. *Agrostis trichodes*, *Espeletia schultzei*) que fueron más



abundantes en las parcelas en sucesión que en las áreas no cultivadas, iv) 8 especies (25%) (ej. *Peperomia microphylla*, *Vallea stipularis*) presentes en las áreas no cultivadas pero que no colonizaron las áreas en sucesión y v) 2 especies (6,4%) (ej. *Rumex acetosella* y *Calamagrostis effusa*) que solamente estuvieron presentes en las áreas en sucesión y no se encontraron en las parcelas control (Tabla 6).

3.5.4.1.3. Páramo

Fueron seleccionadas las 32 especies y grupos taxonómicos que presentaron las más altas abundancias y se pudo ver que i) 8 especies y grupos (25%) (ej. *Agrostis trichodes*, *Espeletia schultzei*) disminuyeron su abundancia y no se recuperaron durante la sucesión, ii) 4 especies y grupos (12,5%) (ej. Briofitos, *Hypericum caracasenum*) que no muestran cambios entre las áreas en sucesión y las áreas no perturbadas, iii) 2 especies (6,2%) (*Acaena elongata* y *Rumex acetosella*) que son más abundantes en las parcelas en sucesión que en las áreas no cultivadas, iv) 15 especies (46,8%) (ej. *Achirocline praemorsus*, *Myrsine dependens*) presentes en las áreas no cultivadas pero que no colonizaron las áreas en sucesión y v) 3 especies (9,3%) (*Echeveria venezuelensis*, *Oenothera* sp.) que solamente están presentes en las áreas en sucesión y están ausentes en las parcelas control (Tabla 6).

3.5.4.2. Transecto No. 2

3.5.4.2.1. Bosque

Fueron seleccionadas 37 especies y grupos taxonómicos que presentaron las más altas abundancias y se identificaron las siguientes tendencias: i) 11 especies y grupos (29,7%) (ej. *Cynanchum* sp., *Cestrum buxifolium*) disminuyeron su abundancia y no se recuperaron durante la sucesión, ii) 3 especies (8,1%) (*Vaccinium meridionale*, *Elaphoglossum* sp. I) que no muestran cambios entre las áreas en sucesión y las áreas no perturbadas, iii) 13 especies (35,1%) (ej. *Oxalis spiralis*, *Solanum* sp. I) que son más abundantes en las parcelas en sucesión que en las áreas no cultivadas, iv) 2 especies (5,4%) (*Hesperomeles ferruginea* y *Orthrosanthus chimboracensis*) presentes en las áreas no cultivadas pero que no colonizaron las áreas en sucesión y v) 7 especies (18,9%) (ej. *Espeletia schultzei*, *Acaena elongata*) que solamente están presentes en las áreas en sucesión y están ausentes en las parcelas control (Tabla 6).

3.5.4.2.2. Límite

Fueron seleccionadas las 44 especies y grupos taxonómicos que presentaron las más altas abundancias se pudo evidenciar que: i) 8 especies y grupos (18,1%) (ej. *Peperomia microphylla*, *Bidens triplinervia* var. *macrantha*) disminuyeron su abundancia y no se recuperaron durante la sucesión, ii) ninguna especie mantuvo la abundancia después del disturbio, iii) 14 especies (31,8%) (ej. *Cynanchum* sp., *Dryopteris* sp) que son más abundantes en las parcelas en sucesión que en las áreas no cultivadas, iv) 5 especies y grupos (11,3%) (ej. hongos liquenizados, *Geranio multiceps*) presentes en las áreas no cultivadas pero que no colonizaron las áreas en sucesión y v) 17 especies (38,6%) (ej. *Agrostis trichodes*, *Espeletia schultzei*) que solamente están presentes en las áreas en sucesión y están ausentes en las parcelas control (Tabla 6).



3.5.4.2.3. Límite a mayor altitud

Fueron seleccionadas las 35 especies y grupos taxonómicos que presentaron las más altas abundancias se pudo observar que: i) 19 especies y grupos (54,2%) (ej. *Lasiocephalus longipenicillatus*, *Myrsine dependens*) disminuyeron su abundancia y no se recuperaron durante la sucesión, ii) 4 especies (11,4%) (ej. *Eryngium humile*, *Achirocline praemorsus*) que no muestran cambios entre las áreas en sucesión y las áreas no perturbadas, iii) 5 especies (14,2%)(ej. *Hesperomeles ferruginea*, *Acaena elongata*) que son más abundantes en las parcelas en sucesión que en las áreas no cultivadas, iv) 2 especies (5,7%)(*Arcytophyllum nitidum* y *Nertera granadensis*) presentes en las áreas no cultivadas pero que no colonizaron las áreas en sucesión y v) 5 especies (14,2%)(ej. *Bidens triplinervia* var. *macrantha*, *Baccharis tricuneata*) que solamente están presentes en las áreas en sucesión y están ausentes en las parcelas control (Tabla 6).

3.5.4.2.4. Páramo

Fueron seleccionadas las 34 especies y grupos taxonómicos que presentaron las más altas abundancias y se pudo ver que: i) 5 especies y grupos que equivalen al 14,7% (ej. *Hypericum caracasenum*, *Elaphoglossum* sp I) disminuyeron su abundancia y no se recuperaron durante la sucesión, ii) 8 especies y grupos (23,5%) (ej. *Hesperomeles ferruginea*, *Espeletia schultzei*) que no muestran cambios entre las áreas en sucesión y las áreas no perturbadas, iii) 16 especies (47,0%)(ej. *Eryngium humile*, *Pernettya prostrata*) que son más abundantes en las parcelas en sucesión que en las áreas no cultivadas, iv) 2 especies (5,8%)(*Lasiocephalus longipenicillatus* y *Stevia elatior*) presentes en las áreas no cultivadas pero que no colonizaron las áreas en sucesión y v) 3 especies (8,8%) (*Baccharis tricuneata*, *Rumex acetosella* y *Aegopogon bryophyllus*) que solamente están presentes en las áreas en sucesión y están ausentes en las parcelas control (Tabla 6).

Podemos decir que tras aproximadamente 50 años de sucesión en la zona de transición, las dos categorías que representan más claramente el proceso de transformación en la composición de especies es el porcentaje de desaparición de especies en las áreas en descanso y las especies que colonizan estos espacios estando ausentes en las áreas control. Así, los ecosistemas que presentaron mayor pérdida de especies en el transecto No. 1 fueron el páramo con 46,8% y el límite con 25,8% de las especies. En el transecto No. 2 fueron el límite con 31,8% y el bosque con 35,1%. Igualmente, donde se presentó la mayor cantidad de nuevos ingresos fueron el Bosque del transecto No. 1 con 27%, el bosque del transecto No 2 con 18,9%, el límite 38,6% y el límite superior 14,2%. Tanto el límite del transecto No. 1 como los páramos de los dos transectos fueron los porcentajes más bajos en nuevos ingresos (Tabla 6).

Al sumar estas las categorías que representan la transformación del ecosistema podemos inferir que los ecosistemas que presentaron mayor transformación fueron el límite y el bosque del transecto No. 2, con 70,4% y 54,0% respectivamente, mientras que en el transecto No 1 fueron el bosque con 54,0% y el páramo con 56,1%. Los porcentajes más bajos de transformación los presentaron el límite de mayor altitud y el páramo del transecto No. 2 con 19,9% y 14,7% respectivamente (Tabla 6). El límite del transecto No 1 presentó un valor intermedio con 32,2%. Los ecosistemas que presentaron mayor grado de transformación en la composición de las especies fueron los ecosistemas ubicados a menor altura y aunque en el páramo del transecto No 1 los valores de pérdida de especies sobrepasó el 50%, el porcentaje de nuevos ingresos se mantuvo acorde con el páramo del transecto No. 2 (Tabla 6).



		Transecto 1			Transecto 2			
	Tendencia de las especies	Bosque (40)	Límite (31)	Páramo (32)	Bosque (37)	Límite (44)	Límite alto (35)	Páramo (34)
Mantenimiento del ecosistema original	Disminución y no recuperación de abundancias en la sucesión (% de especies)	20,0	35,4	25,0	29,0	18,0	54,2	14,7
	Sin cambios de abundancia entre unidades cultivadas y no cultivadas (% de especies)	12,5	12,9	12,5	8,1	0	11,4	23,5
	Mayor abundancia en unidades cultivadas (% de especies)	25,0	22,5	6,2	5,4	11,3	14,2	47,0
	% total de especies que están presentes en ambas	58,0	67,8	43,9	45,0	29,5	80,0	85,3
Transformación del ecosistema	Presentes únicamente en unidades no cultivadas (% de especies)	15,0	25,8	46,8	35,1	31,8	5,7	5,8
	Presentes solamente en unidades en sucesión (% de especies)	27,0	6,4	9,3	18,9	38,6	14,2	8,8
	% total de especies que no están presentes en algunas de las dos situaciones	42,0	32,2	56,1	54,0	70,4	19,9	14,7

Tabla 6. Comportamiento de las especies en la sucesión. Porcentajes de especies con respecto al número de especies que presentaron mayor abundancia en las unidades no cultivadas. En paréntesis se indica el número de especies que presentaron mayores abundancias y que fueron evaluadas en cada uno de los ecosistemas. T: Transecto

Por otra parte, pudimos apreciar que algunas especies presentaron un comportamiento similar en los dos transectos. *Acaena elongata*, *Espeletia schultzei*, *Stevia lucida* y *Agrostis trichodes* se presentaron como especies colonizadoras en los ecosistemas de bosque y límite forestal de los dos transectos. *Calamagrostis effusa* y *Rumex acetosella* como colonizadores en el límite forestal de los dos transectos; *Polypodium* I, *Oenothera* sp. y *Nasella linearifolia* se presentaron como colonizadoras en el bosque del transecto No. 1 y en el límite del transecto No. 2. Por otra parte, en el páramo, *Oenothera* sp., *Acaena elongata*, y *Echeveria venezuelensis* se vieron favorecidas con el disturbio y aumentaron la abundancia y *Rumex acetosella* se presentó como nuevo registro para el páramo del transecto No. 2 y aumentó su abundancia en el transecto No. 1.

Se pudo constatar que *E. schultzei*, *A. elongata*, *S. lucida*, *C. effusa*, *Polypodium* sp. I, *Oenothera* sp y *A. trichodes* no estuvieron presentes en las unidades no cultivadas del bosque, pero si están presentes en las unidades no cultivadas del páramo en nuestra zona de estudio, sugiriendo que son propias de estos ecosistemas.



3.6. ORDENAMIENTO DE LAS UNIDADES MUESTRALES

El ordenamiento de las unidades muestrales se realizó a través de un Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) que posibilitó la definición de tendencias en el agrupamiento de las áreas de muestreo en función de la estructura de la vegetación. El análisis fue elaborado a partir de las coberturas de las especies para cada una de las unidades muestrales. Se realizó el análisis para cada transecto de manera individual (Gráficos 15 y 16) y un ordenamiento en el que las unidades de los dos transectos fueron incluidas (Gráfico 17).

El ordenamiento permitió separar por grupos las unidades muestrales en función de las dos variables principales estudiadas: altitud (posición en el límite) y uso agrícola. En la Tabla 7 se presentan los autovalores resultantes (valores de absorción de la varianza de los 4 primeros ejes de ordenamiento). Sobre el primer eje, que absorbe el mayor porcentaje de varianza explicada, se observa una separación clara entre las unidades de muestreo del bosque, límite y páramo (Gráfico 17). En los dos transectos se puede ver que la tendencia en el ordenamiento es similar, aunque llama la atención el hecho de que en el transecto 2, las unidades del límite de menor altura que no fueron cultivados son los que más se diferencian de los páramos (ocupando extremos opuestos sobre el 1er eje) mientras que en el transecto 1 son los bosques (como cabría esperarse) lo que muestran diferencias más claras en la estructura de la vegetación respecto a los páramos (Gráfico 17).

Por otra parte, se puede ver que las unidades en sucesión están segregadas de las unidades control y que en general los bosques y los límites en sucesión tienden a desplazarse hacia la posición que ocupan los páramos en el ordenamiento (Gráfico 17). Esto coincide con lo observado al analizar los diagramas de rangos de abundancia en los que fueron comparadas las unidades en sucesión con las no cultivadas en los ecosistemas de límite forestal y el bosque (ver Gráficos 8, 9, 10, 11). Llama la atención que en el ordenamiento, el desplazamiento hacia el páramo es más marcado en los límites que en los bosques en el transecto 2, mientras que en el transecto 1 es más marcado el cambio en la estructura de la vegetación en los bosques (Gráfico 17). También se puede observar que las unidades de páramo intervenidas en los dos transectos no se encuentran tan claramente separadas de las unidades control.

Esto sugiere que después de la intervención agrícola, si bien en los páramos disminuye la riqueza y cambia la abundancia de algunas especies, no existe un proceso de reemplazo de la vegetación por especies de menor altitud provenientes del límite o del bosque. Así, los cambios en la estructura de la vegetación producto de la intervención son menos drásticos en los páramos que en el límite y los bosques.

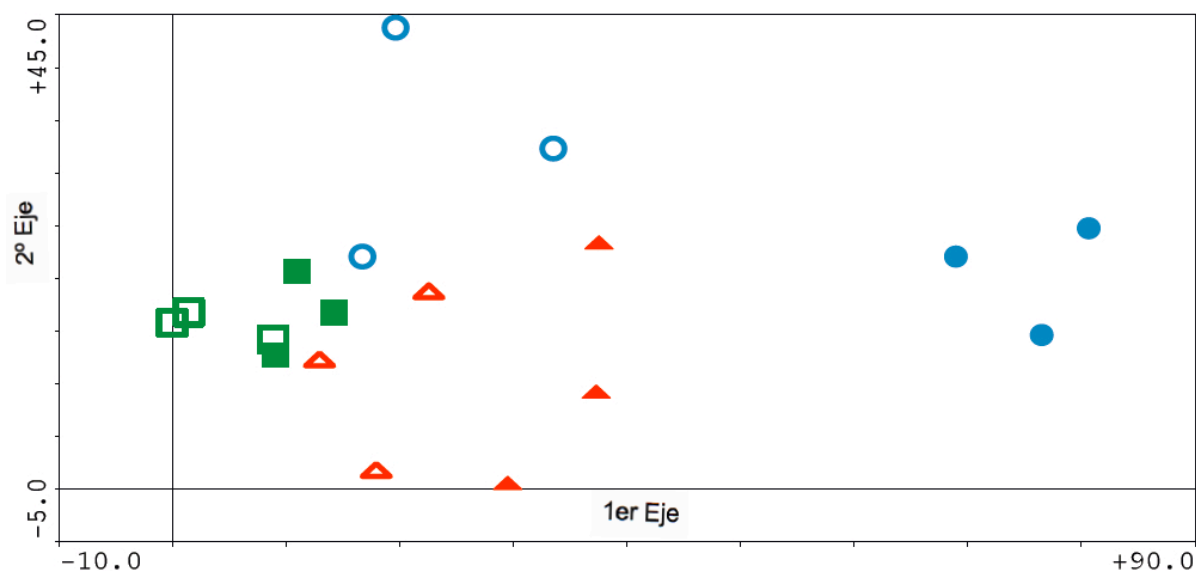


Gráfico 15. Diagrama de ordenamiento ACL de las unidades muestrales en cada una de las altitudes estudiadas y en áreas en sucesión y no cultivadas de la zona de transición páramo-bosque. Se presentan el primer y segundo eje de ordenación. Transecto No. 1. Páramo no cultivado ■, Páramo en sucesión □, Límite no cultivado ▲, Límite en sucesión △, Bosque no cultivado ●, Bosque en sucesión ○.

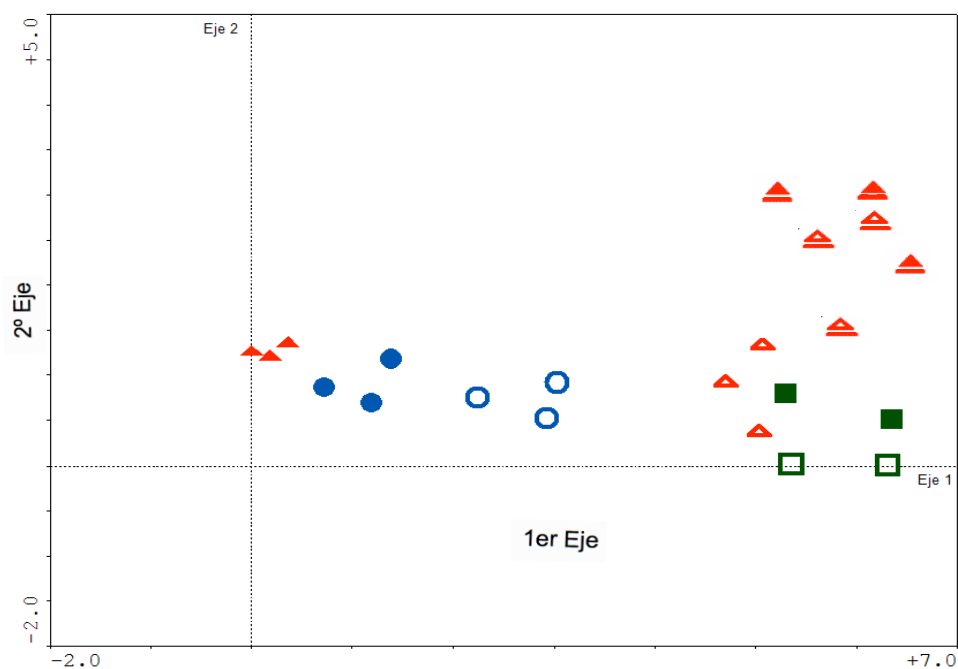


Gráfico 16. Diagrama de ordenamiento ACL de las unidades muestrales en cada una de las altitudes estudiadas y en áreas en sucesión y no cultivadas de la zona de transición páramo-bosque. Se presentan el primer y segundo eje de ordenación. Transecto No.2. Páramo no cultivado ■, Páramo en sucesión □, Límite no cultivado ▲, Límite en sucesión △, Límite de mayor altura no cultivado ▲, Límite de mayor altura en sucesión △, Bosque no cultivado ●, Bosque en sucesión ○.



El ordenamiento unificado de los dos transectos permite ver que a lo largo del primer eje de ordenamiento se mantiene la segregación de las unidades de páramo, límite forestal y bosque.

Ordenamiento	Absorción de varianza por eje (autovalor)			
	1er Eje	2º Eje	3er Eje	4º Eje
Transecto 1	0.545	0.146	0.072	0.031
Transecto 2	0.605	0.165	0.083	0.042
Transectos 1 y 2	0.537	0.245	0.112	0.074

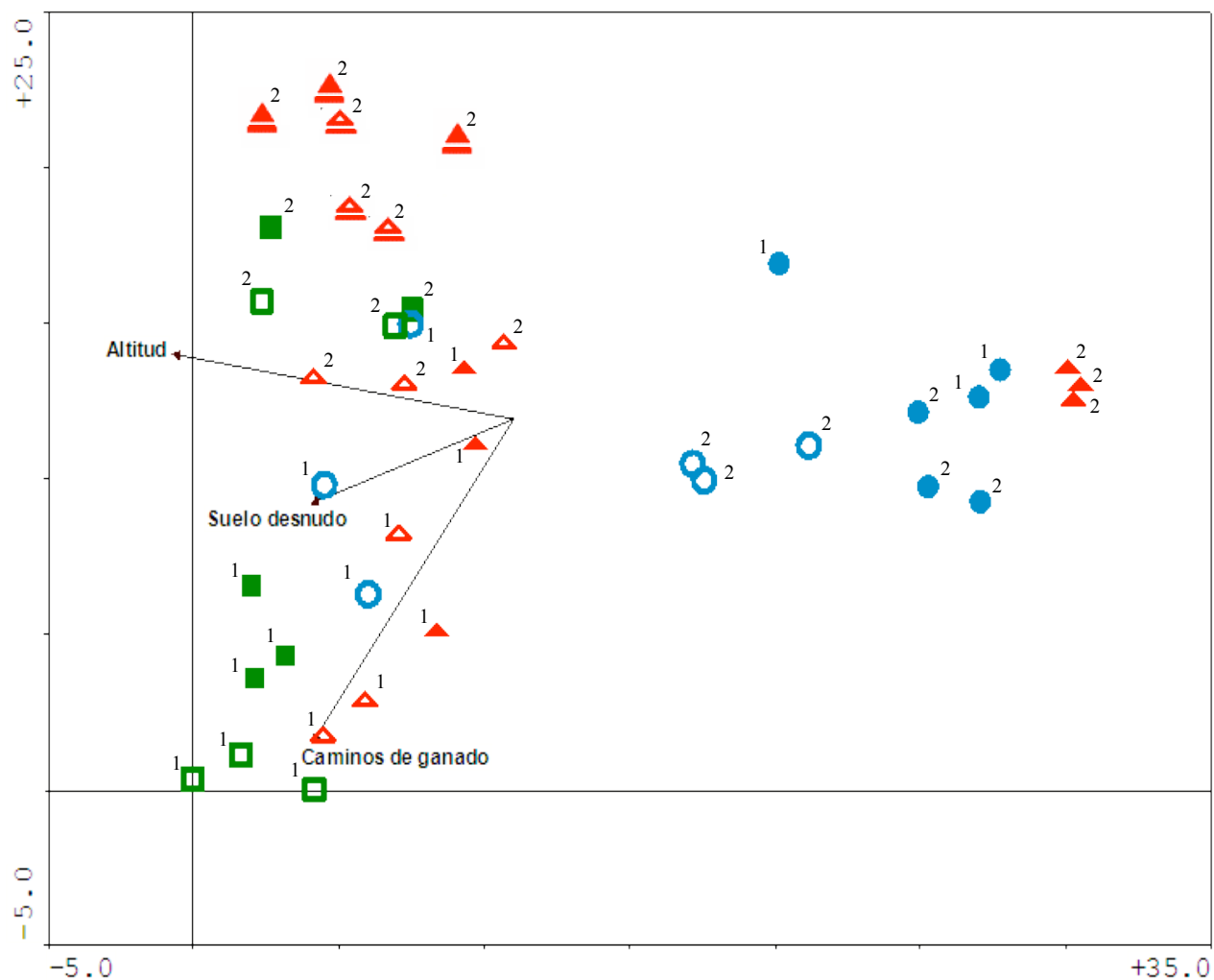
Tabla 7. Porcentaje de absorción de la varianza de los primeros cuatro ejes de los ordenamientos a través del análisis ACL de las unidades intervenidas y no intervenidas de la zona de transición.

Las tendencias de agrupamiento en los ordenamientos de las unidades intervenidas de bosque permite ver que si bien la tendencia está fuertemente influenciada por la colonización de las especies del páramo, los sistemas resultantes de la transformación no son estrictamente páramos sino una mezcla de sistemas forestales y no forestales (Gráfico 17).

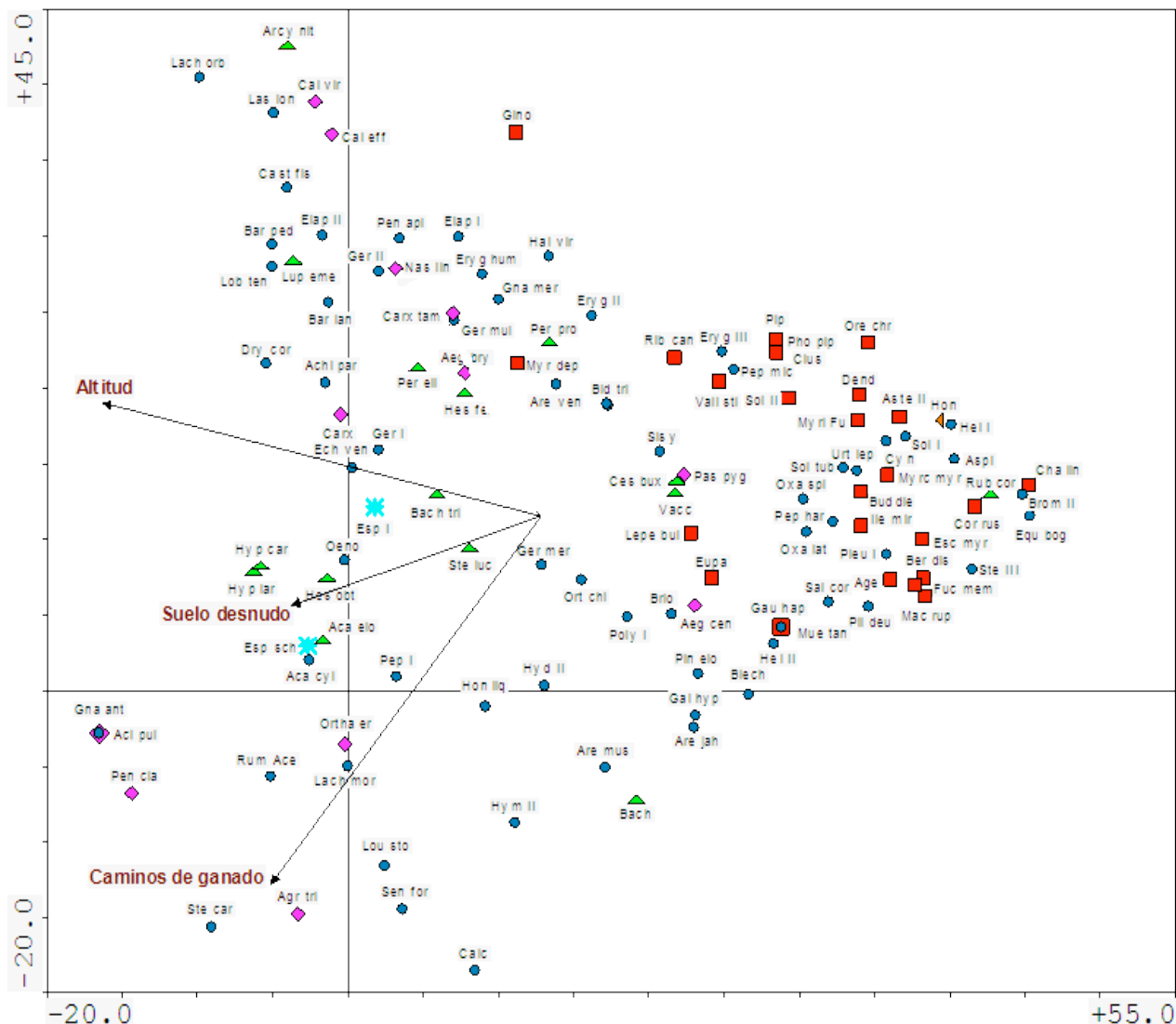
Existe un efecto significativo de la altitud sobre la transformación del ecosistema de bosque. Es posible ver que las unidades no cultivadas del bosque se agruparon hacia el extremo derecho del diagrama, mientras que las unidades de bosque que fueron cultivadas tomaron diferentes posiciones en el ordenamiento (Gráfico 17). Así, basados en el análisis altitudinal de las unidades de bosque, se concluye que la transformación de los bosques hacia sistemas abiertos similares al páramo es más evidente cuando la intervención agrícola se hace a mayor altitud.

El ordenamiento de todas las especies de plantas (para los dos transectos analizados de forma conjunta) posibilitó la definición de tendencias en el agrupamiento en función de sus abundancias y la interpretación más clara de la ordenación de las unidades muestrales. Es posible evidenciar que el ordenamiento de las especies tiene una correspondencia con la clasificación por formas de vida. Así, los árboles se encuentran agrupados en el extremo derecho del ordenamiento en donde se ubican las unidades de bosque (Gráfico 18).

En el centro del primer eje de ordenamiento se puede ver que los arbustos se agrupan en donde se ubican el límite forestal y las unidades de bosque cultivadas, confirmando lo observado en los diagramas de distribución de las abundancias de las formas de vida en donde se evidencia que esta forma de vida se encuentra asociada con las unidades en sucesión (ver Gráficos 8, 9, 10, 11).



48



Por otra parte se ve que las rosetas caulescentes se agrupan al extremo izquierdo en donde se ubican las unidades de páramo y las unidades en sucesión del límite forestal y el bosque. Igualmente se ve como las especies graminoides se encuentran estrechamente asociadas a las unidades de sistemas abiertos (páramo y límite forestal) y a las unidades que fueron cultivadas (Gráfico 18).



La alta variabilidad de estrategias adaptativas incluida en las especies herbáceas (cuando no se hace una separación más fina) les permiten estar presentes a todo lo largo del gradiente altitudinal y adaptarse a las condiciones de cambio que genera el disturbio agrícola. Finalmente se puede evidenciar que especies como *Acaena elongata*, *Rumex acetosella*, *Stevia lucida*, *Baccharis tricuneata* y *Espeletia schultzei*, reportadas como especies sucesionales (de diferentes etapas serales) se ubican a lo largo del primer eje de ordenación y se asocian con las parcelas de páramo y las parcelas en sucesión de los sistemas boscosos (Gráfico 18).

3.6.1. Correlaciones entre las variables ambientales y los ejes de ordenamiento

Los resultados de las correlaciones entre los factores ambientales (altitud, caminos de ganado y porcentaje de suelo desnudo) con los ejes de ordenamiento, permitieron analizar algunos de los factores que pudieran subyacer a los ejes de ordenamiento. Así, el primer eje se encuentra asociado con la altitud (Coef.correl.Pearson -0,6866; $p < 0,0001$), sugiriendo que este factor ambiental es el principal modelador y condicionante para el ordenamiento y distribución de las especies de plantas en el sector (Tabla 8). El primer eje y en menor medida el segundo, se encuentran asociados con un posible indicador de la presión de pastoreo en el pasado, reflejado a través del caminos de ganado (Coef.correl.Pearson 0,3038; $p = 0,056$) (Tabla 8). El porcentaje de suelo desnudo también está significativamente correlacionado con el primer eje de ordenación. El tercer eje no se encuentra asociado directamente con ninguno de los factores estudiados (Tabla 8).

Por otra parte hay una correlación positiva entre la altitud y el número de caminos de ganado (Coef.correl.Pearson 0,3661; $p = 0,020$), sugiriendo que a medida que aumenta la altitud existe mayor presencia o permanencia de los caminos de ganado (Tabla 9). Igualmente existe una correlación positiva significativa entre la altitud y el porcentaje de suelo desnudo (Coef.correl.Pearson 0,3426; $p = 0,030$) (Tabla 9).. La relación menos clara entre el número de caminos de ganado (Tabla 10) y el porcentaje de suelo desnudo sugiere, que si bien, los caminos de ganado implican suelo desprovisto de vegetación, la cobertura de suelo desnudo no responde únicamente al efecto del pastoreo (Tabla 9).

DCA (autovalores) por eje de ordenamiento	ALTITUD		CAMINOS DE GANADO		SUELO DESNUDO	
	Coeficiente de correlación	Significancia ($\alpha = 0,01$)	Coeficiente de correlación	Significancia ($\alpha = 0,05$)	Coeficiente de correlación	Significancia ($\alpha = 0,01$)
1er eje	-0,6866	<0,0001***	-0,4981	0,0011**	-0,4573	0,0030**
2° eje	0,0382	NS	-0,3038	0,0567***	-0,2274	NS
3er eje	-0,0078	NS	0,0765	NS	0,1123	NS
4° eje	-0,2845	0,0751*	0,3285	0,0385**	0,2891	0,0704***

Tabla 8. Correlación entre las variables ambientales (altitud, caminos de ganado y porcentaje de suelo desnudo) con los autovalores de los primeros cuatro ejes de ordenamiento. Se presentan los valores del coeficiente de correlación de Pearson y de significancia estadística en cada caso. ***Valor altamente significativo ($\alpha < 0,01$), **Valor estadísticamente significativo ($\alpha = 0,05$), *Valor significativo ($\alpha = 0,1$).



VARIABLE	CAMINOS DE GANADO		% SUELO DESNUDO	
	Coefficiente de correlación	Significancia estadística	Coefficiente de correlación	Significancia estadística
ALTITUD	0,3661	0,020**	0,3426	0,030*
C. DE GANADO	--	--	0,3007	0,059**

Tabla 9. Correlación entre las variables ambientales (altitud, caminos de ganado y porcentaje de suelo desnudo). Se presentan los valores de probabilidad en cada caso. **Valor altamente significativo ($\alpha = 0,05$), *Valor estadísticamente significativo ($\alpha = 0,1$).

Unidades de muestreo		Caminos de ganado (No. de caminos)
Transecto 1	Bosque No Cultivado	0
	Bosque Cultivado	6 $\pm$ 1,53
	Límite No Cultivado	0
	Límite Cultivado	3 $\pm$ 1
	Páramo No Cultivado	0
	Páramo Cultivado	7 $\pm$ 2,31
Transecto 2	Bosque No Cultivado	0
	Bosque Cultivado	0
	Límite No Cultivado	0
	Límite Cultivado	3 $\pm$ 1,53
	Límite Alto No Cultivado	0
	Límite Alto Cultivado	3 $\pm$ 2
	Páramo No Cultivado	1 $\pm$ 0,71
	Páramo Cultivado	5 $\pm$ 0,71

Tabla 10. Número de caminos de ganado en la unidades de muestreo de los dos transectos.



Capítulo IV

Discusión

En este capítulo discutimos algunos patrones sucesionales de la vegetación en la zona de transición entre el bosque y el páramo, basados en diferentes aspectos de la estructura y dinámica de la vegetación. En la primera sección discutimos acerca de la riqueza de especies vegetales a lo largo del gradiente altitudinal y su variación tras cinco décadas de sucesión. En la segunda sección discutimos tendencias generales del comportamiento del componente leñoso a lo largo del gradiente y de la regeneración de los árboles como elemento dinamizador del límite forestal montano. Luego, en las secciones tres y cuatro discutimos los patrones sucesionales de las formas de vida y de las abundancias relativas de las especies y sus implicaciones para interpretar los cambios en la estructura de la vegetación. En la quinta sección realizamos una síntesis de los patrones de cambio en la abundancia de las especies a partir del análisis de ordenación y relacionamos estos cambios con el efecto de la intervención y remoción de la cobertura, la altitud y la presión de pastoreo, inferida a partir de la densidad de caminos de ganado. Por último, discutimos a partir de nuestros resultados, algunos de los posibles mecanismos que pudieran estar mediando en la dinámica sucesional de la vegetación y las implicaciones de estos procesos para interpretar la dinámica del límite forestal bajo escenarios de cambio ambiental.



4.1. PATRONES DE RIQUEZA DE LAS ESPECIES DE PLANTAS EN LA ZONA DE TRANSICIÓN

4.1.1. Cambios de riqueza en el gradiente altitudinal

El gradiente ambiental más evidente en la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo es el térmico-altitudinal, que implica una disminución de la temperatura media anual de 0,6 °C por cada 100 metros de elevación (Autio 2006; Gentry 1995; Sarmiento 1986). Estos cambios en la temperatura están asociados con cambios en la diversidad en cortas distancias (Andrade 1993). Nuestros datos muestran que la riqueza de especies de plantas en el transecto No. 1 disminuye a medida que aumenta la altura, mostrando los valores más altos en el bosque y el límite. Por el contrario, en el transecto No 2, los valores de riqueza son ligeramente más altos en el páramo que en el bosque. Esto sugiere que la heterogeneidad espacial en las zonas de transición puede generar cambios importantes en los patrones de distribución de la vegetación, por lo que es difícil hacer generalizaciones sobre estos patrones de la vegetación a partir de estudios en una sola localidad.

Algunos estudios han demostrado que en Los Andes la mayor diversidad de especies de plantas se encuentra en los piedemontes y se hace menor en los páramos (Gentry 1995, Andrade, 1993). Estos patrones de disminución en la riqueza de especies de plantas con el incremento altitudinal han sido reportados en algunos estudios en zonas de transición entre el bosque y el páramo en las montañas de Venezuela (Yañez 1998; Tirado 1997), Colombia (ej. Kok et al. 1995; Andrade 1993) y en diferentes montañas de Los Andes del norte (Gentry 1995). En otros estudios en los Andes venezolanos, aunque solamente se estudió el gradiente desde el bosque hasta la zona de contacto con el páramo, también se observó una disminución significativa en la riqueza de especies de plantas con el incremento altitudinal (Berg y Suchi 2001; Schneider et al. 2003). Sin embargo, no siempre los bosques altoandinos tienen mayor diversidad de especies que los páramos. Un ejemplo de esta excepción ocurre en los robledales que tienen lugar en la franja altitudinal del bosque paramero en la Cordillera Oriental Colombiana. Estos bosques son dominados por pocas especies de los géneros *Quercus* o *Trigonobalanus* y presentan menor diversidad en el componente leñoso que otros bosques y arbustales ubicados incluso a altitudes mayores (Andrade 1993).

Una de las fuentes de variabilidad en los patrones de riqueza entre los dos transectos estudiados por nosotros pudiera ser el cambio en los patrones de riqueza de especies de los componentes leñosos y arbustivo-herbáceo. En un estudio realizado en la zona de transición entre el bosque y el páramo, en la vertiente inter-andina de la Sierra Nevada, se encontró una disminución altitudinal en la riqueza de especies en el estrato arbóreo emergente, mientras que el estrato herbáceo-arbustivo mostró un aumento de riqueza con la altitud (Ramírez 2008). Así, la riqueza total de plantas pudiera ser el resultado neto de los cambios contrapuestos en las tendencias de cambio de la riqueza de estos dos estratos. Si analizamos los datos del transecto 2 partiendo de estas consideraciones, observamos que de hecho, la riqueza del componente leñoso disminuye con la altitud, pero se da un aumento muy marcado de la riqueza del estrato herbáceo-arbustivo que contrarresta esta tendencia.

Además del cambio en la riqueza de especies vegetales a lo largo del gradiente se presentó un cambio en la identidad de las mismas y obviamente, esto contribuye a un aumento en la diversidad regional (Andrade 1993, Teoborgh 1977, Hopkins y Graham 1983). No solamente existe la relación estructura de las



comunidades bióticas - gradiente altitudinal (Andrade 1993), sino que a lo largo del mismo se presentan reemplazos casi completos en la composición de especies entre los pisos montano y altoandino (Gentry 1995).

4.1.2. Patrones sucesionales de la riqueza de especies de plantas en la zona de transición bosque-páramo

Nuestros resultados muestran que la riqueza de especies fue menor en las áreas en sucesión (aunque, sobre todo en el transecto 2, se presentaron unidades cultivadas con mayores valores de riqueza que las unidades control). Esta disminución en la riqueza en función de la intervención, solo presentó diferencias significativas en el transecto No 1. De nuevo, esta importante diferencia entre los transectos nos hace suponer que hay una alta heterogeneidad ambiental que está influenciando los patrones de respuesta de la vegetación en la zona de transición, dificultando el establecer generalizaciones. Así, mientras que en el transecto 1 no se observa una recuperación de la riqueza de especies luego de 50 años de sucesión, en el transecto 2 esta recuperación parece ser más completa (sin que esto implique que la identidad de las especies sea la misma entre las áreas en sucesión y las control).

Por otra parte, pudiera ser que el transecto No. 1 haya sido objeto de mayor presión de pastoreo (la densidad de caminos de ganado fue mayor en las unidades en sucesión en el transecto 1) lo cual pudiera haber influido en la disminución en la riqueza de especies en el transecto No. 1 en las parcelas en sucesión. Kok y colaboradores (1995) también reportaron una disminución en la riqueza de especies vegetales como producto del pastoreo intenso en una sucesión a largo plazo en bosques altoandinos de la Cordillera Central colombiana.

4.2. DISTRIBUCIÓN Y REGENERACIÓN DE LOS ÁRBOLES EN EL LÍMITE FORESTAL TROPICAL

En esta sección discutimos los cambios en las densidades de las especies de árboles adultos y juveniles a lo largo de la zona de transición bosque-páramo, comparando las densidades en las unidades control con las unidades en sucesión. Esto nos permitió analizar algunas de las características de la regeneración en la zona de transición e inferir algunos de los mecanismos que pudieran determinar la dinámica del límite.

4.2.1. Patrones de distribución de las especies leñosas adultas

Pudimos observar que existe un cambio en la composición y porte de algunas especies y una disminución en la densidad de los árboles y arbustos en unidades que no han sido cultivadas a lo largo del gradiente altitudinal. Varios estudios previos han reportado una disminución importante en la riqueza y diversidad de los árboles en la zona de transición bosque-páramo (Gentry 1995; Andrade 1999; Tirado 1997; Ramírez 2008; Cortes 2005; Schneider et al. 2003; Berg y Suchi 2003; Wille et al. 2002; Yañez 1998) y en el porte de los árboles a medida que se asciende en el gradiente altitudinal (Arzac 2007; Bader et al. 2007b). Asimismo, se han reportado cambios altitudinales en la composición y abundancia de especies leñosas tanto en los bosques como en los páramos (Ramírez 2008; Wille et al. 2002). Pocos estudios disponibles han analizado el cambio en la densidad de especies leñosas en el límite del bosque tropical. Ramírez (2008), en la vertiente Norte de la Sierra Nevada, reporta una correlación significativa entre la altitud y la densidad de leñosas. Sin embargo, al analizar por separado las parcelas en bosques y en zonas



de páramo abierto, no se encontró diferencias significativas, indicando que el efecto se debía principalmente a la disminución de la cobertura boscosa (Ramírez 2008).

Como se pudo observar a través del análisis de la abundancia de las formas de vida en las unidades cultivadas a lo largo del gradiente altitudinal, no hubo una recuperación sucesional de la abundancia de los árboles (Gráficos 4 y 6). A la misma conclusión llegamos con el análisis de la densidad de especies leñosas en las unidades cultivadas, observando una densidad menor en las unidades cultivadas con respecto a las control (aún cuando este patrón fue menos evidente en el transecto 2). Esto sugiere, que después de 50 años de sucesión no se está dando la recuperación de la estructura del componente leñoso ni del bosque paramero. También sugiere, que la eliminación de la cobertura vegetal en los páramos producto del cultivo y posterior abandono del área cultivada, no estimula la colonización de árboles en comparación con las áreas no cultivadas.

4.2.2. Patrones de distribución y establecimiento de juveniles de las especies leñosas

Se pudieron identificar diferentes patrones que permiten entender mejor la dinámica de la regeneración y la colonización de especies leñosas en la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo. La mayor densidad de juveniles de especies leñosas en las unidades no cultivadas se presentó en el límite de los dos transectos, seguido por el bosque en el transecto No. 1 y por el páramo en el transecto No. 2. Este comportamiento sugiere que en el límite forestal bajo condiciones naturales (no cultivado) se presenta el principal foco de regeneración de las especies leñosas y que es en esta franja en que se pudiera estar generando un mayor potencial para el proceso de ascenso altitudinal natural de estas especies, como el que se esperaría en escenarios de ascenso de la temperatura producto del cambio climático global (Goldman y Wasson 2008).

No se observaron diferencias claras en la densidad de juveniles de especies leñosas entre los páramos en sucesión y las áreas control. De nuevo, esto sugiere que la apertura de claros no está promoviendo la colonización de especies leñosas en los páramos, contradiciendo lo planteado en nuestra segunda hipótesis.

La baja densidad de juveniles de especies leñosas en los páramos pudiera estar relacionada con varios factores: **a)** limitaciones en el proceso de dispersión de semillas desde los bosques a menor altitud (Prach y Řehouňková 2006; Dale et al. 2005; Verhagen et al. 2001; Körner 1998; Ursic et al. 1997); **b)** limitaciones climáticas para el establecimiento de plántulas de leñosas en las condiciones del páramo (Bader et al. 2007c) y **c)** baja capacidad de los juveniles de las leñosas para soportar la presión de pastoreo (Vargas 2002).

4.3. PATRONES SUCESIONALES DE LAS FORMAS DE VIDA EN LA ZONA DE TRANSICIÓN

En esta sección discutimos algunos de los cambios más sobresalientes ocurridos en la estructura de abundancias de las formas de vida de las comunidades de la zona de transición, que permiten identificar patrones sucesionales en la recuperación de los ecosistemas de alta montaña y la dinámica del límite forestal.



4.3.1. Cambios en las formas de vida en el bosque paramero

El bosque paramero fue el ecosistema que presentó mayor cambio en cuanto a la composición y estructura (estratificación) al comparar las unidades control y las unidades en sucesión, aumentando en las unidades en sucesión su similitud estructural con los páramos. Esto se tradujo en una tendencia a la homogeneización de las abundancias de las formas de vida a lo largo del gradiente altitudinal (entre los bosques, el límite y el páramo) al comparar las unidades intervenidas y las control (Gráficos 4, 5, 6 y 7).

Se observó que en las unidades en sucesión se presentó un incremento importante en la abundancia y diversidad de arbustos. Estos incrementos en la abundancia de los arbustos también fueron reportados por Kok y colaboradores (1995) en un estudio sucesional en el límite forestal en un gradiente entre los 3400 y 3800 msnm en la Cordillera Central colombiana y en otro estudio realizado por Berg y Suchi (2001) en el Valle de los Calderones en la Sierra Nevada de Mérida, en donde se presentó una comunidad dominada por arbustos en reemplazo de la vegetación arbórea dominada por *Podocarpus oleifolius*, posiblemente como producto de la intervención humana.

Otras formas de vida que incrementaron su abundancia en las zonas en sucesión fueron las rosetas caulescentes, las rosetas acaules, las gramíneas en macolla y las hierbas suculentas. Estas formas de vida no estuvieron presentes en las unidades de bosque que no fueron cultivadas. Kok y colaboradores (1995) reportan una tendencia similar en donde aparecen especies herbáceas invasoras en parcelas sucesionales que no se encontraron en las parcelas control.

La eliminación completa de la cobertura vegetal del bosque (ej. por agricultura) y presión de pastoreo, conduce a la eliminación casi por completo de las formas de vida arbórea, trepadoras, orquídeas, helechos y hongos liquenizados. Estos patrones de cambio en estas formas de vida también fueron encontrados en Colombia en el estudio de Kok y colaboradores (1995) en donde también estas formas de vida han sido relacionadas con bosques maduros.

Aunque nuestros datos concuerdan con que hay una marcada disminución de árboles, trepadoras y orquídeas, observamos que también se ven severamente afectadas las parásitas, epífitas y hemiepífitas. La explicación a este fenómeno puede estar relacionado con que por ejemplo, en el caso de las trepadoras y algunas hemiparásitas aunque desarrollen sus raíces en el suelo, utilizan como soporte a los árboles y arbustos para su crecimiento (Holbrook y Putz 1996), que les otorgan la posibilidad de soporte para escapar de la sombra, subordinándolas y haciéndolas dependientes de las formas de vida leñosas. Estas formas son normalmente demandantes de luz, sin embargo, su desarrollo primario sucede en condiciones de sombra (Lüttge 2008). Estas respuestas al disturbio sugiere que estas formas de vida son un grupo de alta sensibilidad y sin posibilidad de regeneración por medios propios y que son un grupo subordinado que requiere de un facilitador que puede ser un árbol y/o un arbusto denso para su establecimiento y desarrollo. Esto no necesariamente implica que con la recuperación de los árboles y los arbustos estas formas de vida recuperen su diversidad y abundancia (Kok et al. 1995), tal como ocurrió en las unidades en sucesión del bosque, en donde se presentó alta abundancia de arbustos pero aún así no se presentó la recuperación de las formas de vida subordinadas a estas formas leñosas.

En el caso de los helechos y los hongos liquenizados se pudo observar un cambio en el hábito (ej. helechos epífitos por terrestres), contrario a la desaparición completa reportada por Kok y colaboradores (1995).



La dependencia de ciertas formas de vida a la presencia de un dosel cerrado se encuentra estrechamente relacionada con la abundancia y presencia de los árboles como sustento de hospedaje y facilitación en la consecución de recursos. Es bien conocido que la eliminación de la vegetación altera las condiciones en el bosque y esos cambios han sido utilizados para explicar la ocurrencia de epífitos y formas asociadas (Barthlott et al. 2001, Wolf 2005).

4.3.2. Cambios en las formas de vida en el páramo

Se dispone de pocos estudios que analicen los cambios en las abundancias de las formas de vida en etapas serales avanzadas en los páramos. En el caso de Venezuela, Sarmiento y colaboradores (2003) analizaron estos patrones sucesionales de cambio en las formas de vida solo durante los primeros 12 años de sucesión secundaria en el páramo de Gavidia.

Después de 50 años de abandono de la actividad agrícola y posterior pastoreo sostenido, nuestros resultados mostraron que la composición y la abundancia de las formas de vida en el páramo presentaron patrones claros de repuesta. Comparando las unidades control con las áreas en sucesión se presentó una disminución producto del disturbio en las abundancias de las gramíneas en macolla, las rosetas acaules y contrariamente a lo ocurrido en el bosque paramero, de los arbustos.

Resulta interesante resaltar que Sarmiento y colaboradores (2003) en el estudio sucesional a mediano plazo en el páramo de Gavidia, encontraron que después de 12 años de sucesión secundaria seguido de un disturbio agrícola, los arbustos junto con las rosetas caulescentes incrementaron progresivamente su abundancia llegando a tener abundancias similares a las de un páramo no cultivado. Sin embargo, en nuestra zona de estudio, estas dos formas de vida tienen un comportamiento diferente en la sucesión a largo plazo. En nuestro caso, como se indicó anteriormente, los arbustos disminuyen su abundancia en las zonas en sucesión, mientras que las rosetas caulescentes son más abundantes. Esto pudiera estar relacionado a un efecto negativo del pastoreo (a largo plazo) sobre la abundancia de los arbustos, que tienden a sufrir daños mecánicos por el tránsito del ganado, mientras que las rosetas caulescentes pueden incluso verse favorecidas en áreas sucesionales pastoreadas (Sarmiento 2006). Sin embargo, en páramos de Colombia, en la sucesión a corto plazo los resultados son contrastantes y se ha reportado una disminución en abundancia de *Espeletia kilipii* a una alta presión de pastoreo (Vargas et al. 2002).

Según Sarmiento et al. (2003) las gramíneas no presentan una tendencia sucesional clara en el páramo de Gavidia. Sin embargo, en los dos transectos estudiados por nosotros, se presentó una leve tendencia a la disminución en la abundancia con respecto al páramo no cultivado. Esto posiblemente se deba a que el pastoreo sostenido genera fragmentación de las macollas (Vargas et al. 2002, Molinillo y Monasterio 2002) así como el ramoneo puede llevar a la eliminación de las yemas protegidas al interior de las mismas (Reisigl y Keller 1987), lo que pudiera resultar en que estas asociaciones presenten bajas tasas de crecimiento (Verweij 1995, Vargas et al. 2002) en la sucesión a largo plazo. Sin embargo, esta discusión asume que el efecto del pastoreo se ve de alguna forma potenciado en las áreas en sucesión respecto al páramo no cultivado. Por otro lado, Sarmiento y colaboradores (2003) también reportan que gramíneas en macolla dominantes en el páramo no cultivado como *Calamagrostis effusa*, muestran serias limitaciones para colonizar las áreas en sucesión secundaria. Sin embargo, otras gramíneas son mejores colonizadoras, lo que contribuye a que las tendencias sucesionales de las gramíneas como grupo sean poco claras en el estudio realizado en Gavidia.



Otro fenómeno interesante asociado a las unidades en sucesión no solo del páramo sino en todos los ecosistemas de la zona de transición, es la aparición de la forma de vida herbácea suculenta, que está generalmente asociada con superficies rocosas. La llegada de esta forma de vida (en el caso de los bosques), pudiera tener que ver con que en el momento que se prepara el terreno para la siembra, las rocas que se encuentran con el arado, son dispuestas cerca de los arbustos residuales o pueden ser utilizadas como delimitantes de la parcela (com. pers. Bernabé Torres y Jesus Espinosa, habitantes locales), aportando el sustrato óptimo para el desarrollo de la única especie de esta forma de vida presente en la zona (*Echeveria venezuelensis*). Igualmente, el proceso de preparación del terreno elimina la cobertura vegetal dejando expuestas la superficie de las rocas.

También observamos que en las unidades en sucesión hay una mayor abundancia de hierbas no graminoides que en las zonas control. Sarmiento y colaboradores (2003), reportan una clara tendencia a la disminución sucesional en la abundancia de las hierbas no graminoides desde las etapas tempranas hasta las parcelas en 12 años de sucesión. Esta disminución, es principalmente asociada por estos autores al patrón de cambio en la abundancia de *R. acetosella*, una hierba exótica introducida con el cultivo de trigo. Sin embargo, si se observan los datos de Sarmiento et al. (2003) es posible ver que incluso luego de 12 años, *R. acetosella* en particular y la forma de vida de las hierbas, siguen siendo ligeramente más abundante en las parcelas en sucesión que en el páramo no cultivado.

4.3.3. Cambios en las de formas de vida en el límite

En este ecotono las tendencias sucesionales no se hicieron tan evidentes como en los dos ecosistemas que lo circundan. Existe una gradación en el efecto de los cambios en las abundancias de algunas formas de vida. Los árboles y los arbustos fueron las formas de vida que presentaron patrones de respuesta más claros. En el caso del límite más bajo se observó una limitada recuperación de los árboles, pero en el caso de los arbustos se observa una recuperación de su abundancia en las parcelas en sucesión del límite del transecto No 1 y en el límite de menor altura del transecto No. 2. En el caso del límite de mayor altura del transecto No 2, aumenta levemente su abundancia pero ocurre un cambio de especies dominantes. Esto nos indica que los arbustos juegan un papel importante en la dinámica del límite forestal demostrando que su óptimo de desarrollo se encuentra en este ecotono. Esto pudiera implicar que, por un lado, los árboles del bosque pudieran ser competidores más efectivos que los arbustos a altitudes menores y por otra parte, que las condiciones del páramo a mayores altitudes pudieran ser limitantes para la dominancia exclusiva de los arbustos.

Sin embargo, el establecimiento de los arbustos en áreas en sucesión en el límite pudiera generar sitios seguros para el establecimiento y desarrollo de especies que requieren de un dosel para crecer, como el caso de las especies de los bosques. Esta asociación espacial de juveniles de árboles bajo la copa de los arbustos en parcelas en sucesión fue observada en campo y sugiere que pudiera existir un efecto de nodricismo de los arbustos, que debe ser examinado con mayor detalle.

Los hongos liquenizados, los helechos y los árboles-arbustos presentaron un aumento en abundancia en el límite en los dos transectos. En el caso de los helechos no se tiene claro su papel en la dinámica del límite forestal. Algunos autores les han atribuido cualidades de nodrizas pero, también hay evidencias que indican que pueden inhibir el crecimiento de algunas especies por la generación de “pequeños bosques” de helechos que representan competencia para otras especies vegetales (Slocum et al. 2004).



La forma de vida árbol-arbusto resulta ser un interesante ejemplo de adaptación a las condiciones cambiantes de los ecosistemas contrastantes. Algunas especies de plantas pueden tener la capacidad potencial de crecer como más de una forma de vida, como es el caso de los árboles que van haciendo su patrón de crecimiento más ramificado y disminuyendo su tamaño con la altitud (Young y León 2007). Este cambio en morfología puede representar una adaptación importante para el ascenso altitudinal de las especies leñosas. En el bosque encontramos individuos de la misma especie de esta forma de vida (ej. *Hesperomeles ferruginea*) con alturas hasta de 12 m y en el páramo con alturas desde los 30 cm hasta 2 m. Esta adaptación puede significar una estrategia de producción y propagación de propágulos al poder sobrepasar como arbustos las barreras fisiológicas que limitan el establecimiento a mayores altitudes (Young y León. 2007, Körner 1998). Un ejemplo de esta forma de vida son los llamados “krummholtz” o árboles enanos, una forma de vida que no alcanza un desarrollo más allá de un arbusto bajo a causa de condiciones ambientales extremas (ej. viento, nieve) (Young y León. 2007, Körner 1998, Autio 1996).

Por otro lado, las rosetas caulescentes mostraron un aumento en la abundancia en las zonas en sucesión en el límite, tanto en el transecto No. 1 como en el límite bajo del transecto No 2. El aumento de esta forma de vida fue sin embargo menos marcado en las zonas más altas de límite en el transecto 2, tal y como ocurrió en el páramo.

En síntesis de acuerdo con las abundancias de las formas de vida en las unidades en sucesión (con respecto a las unidades control) pudimos definir que existen algunas tendencias generales de respuesta al disturbio: 1. formas de vida que tienden a no variar su abundancia entre las dos situaciones de uso (cojines, hierbas no gramíneas); 2. formas de vida que tienden a incrementar ligeramente sus abundancias (briófitos); 3. formas de vida que en áreas en sucesión tienden a colonizar espacios en donde antes no estaban presentes, especialmente en los bosques (rosetas caulescentes, gramíneas en macolla, rosetas acaules y hierbas suculentas); 4. formas de vida que tienden a disminuir sus abundancias en las áreas en sucesión (árboles) hasta llegar a su desaparición; 5. formas de vida que tienden a aumentar su abundancia en el bosque, mantienen sus valores de abundancias en el límite forestal con tendencia al aumento y una leve tendencia a la disminución en el páramo (arbustos) y 6. formas de vida con dependencia de los sistemas leñosos y que generalmente están ausentes en áreas en sucesión (trepadoras, parásitos epífitos). También podemos concluir que producto de la intervención, la tendencia de las abundancias de las formas de vida a lo largo del gradiente es a la homogenización, haciéndose más similares a las coberturas del páramo.

4.4. RANGOS DE ABUNDANCIA DE LAS ESPECIES VEGETALES

A continuación discutiremos el comportamiento de algunas especies y sus tendencias a lo largo de la sucesión a largo plazo en los ecosistemas que conforman la zona de transición bosque-páramo.

Después de aproximadamente 50 años de sucesión en la zona de transición, se pudo observar que hay especies que colonizaron las unidades del bosque que fueron cultivadas pero que han sido reportadas como especies propias del páramo. Por ejemplo, estudios realizados en el gradiente altitudinal en el sistema del teleférico de Mérida han reportado que *E. Schultzii*, *C. effusa* (Ramírez 2008, Montilla et al 2002, Berg y Suchi 2001, Tirado 1997, Yañez 1998, Monasterio 1980b), *A. trichodes*, (Berg y Suchi 2001, Yañez 1998, Tirado 1997) y *A. elongata* (Tirado 1997, Yañez 1998) forman parte la composición típica del páramo por encima del límite forestal. En otro estudio realizado en un gradiente altitudinal



similar en la cordillera La Culata de Mérida, Schneider y colaboradores (2003) reportaron comunidades del páramo dominadas por *E. Schultzii* y *C. effusa* y la presencia de *A. trichodes*. Otro estudio en el páramo de Cavidia arrojó que *E. Schultzii* es una especie dominante y que *C. effusa* es una especie que es exclusiva del páramo, estando ausente en las áreas en sucesión. En este mismo estudio otras especies como *A. elongata*, *S. lucida*, *A. trichodes*, *Oenothera* sp., *Acaena elongata*, *Nasella linearifolia* y *R. acetosella* estuvieron presentes en el páramo que no fue cultivado (Sarmiento et al. 2003). Otros estudios sucesionales realizados en la cordillera oriental de Colombia también reportan comunidades del páramo no intervenido dominadas por *Espeletia* sp. y *C. effusa* (Vargas et al. 2002, Jaimes y Sarmiento 2002, Cortés 2003, Rangel 2000, van Wesenbeeck et al. 2003) y presencia de *S. lucida* (van Wesenbeeck et al. 2003).

R. acetosella se ha reportado como una especie ruderal exótica característica de los primeros estadios de la sucesión secundaria (Montilla et al. 2002, Sarmiento et al. 2003, Ferwerda 1987) y aunque con bajos valores de abundancia también se ha encontrado presente en el páramo no cultivado (Vargas et al. 2002, Berg y Suchi 2001) lo cual concuerda con nuestros resultados. Por otra parte, Jaimes y Sarmiento (2002) encontraron que después de 12 años de sucesión en el páramo *R. acetosella* desaparece. Sin embargo nuestros resultados muestran que aún después de 50 años esta especie se encuentra presente y mantiene relativamente altas abundancias en las unidades en sucesión. Quizás la estrategia de mantener asignación preferencial de biomasa a estructuras subterráneas (Montilla et al. 2002, Berbesi 1990), sumado a la eliminación constante de la competencia por otras especies, como efecto del pastoreo, permitan a esta especie persistir y mantener coberturas relativamente altas en la sucesión a largo plazo. Sin embargo, esto asume que en nuestra zona de estudio, el régimen de disturbio por pastoreo es mas intenso que en otras zonas de páramo donde se ha estudiado la composición de la vegetación en sucesiones secundarias, algo que tendría que ser evaluado en más detalle.

El comportamiento de las especies dominantes del páramo como *E. schultzii* e *H. laricifolium* como colonizadoras de áreas perturbadas en los sistemas forestales en nuestra área de estudio, podría entenderse como un producto de las historias de vida de las especies (Jaimes y Sarmiento 2002, McCook 1994). Se sabe que especies dominantes de los páramos de los géneros *Espeletia* sp. e *Hypericum* sp. son buenas colonizadoras a largo plazo de áreas que han sido liberadas de competencia a causa de la eliminación total o parcial de la cobertura vegetal (Kok et al. 1995, van der Hammen 1997). Sin embargo, esto no explica completamente su permanencia dentro de la matriz del bosque, aún después de cincuenta años de sucesión.

Una explicación es que estas especies pudieran estar inhibiendo la colonización de las especies leñosas dominantes en los bosques a través de procesos competitivos. Asimismo, estas especies leñosas deben presentar limitaciones importantes en su capacidad de establecerse en ambientes abiertos como los característicos de áreas en sucesión. Ramírez (2008) reportó que las especies del páramo como *E. schultzii* e *H. laricifolium* son incluso capaces de establecerse dentro de las islas de bosque por encima del bosque continuo en la vertiente norte de la Sierra Nevada, aun cuando no hay evidencia clara de intervención antrópica en estas pequeñas islas boscosas. En estos casos, el tamaño reducido de las islas de bosque pudiera generar un efecto borde que se extiende hasta el interior, favoreciendo la entrada de especies de páramo abierto.



Las variaciones en los patrones de abundancia de las especies quizás pudieran responder a las condiciones ambientales producidas a consecuencia del pastoreo (de los Ángeles et al. 2002). Este disturbio contribuye al mantenimiento de comunidades de plantas adaptadas al pisoteo y al ramoneo del ganado (de los Ángeles et al. 2002, Molinillo 1992, Molinillo y Monasterio 2002), con especies que presentan por ejemplo, estrategias clonales (Bulow-Olsen et al. 1984, de los Ángeles et al. 2002).

Quizás el incremento de algunos arbustos y el mantenimiento de algunas rosetas (de los Ángeles et al. 2002) como *Hypericum laricifolium*, *Pentacalia* sp., *Baccharis* sp. y *Stevia* sp. y *Espeletia* sp a lo largo de la sucesión se explica porque son especies forrajeras de regular a mala calidad para el ganado vacuno (Molinillo y Monasterio 2002). Otras especies como *Carex* sp., *Calamagrostis* sp. y *Agrostis* sp., algunas rosetas acaules y herbáceas como *Lachemilla* sp., *Geranium* spp., *Trifolium* sp. y *Rumex* sp., que también se encontraron en áreas intervenidas en nuestra área de estudio, resultan ser especies un poco más palatables (Molinillo y Monasterio 2002).

En síntesis, tras cinco décadas de sucesión fue posible la identificación de cinco tendencias generales en el comportamiento de las especies acorde con sus abundancias: i) especies que como respuesta al disturbio disminuyen su abundancia y no se recuperan durante la sucesión, ii) especies que no muestran cambios entre las áreas en sucesión y las áreas no perturbadas, iii) especies que son más abundantes en las parcelas en sucesión que en las áreas no cultivadas, iv) especies presentes en las áreas no cultivadas pero que no colonizaron las áreas en sucesión y v) especies que solamente están presentes en las áreas en sucesión y ausentes en las parcelas control.

Acaena elongata, *Espeletia schultzii*, *Stevia lucida* y *Agrostis trichodes* se presentaron como especies colonizadoras en los ecosistemas de bosque y límite forestal de los dos transectos. *Calamagrostis effusa* y *Rumex acetosella* como colonizadores en el límite forestal de los dos transectos; *Polypodium* I, *Oenothera* sp. y *Nasella linearifolia* como colonizadoras en el bosque del transecto No. 1 y en el límite del transecto No. 2. Por otra parte en el páramo *Oenothera* sp., *Acaena elongata*, y *Echeveria venezuelensis* se vieron favorecidas con el disturbio y aumentaron la abundancia y *Rumex acetosella* se presentó como nuevo registro en zonas intervenidas en el transecto No. 2 y aumentó su abundancia en el transecto No. 1.

4.5. ANALISIS INTEGRADO A PARTIR DE LOS ANÁLISIS MULTIVARIADOS

Nuestros resultados sugieren que existe un proceso de transformación muy importante en los ecosistemas forestales que conforman la zona de transición entre el bosque y el páramo. En las secciones precedentes hemos discutido separadamente los patrones de la vegetación en zonas en sucesión y no cultivadas en el límite a partir del análisis de la riqueza de especies, la densidad de árboles y los cambios en las abundancias de las formas de vida y las especies. A continuación se discutirá de manera integral el efecto de la eliminación de la vegetación en la dinámica sucesional de la zona de transición entre el bosque y el páramo.

4.5.1. Diferenciación de las unidades no cultivadas en la zona de transición bosque-páramo

El ordenamiento de nuestras unidades a través del análisis multivariado (ACL) permitió su segregación en función de las variables ambientales y de uso consideradas. Las unidades que no fueron cultivadas se



separaron en el ordenamiento de acuerdo a la composición y abundancias de las especies de cada uno de los ecosistemas que conforman la zona de transición a lo largo del gradiente altitudinal. En los ordenamientos se presentó una segregación clara de los ecosistemas a lo largo del primer eje sugiriendo un gradiente altitudinal. Así, las unidades de bosque de los dos transectos y las unidades del límite del transecto No. 2 fueron ubicadas al extremo derecho del diagrama. Al extremo izquierdo fueron segregadas las unidades del límite de mayor altitud del transecto 2 y las unidades de páramo de los dos transectos. En una posición intermedia entre las unidades de páramo y las unidades de bosque se posicionaron las unidades del límite no cultivado del transecto No. 1 (Gráfico 17).

Este mismo comportamiento fue reportado para la vertiente norte de la Sierra Nevada por Ramirez (2008). Como se puede ver en el gráfico No. 18 las especies leñosas se ubicaron en el lado derecho del ordenamiento, lo cual coincide con la posición de las unidades de bosque.

En el caso del límite forestal hubo una diferencia de posición en las unidades de los dos transectos. Mientras el límite del transecto 2 presentó mayor afinidad con los ecosistemas forestales y se ubicó al extremo derecho del ordenamiento, el límite del transecto 1 se ubicó hacia el extremo izquierdo, más cerca de los páramos que de los bosques. La ubicación del límite del transecto 1 en una posición intermedia entre el bosque y el páramo se sustenta en el hecho que estos ecosistemas son ecotonos que comparten especies de los ecosistemas los cuales limitan (Tirado 1997, Berg y Suchi 2003, Yañez 1998, Schneider et al. 2003), presentando también especies características de la transición (Tirado 1997). La posición del límite del transecto 2 se puede explicar a través del análisis de la composición de especies (Gráfico 18) en donde se encontró que estas unidades presentaron un mayor componente leñoso y que al igual que las unidades del bosque son dominadas por *Myrcianthes myrsinoides*, *Chaetolepis lindeniana* y *Rubus nubigenus*.

Tanto los bosques como el límite de los dos transectos presentaron una composición diferente a la que se ha reportado para la zona de transición de La Aguada en La Sierra Nevada de Mérida. Los bosques de nuestra zona de estudio se encuentran dominados principalmente por *Myrsine dependens* y *Myrcianthes myrsinoides* mientras que Berg y Suchi (2001) reportan para el sector del teleférico bosques dominados por *Hesperomeles ferruginea*, *Macleania*, *Bejaria* sp., *Myrsine dependens*, entre otros, como dominantes del estrato arbóreo del bosque. En otro estudio, también en la zona del teleférico de Mérida, Ramírez (2008) encontró que los bosques presentaron diferente dominancia a lo largo del gradiente altitudinal. Los bosques a 3260 msnm están dominados por *Psammisia penduliflora*, *Libanothamnus neriifolius* y *Miconia tinifolia*, los bosque a 3300 se encuentran dominados por *Cybianthus marginatus* y subdominados por *Myrsine dependens*, *Vaccinium meridionale*, entre otros y los bosques a mayor altura (3420 msnm) estuvieron dominados por *Diplostegium venezuelense* y *Vaccinium meridionale*. Estas marcadas diferencias en la composición de los bosques sugiere que existe una alta heterogeneidad espacial y ambiental a lo largo de Los Andes y que no todos los límites presentan la misma composición, impidiendo hacer generalizaciones en cuanto a la composición de las zonas de transición y su respuesta a los disturbios.

Tanto el límite de mayor altitud, como los páramos de los dos transectos se ubicaron en el extremo izquierdo del ordenamiento. Este límite comparte muchas de las características del páramo, pero presentó una composición mezclada con elementos leñosos y herbáceos que solo estuvieron presentes en esta franja y esto quizás explique la posición en el ordenamiento. Los páramos de los dos transectos



presentaron una separación que sugiere diferencias en la composición de las especies siendo las unidades del páramo del primer transecto pajonales-rosetales y los del segundo transecto arbustales-rosetales.

4.5.2. Efecto de la eliminación de la vegetación en la zona de transición entre el bosque y el páramo

Los ordenamientos mostraron una clara segregación de las unidades que fueron intervenidas de las unidades que no lo fueron. Es evidente el desplazamiento de las unidades en sucesión del bosque y el límite hacia el extremo izquierdo del ordenamiento en donde fueron agrupadas las unidades del páramo, poniendo en manifiesto una similitud con estas unidades.

4.5.2.1. Bosque paramero

La segregación de las unidades del bosque en sucesión de los dos transectos puede ser atribuida al porcentaje de transformación en la composición florística de las unidades. En el primer transecto se obtuvo un 42% de transformación (15% de especies desaparecidas y 27% de nuevos ingresos) y en el transecto No. 2 se obtuvo 52% de transformación (35% y 19%). Aunque las unidades del bosque del transecto No 1, presentaron un menor porcentaje de transformación, tuvieron una mayor segregación en el ordenamiento. Esto se puede explicar si tenemos en cuenta que en las unidades en sucesión del bosque del primer transecto se presentó mayor número de especies nuevas, provenientes del páramo.

Los bosques seleccionados en el primer transecto se ubicaron sobre los 3200 msnm, mientras que los bosques del transecto No. 2 se encontraron a 3000 msnm, en una matriz de bosque más amplia que los del primer transecto y posiblemente con una mayor influencia de los vientos húmedos que ascienden de los llanos occidentales. Se sabe que la influencia de la vegetación circundante también condiciona los procesos de regeneración de los ecosistemas (McCook 1994, Slocum et al. 2004). Ramírez (2008) encontró en el sector La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida que los bosques a mayor altitud presentan mayor afinidad en la composición de especies con el páramo que los bosques a menor altitud. Esto apoya la idea de que la mayor influencia de la vegetación del páramo en las unidades del bosque del primer transecto podría estar determinando el proceso de regeneración del bosque al igual que la ruta sucesional.

También se puede ver en el ordenamiento que el vector que representa la presión de pastoreo (camino de ganado) se relaciona positivamente con las unidades del bosque en sucesión del transecto 1, ubicadas en el extremo izquierdo inferior del ordenamiento (Gráfico 17). Esto nos conduce a pensar que la vegetación del páramo tuvo mayor oportunidad de colonización en las unidades del bosque del primer transecto y que la mayor presión de pastoreo pudo haber conducido la sucesión hacia un ecosistema más afín con el páramo que con el bosque. Aunque el porcentaje de pérdida de especies fue mayor en el bosque del transecto No 2, estas unidades conservan mayor afinidad con el ecosistema original y de ahí que la segregación en el ordenamiento haya sido menor.

4.5.2.2. Límite forestal

En el primer transecto se obtuvo un 32,2% de transformación (25,8% de especies que desaparecieron y 6,4% de nuevas especies) y en el transecto No 2 se obtuvo un total de 70% de transformación (31,8% y 38,6%). Se puede ver que en el segundo transecto nuevamente se presentó un mayor porcentaje de especies introducidas provenientes del páramo, que no condujeron la sucesión hacia la regeneración de



la cobertura del límite original sino a una comunidad con mayor similitud a las comunidades de páramo de este transecto. Un menor porcentaje de transformación en las unidades cultivadas del límite en el transecto 1 se reflejó en una menor segregación de las unidades que no fueron cultivadas. Si bien, en el transecto 1, un alto porcentaje de especies desapareció, se presentó un menor porcentaje de especies únicas de las unidades en sucesión en las unidades que fueron cultivadas en esta franja. Sin embargo el desplazamiento de las unidades se dio en sentido de las unidades del páramo.

4.5.2.3. Páramo

El porcentaje de transformación en el páramo del primer transecto fue de 56,6% (46,8% de especies desaparecidas y 9,3% de nuevos ingresos) y en el transecto 2 el porcentaje de transformación fue de 14,7% (5,8% y 8,8%). Las unidades cultivadas de los páramos en los dos transectos se ubicaron cerca de las unidades que no fueron cultivadas aun cuando en las unidades del páramo del transecto 1 fue alto el porcentaje de transformación.

El análisis de estos porcentajes permite ver que la transformación de los ecosistemas se expresa directamente en el número de especies que ingresaron como producto del disturbio. Este porcentaje aunado a la correlación positiva con el vector caminos de ganado, pudieran ayudar a explicar la posición de las unidades cultivadas en los ordenamientos. Estudios realizados en Venezuela, Colombia y Ecuador han demostrado que el pastoreo tiene un efecto marcado en las abundancias de las especies, en la estructura de la vegetación, en la diversidad de especies y en los procesos sucesionales del páramo (Molinillo y Monasterio 2002, Vargas et al. 2002, Sarmiento et al. 2002, León 2002, Hofstede et al. 2003).

4.6. POSIBLES MECANISMOS QUE CONTROLAN LA DINÁMICA SUCESIONAL DE LA VEGETACIÓN EN LA ZONA DE TRANSICIÓN ENTRE EL BOSQUE Y EL PÁRAMO

A continuación presentamos algunos de los posibles mecanismos que pudieran estar mediando en la dinámica sucesional de la vegetación en la zona de transición y sus implicaciones en la regulación de la posición del límite forestal.

4.6.1. Mecanismos que pudieran mediar en la regeneración de las especies leñosas

Bajo condiciones naturales la posición del límite se encuentra influenciada por factores climáticos (bajas temperaturas medias, altos niveles de radiación y en consecuencia, baja tasa de regeneración) (Körner 1998, Bader et al. 2007c, Lauer y Klaus 1975, Grubb 1977). Sin embargo, las actividades humanas en el bosque o cerca del límite de crecimiento tienen un gran impacto en su posición (Magee y Antos 1992; Kasper et al. 1995, Ewel 1980; Ives 1978; Janzen 1973).

Las especies leñosas presentan un comportamiento tendiente a la disminución en la abundancia y en la densidad a medida que se asciende en la altitud en el treeline tropical (Ramírez 2008; Prach y Řehouňková 2006; Yañez 2008; Wille et al. 2002; Tirado 1997; Keating 1999), tomando obviamente, una mayor importancia para la estructura de la vegetación en el bosque y el en límite forestal, que en el páramo.



En el proceso de la regeneración de la vegetación, operan diferentes mecanismos que lo promueven y otros que lo limitan (Vargas et al. 2008). Las barreras que impiden el éxito de la recuperación de la vegetación se encuentran asociadas a diferentes condiciones ambientales del lugar (McCook 1994), a la historia de vida de las especies y a mecanismos externos que pueden alterar el proceso de recuperación (ej. en el caso de La Arenosa los disturbios por cambios de uso del suelo y el pastoreo). Así, podemos aproximarnos a un análisis de los patrones de establecimiento de las leñosas partiendo del reconocimiento de las barreras para la dispersión y el establecimiento. Las barreras para la dispersión son causadas por la extensión de vegetación de ecosistemas abiertos (patrón espacial de la matriz de bosque y páramo) y la influencia de especies exóticas (Vargas et al. 2008) o de disturbios de origen antrópico.

Esto permite inferir el posible origen de los propágulos y algunos de los mecanismos (dispersión, longevidad, banco de semillas o germinación por retoños) que influyen en la presencia o ausencia de los propágulos en las unidades de muestreo (Vargas et al. 2008). En primer lugar, podríamos suponer que en ninguno de los ecosistemas de nuestra área de estudio hubo barreras en la dispersión causada por la ausencia de polinizadores o dispersores, dado que uno de las principales causas de este hecho es la fragmentación del paisaje (Vargas et al. 2008). Esta causa quizás no aplica a nuestra área, porque desde hace más de cincuenta años no hay disturbios que puedan afectar los ecosistemas a esta escala. Además, las parcelas en sucesión ocupan una superficie relativamente pequeña comparada con la matriz no cultivada, por lo que los parches en regeneración tienen siempre muy cerca fuentes de propágulos.

4.6.2. Posible efecto de las interacciones bióticas y de la radiación en el establecimiento de las leñosas en el límite forestal

Se sabe que el crecimiento de las plántulas y juveniles depende de la disponibilidad de agua y nutrientes y de la intensidad de la luz (Medina 1998; Poorter 1998; Lüttge 2008). Así, otra de las barreras que pudo influir en la baja regeneración de las especies leñosas, es la poca presencia de plantas nodrizas dentro de las áreas en regeneración (Vargas et al. 2008, Lüttge 2008, Aerts et al. 2006) que facilitan condiciones abióticas favorables para la supervivencia de plántulas y juveniles. Por ejemplo, en un estudio realizado en una sabana montana degradada de Etiopía se demostró que *Olea europaea* spp., una especie leñosa, creció exitosamente solo bajo la protección de arbustos de *Euclea racemosa* y *Acacia etbaica*. Se determinó que estos arbustos reducen la competencia con otras especies vegetales, generan condiciones edáficas favorables para el crecimiento, generan sombra y promueven el reclutamiento (Aerts et al. 2006).

De acuerdo con lo que pudimos observar en las unidades en sucesión de nuestra área de estudio, la ausencia de leñosas de buen porte que pudieran actuar como facilitadoras, fue común en el páramo de los dos transectos. La frecuencia de aparición de especies con posible vocación de nodricismo (dado su porte y cobertura) fue mayor en la zona ecotonal, pobre en el bosque y ausentes en el páramo (aunque especies arbustivas como *Hypericum laricifolium* o *Baccharis* spp. pudieran actuar inicialmente como facilitadoras). Las especies que pudieran tener un mayor potencial como pioneras leñosas facilitadoras (ej. *Myrcianthes myrsinoides* (árbol) y *Vaccinium floribundum* (arbusto alto y denso)) en general presentaron un porte de por lo menos de 1 m y formaron doseles densos que pudieran favorecer la regulación microclimática y disminuir la competencia con algunas especies del estrato herbáceo (Vargas et al. 2008, Aerts et al. 2006; Denslow y Guzmán 2000). Por esas razones, las zonas bajo el dosel de estas especies pudieran actuar como sitios seguros para el establecimiento de las especies leñosas. Ramirez (2008) sugiere como hipótesis este comportamiento potencial de leñosas pioneras en zonas abiertas de



páramo justo sobre el límite continuo del bosque, como *Diplosteghium venezuelense*, para la zona ecotonal de la vertiente norte de la Sierra Nevada.

Tanto en el límite como en el bosque no cultivados (en su mayoría) se encontraron en campo una gran cantidad de rebrotes vegetativos de los adultos cercanos (no contemplados en este estudio en el conteo de juveniles). Este tipo de propagación vegetativa se reportó para *Vaccinium floribundum* en un estudio en el sector La Aguada en la Sierra Nevada de Mérida (Cáceres 2007). Lo anterior sugiere que en condiciones naturales la estrategia principal de expansión espacial de las especies leñosas, pudiera ser la reproducción asexual, que garantizaría la supervivencia de los juveniles, pero que haría el proceso de desplazamiento del límite extremadamente lento.

Plantas con estrategias de crecimiento clonal juegan un papel importante en el mantenimiento de las comunidades vegetales (Bulow-Olsen et al. 1984; de Kroon et al 1992). El hábito clonal representa una serie de ventajas: por una parte provee la posibilidad de mantener individuos presumiblemente adaptados a sitios específicos por largos períodos de tiempo y por otro lado confiere la habilidad de reproducir copias de un genotipo adaptado a un ambiente específico sin necesidad de depender del azar de la reproducción sexual. Finalmente, otorga una ventaja competitiva de expansión en el espacio sin perder o ceder posición (Doak y Loso 2003).

Sin embargo, no en todos los casos densas formaciones de plantas generan sitios seguros para el establecimiento. Por ejemplo, un estudio realizado en un bosque en Puerto Rico, evaluó el efecto del dosel (al que llamaron “pequeños bosquecitos”) de una especie de helecho en el establecimiento de especies leñosas (Slocum et al. 2004). Se encontró que estas fanerógamas inhiben el establecimiento de las especies leñosas y significan una alta competencia por recursos. Otros casos de inhibición del crecimiento de las especies leñosas, se han reportado para densos pastizales que limitan el ingreso de propágulos a la matriz (ej. Holl 1999; Aide et al. 1995), su germinación e inhiben su crecimiento.

En un estudio en el treeline templado, se evaluó el reclutamiento de *Pinus mugo* (leñosa dominante) en una matriz de gramíneas y se pudo determinar que el principal factor que controla el éxito del reclutamiento diferencial en *P. mugo* parece ser la estructura del dosel de las comunidades de gramíneas. Tanto la altura del dosel como la cobertura del mismo se relacionan fuertemente con la invasibilidad, siendo en general las zonas densas de gramíneas inhibidoras del establecimiento (Dullinger et al. 2003).

A lo largo del gradiente en nuestra zona de estudio, en algunos casos se encontraron juveniles y plántulas de *Vallea stipularis* bajo la protección del dosel de las asociaciones de *Elaphoglossum* sp y *Blechnum* sp. con algunas gramíneas, que parecían no tener efectos negativos en el desarrollo de los propágulos.

En el marco del proyecto LEAF, con el fin de determinar el efecto de las condiciones bióticas y abióticas locales y la radiación en la dinámica del establecimiento de especies del límite forestal, se realizaron experimentos de campo y laboratorio con plántulas de *Diplosteghium venezuelense* (una especie leñosa dominante en los bordes de contacto bosque-páramo y que es exitosa como colonizadora en áreas de páramo abierto en su límite inferior) y *Cybianthus marginatus* (una especie leñosa característica del bosque paramero que no es exitosa colonizando el páramo abierto) (Puentes 2010). Tras una serie de experimentos de transplantes de plántulas de estas dos especies en el páramo abierto (*C. marginatus*) y cambiando la cobertura del dosel de gramíneas en la vecindad de las plántulas (*D. venezuelense*) se llegó



a la conclusión que los niveles de radiación del páramo abierto produjeron fotoinhibición en el caso *C. marginatus*, mientras que en los transplantes de *D. venezuelense* no se presentó fotoinhibición (Puentes 2010). En ese mismo estudio se determinó que la vecindad inmediata pudiera tener una gran influencia en el establecimiento. Se observó que algunas especies de plantas (ej. *Lycopodium* sp., *Disterigma empetrifolium*, *Hypericum laricifolium*) fueron significativamente más abundantes en la vecindad inmediata de juveniles de *D. venezuelense*, mientras que los musgos estuvieron significativamente subrepresentados (Puentes 2010).

En otro experimento de transplantes en Ecuador, se determinó que la supervivencia de plántulas de *Gaiadendron punctatum* y *Weinmannia cochensis* sin sombreado (en el páramo), es menor que la supervivencia en el bosque y en el páramo, con sombra recreada. Se concluyó que los altos niveles de radiación pudieran ser uno de los factores limitantes para el establecimiento de leñosas por encima del treeline (Bader et al 2007c).

Otros estudios que incluyen los ecosistemas de bosque, límite y páramo han relacionado la presencia o la ausencia de algunas especies con la tolerancia a la radiación. Se han relacionado algunas especies de *Chusquea* sp. como tolerantes a la sombra encontrándose solamente bajo un dosel pero no en páramos (Ramírez 2008; Young 1991).

Estas evidencias de facilitación e inhibición, nos conducen a concluir que los beneficios más importantes en la generación de doseles en los núcleos de avance (sitios seguros) (Denslow y Guzmán 2000) son la recreación de una vecindad que no inhiba el establecimiento de las especies leñosas y que disminuya los niveles de radiación (del Moral et al. 2005) y favorezca así el establecimiento de especies leñosas tardías que no son exitosas en la colonización del páramo abierto, dados los altos niveles de radiación en la alta montaña (Caldwell et al 1980; Sarmiento 1986).

Así, en las sucesiones de los bosques tropicales de montaña se sabe que existen dos tipos de rol en las especies que participan en la dinámica de la regeneración (Aide et al. 1995): especies de sombra (ej. *Myrsine dependens*) que presentan bajas tasas de crecimiento, pueden crecer en la sombra de especies dominantes tempranas en la sucesión y alcanzan grandes tamaños (McCook 1994) y especies generalistas (Novák y Prach 2006; Grime 2002; Poulin et al. 1999) (ej. *Vallea stipularis*, *Oreopanax* sp) que son especies con amplia dispersión, alto reclutamiento y altas tasas de crecimiento, tienden a ser tolerantes a la radiación y tienen bajas esperanza de vida y altura (Aide et al. 1995; McCook 1994). Cada una de ellas presenta rasgos de vida que le permiten establecerse bajo ciertas condiciones. En el caso de las plantas tolerantes a la radiación corresponden a especies sucesionales tempranas que se relacionarían en nuestro estudio con las especies que forman los núcleos de avance y que como se mencionó anteriormente lograron en algunos casos superar las limitaciones en el establecimiento, con alternativas de reproducción asexual. Estas características pudieran convertir a estas especies en facilitadoras para aquellas especies que utilizan las semillas como mecanismo de propagación y que tienen requerimientos especiales en los niveles de tolerancia a la radiación.

Sin embargo cabría preguntarse, por qué si formas de vida como los arbustos y algunos árboles pudieran convertirse en núcleos de colonización (siendo capaces de establecerse en las zonas en sucesión en nuestro estudio), los bosques no presentan mayores muestras de recuperación y mayores densidades de adultos y juveniles, sabiendo que los arbustos en las unidades en sucesión del bosque presentaron mayores abundancias que las registradas en las unidades control.



Si bien, en las unidades intervenidas hubo un incremento en la abundancia de los arbustos, las especies que la dominan (ej. *Stevia lucida*) son propias del páramo y por las características de su arquitectura pudieran no poseer la densidad necesaria para la generación de doseles que promuevan sitios seguros para el establecimiento de las especies leñosas del bosque (Denslow y Guzmán 2000). También hay tener en cuenta que los bordes de contacto entre la unidad en sucesión y la matriz no cultivada, no tienen una estructura gradual, sino que por el contrario, son abruptos. A lo largo de los Andes se han observado diferentes gradaciones en los bordes de contacto entre el bosque y el páramo. Los bordes abruptos son sugeridos como más estables y pueden indicar que los árboles son muy dependientes de la sombra, lo que pudiera contribuir a explicar su estabilidad (Bader et al 2007b).

Esto nos lleva a pensar que los cambios generados por los disturbios de tipo agrícola (pérdida de estructura vertical de la vegetación y liberación de áreas para la colonización) y mantenidos por el pastoreo, limitan la regeneración del bosque producto de la dependencia a la sombra o al cambio en otras condiciones abióticas en las áreas abiertas (ej. disponibilidad de agua, temperaturas mínimas inferiores, etc.). Igualmente este tipo de bordes, que también pudieran ser mantenidos por el pastoreo, pudiera hacer que los bosques remanentes pudieran responder menos a cambios promovidos por el calentamiento global en términos de mostrar avances altitudinales. También se puede inferir que áreas de bosque paramero que han sido denudadas no se recuperarán espontáneamente (al menos por varias décadas) sin la generación y mantenimiento de núcleos de avance dejando a disposición el área para la llegada de especies invasoras tolerantes a los altos niveles de radiación.

4.7. IMPLICACIONES DE LA ELIMINACIÓN DE LA COBERTURA VEGETAL EN LA POSICIÓN DEL LÍMITE FORESTAL

Hemos podido ver que en nuestro estudio la eliminación de la vegetación representó una disminución en la riqueza de especies (incluso luego de 50 años de recuperación sucesional) y que la presión constante de pastoreo pudo haber contribuido también tanto a la pérdida de especies como a la pérdida de la capacidad de regeneración de los ecosistemas de bosque. Por otra parte se pudo ver una importante transformación en la fisionomía y en la composición en los ecosistemas forestales de la zona de transición, mientras que el páramo tuvo los menores valores de transformación. También se pudo ver que especies propias del páramo ocuparon los espacios que fueron liberados por la eliminación de la vegetación y que sumado a la continuidad de la presión de pastoreo, la abundancia de las especies cambió y resultó en un proceso sucesional detenido en etapas serales que no corresponden a la sucesión del bosque, sino que han sido caracterizadas en la sucesión secundaria del páramo (León 2002, Kok et al. 1995).

Altas intensidades y frecuencias de disturbios como la agricultura y el pastoreo pudieran estar generando la pérdida más o menos irreversible de especies clave para la regeneración de los bosques (van der Hammen 1998). Con la eliminación de la vegetación y cambio del uso del suelo se producen cambios ambientales a escala local (Camargo y Salamanca 2000) que si bien limitan la regeneración de las especies del bosque, otorgan clara ventaja competitiva a las especies del páramo que si pueden establecerse en espacios abiertos, determinando posiblemente un nuevo rumbo en la sucesión (León 2002, Lüttge 2008, Guariguata y Ostertag 2002).



Esta serie de fenómenos nos conducen a aceptar la hipótesis No 1 en la que se planteó que “*la liberación de espacios producto de la eliminación de la vegetación del bosque y el límite, promovería la colonización por especies del páramo y que la regeneración del bosque no sería efectiva bajo condiciones de cambio del uso del suelo que comprometan la estructura de la vegetación del bosque*”. Este fenómeno, conocido como paramización, determina la aparición de enclaves o sectores situados dentro del dominio climático del bosque, donde este es sustituido por etapas subserales cuya composición florística y fisonomía se asemejan a las que caracterizan el páramo (van der Hammen 1997, Hernández-C 1997, Camargo y Salamanca 2000, Rangel 2000, de los Angeles et al. 2002, León 2002, Cortés et al. 2004).

Algunos estudios realizados principalmente en Colombia han documentado cambios similares en los ecosistemas forestales altoandinos sustentando el proceso de paramización. Kok y colaboradores (1995) realizaron un estudio en la cordillera central con el fin de describir la vegetación del límite superior del bosque andino y evaluar el efecto de la intervención antrópica sobre su estructura y composición florística, en áreas abandonadas desde 5 hasta 20 años. Evaluaron el efecto de la eliminación de la vegetación por actividades de tala (limitada e extensiva), agricultura, pastoreo y sus combinaciones. Encontraron diferencias en composición de la vegetación entre los bosques intervenidos y los que no fueron intervenidos, principalmente por la ausencia de algunas especies leñosas. La tala a mayor altitud condujo a la disminución del límite superior del bosque mientras que la tala selectiva a menores altitudes con baja presión de pastoreo llevó a una aparente regeneración del bosque.

En ese mismo estudio, las zonas cultivadas en el límite de crecimiento arbóreo, independiente de la intensidad del pastoreo, se hicieron más similares a la vegetación del páramo. Independientemente de la altitud, altas intensidades de pastoreo condujeron a la formación de pastizales. La eliminación de la vegetación con altas intensidades de pastoreo resultó en la inhibición de la regeneración de las especies del bosque y estas áreas fueron colonizadas por especies invasoras del páramo. Llama la atención de estos resultados, que en ausencia de pastoreo, los bosques que fueron sometidos a la tala extensiva y posteriormente cultivados con papa, presentaron una regeneración del bosque más efectiva y una menor abundancia de especies del páramo (Kok y colaboradores 1995).

Los hallazgos de Kok y colaboradores (1995) se relacionan directamente con nuestros resultados y permiten sustentar la hipótesis de que la presencia del pastoreo condiciona la sucesión y la mantiene detenida en estadios menos diversos de vegetación. La eliminación de la cobertura vegetal y el pastoreo pudieran limitar la regeneración del bosque quizás por efectos de alta radiación y la eliminación de propágulos por efecto del pisoteo y herbivoría.

En otro estudio en la reserva natural de Cogua en Cundinamarca, Montenegro y Vargas et al. (2008) caracterizaron diferentes tipos de borde de bosque y encontraron que en áreas que tuvieron extracción intensiva de madera y leña, la ausencia de un dosel denso facilitó la colonización masiva de los claros principalmente por *Macleania rupestris*, una especie típica de arbustales parameros. La cobertura resultante presentó un dosel abierto conformado por árboles de porte inferior.

Por otra parte Cortés (2003) realizó un estudio de vegetación la Serranía de Chia (Cundinamarca) y reportó que después de claros intensivos de la vegetación natural y luego de un periodo prolongado de abandono, se establecieron matorrales bajos de *Baccharis rupicola* y *Dodonea viscosa* y matorrales rosetosos de *Microphylla* sp. y *Espeletopsis corymbosa* que son frecuentemente asociados con el



fenómeno de paramización (Van der Hammen 1998). Áreas que históricamente estaban dominadas por *Eucaliptus* sp. y matorrales secundarios de zonas altas, por efecto de quemas y extracción se encuentran dominadas por especies del páramo.

En otro estudio, van der Hammen y colaboradores (2002) realizaron un análisis multitemporal de los cambios de las coberturas del páramo entre 1970 y 1990 en el sector de Laguna Verde (cerca de Bogotá) encontrando que el páramo abierto aumentó en los 30 años de evaluación de 12,943 ha a 14,595 ha.

Aunque el fenómeno de la paramización se considera para los ecosistemas de bosque y el límite superior de crecimiento de los árboles, nuestros resultados nos indican que con el cultivo también ocurre un proceso de degradación o alteración de largo plazo de los páramos y que ocurre por la transformación de páramos con componentes leñosos a páramos en donde este componente disminuye en abundancia y son dominados por rosetas y por hierbas. En el estudio nombrado anteriormente van der Hammen y colaboradores (2002), reportan que en el caso de los páramos arbustivos, se pasó de 10,079 ha a 619 ha y esta transformación de la cobertura vegetal fue inducida por quemas y sistemas de cultivo con descansos, transformando la estructura de la vegetación de arbustiva a herbácea y dominada especies pioneras del páramo. Estos autores reportan que situaciones similares de transformación de páramos arbustivos se han reportado en el páramo de Sumapaz y El Cocuy.

Camargo y Salamanca (2000) reportan que los bosques altoandinos en los cerros tutelares de Bogotá y las reservas forestales protectoras, han sido considerablemente disminuidos en su cobertura y fueron reemplazados por vegetación de subpáramo y proponen un protocolo de restauración en el que se incluye la paramización como un escenario prioritario para la restauración del bosque altoandino.

Aunque en Venezuela no se tienen registros en los que describa directamente este fenómeno, Berg y Suchi (2003) reportaron para el sector de La Aguada, la presencia de una comunidad que se encontró dominada por vegetación arbustiva característica de páramo y por exóticas ruderales, en donde se presume se encontraba el bosque paramero dominado por *Podocarpus* sp.

Ahora bien, existe la posibilidad de que en áreas en que la presión de pastoreo sea menor que en nuestra área de estudio, el avance del bosque sobre áreas paramizadas o sobre páramos naturales pueda ocurrir. Rodríguez (2005) encontró en el área de la Carbonera en la Sierra de la Culata, a través del análisis de la cobertura vegetal en un periodo de 50 años, un avance de la selva sobre áreas que fueron intervenidas y sobre los páramos (sin embargo, este avance fue de muy pocas hectáreas, estando cerca del límite de detección asociado a la metodología usada).

En otro estudio realizado en el sector del teleférico de Mérida de la Sierra Nevada, Santaella (2007) encontró que tras comparar las coberturas de la vegetación de la zona de transición en diferentes épocas (50 años) se presentó una densificación de las unidades de arbustales preparameros y del bosque, sugiriendo como hipótesis que esto es evidencia de un proceso de avance de los bosques inducido por el cambio climático.

Otro estudio que se realiza también en el marco del Proyecto LEAF en la misma zona de nuestro estudio, confirma que en algunas zonas, existe un avance de los ecosistemas del bosque y el límite sobre el páramo y que ese proceso se da de forma gradual desde ecosistemas abiertos sin predominancia de especies



leñosas hacia la densificación de la vegetación y colonización de especies leñosas (Smith y Llambí, datos no publicados).

Toda esta información acerca del avance gradual de la vegetación del bosque sobre las unidades del páramo nos proporciona los argumentos para discutir nuestra segunda hipótesis: *“Si el cambio climático está promoviendo el ascenso altitudinal de las leñosas del bosque preparamero y el disturbio agrícola libera espacio disminuyendo la competencia, se observará una mayor colonización de especies leñosas propias del bosque preparamero en parcelas abandonadas en el páramo respecto a zonas no perturbadas”*. Es posible que si bien en algunas zonas se esté produciendo un avance del bosque preparamero sobre el páramo, este tipo de avances se dé preferencialmente en zonas en las que no hay una alta presión de pastoreo. En las parcelas estudiadas por nosotros, la disminución de la densidad de leñosas en las áreas en sucesión respecto a las áreas control sugieren que la liberación de espacio producto de la tala del bosque no promueve el avance de las leñosas sobre los páramos.

4.7.1. Dinámica de la vegetación del límite forestal tropical bajo algunos posibles escenarios de cambio ambiental

Teniendo en cuenta los posibles escenarios de cambio ambiental que contemplamos en nuestra investigación (agricultura, pastoreo y cambio climático) y considerando algunos de los factores y mecanismos que pudieran estar condicionando la dinámica de la vegetación en el límite forestal tropical, planteamos un esquema general de las posibles transformaciones que podrían ocurrir en la estructura y la composición en el páramo, el límite y el bosque paramero, como producto de la eliminación de la vegetación y el efecto modulador de algunos escenarios de cambio ambiental.

En el gráfico 19 se puede observar que bajo un escenario natural en equilibrio dinámico los ecosistemas son resilientes y conservan una relativa estabilidad. Sin embargo creemos que las rutas y el grado de transformación serán dependientes del régimen de cada uno de los escenarios, como por ejemplo lo que podría ocurrir en el escenario de agricultura en donde la resiliencia de los ecosistemas podría depender del tamaño del área intervenida, la intensidad de cultivo, la frecuencia y el tipo de manejo que se le da a esta actividad y así, la respuesta a este régimen podría darse en sentido de la resiliencia (en mínimo régimen de disturbio) del ecosistema o la transformación hacia ecosistemas con similitud al páramo o en el caso del páramo, una pérdida tanto de diversidad como de estructura.

En síntesis, diferencias en los regímenes conducirían a los ecosistemas forestales o semiforestales a un fenómeno de paramización, a una recuperación parcial de las propiedades ecosistémicas o al detenimiento de la sucesión secundaria en estados sucesionales tardíos. Por otra parte podemos afirmar que estas transformaciones se darían en sentido de los gradientes de algunos mecanismos y factores como la temperatura, la radiación, la altitud y/o la herbivoría.



DINÁMICA DE LA VEGETACIÓN EN EL LÍMITE FORESTAL BAJO DIFERENTES ESCENARIOS DE CAMBIO AMBIENTAL

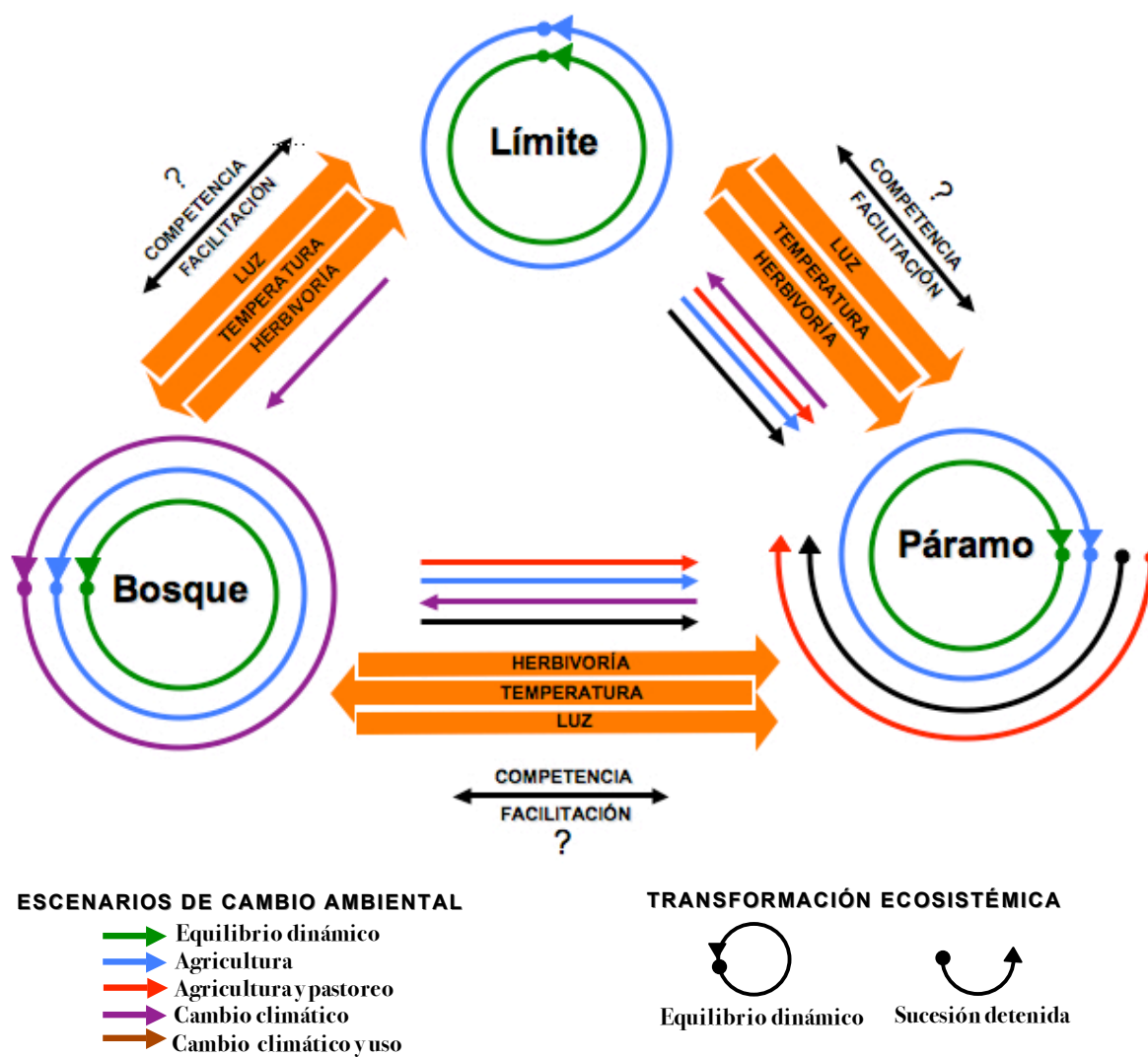


Gráfico 19. Posibles transformaciones en los ecosistemas de alta montaña tropical, bajo diferentes escenarios de cambio ambiental. Se indican las rutas sucesionales bajo el efecto de los diferentes escenarios de cambio y algunos de los factores que modulan y condicionan la dinámica de la vegetación.



4.8. LIMITACIONES DE LA INVESTIGACIÓN Y SUGERENCIAS

Este es el primer estudio en Venezuela que evalúa explícitamente el impacto del uso humano (apertura de claros a partir de la intervención agrícola) sobre la dinámica de la vegetación en el límite forestal montano. Dado que en nuestra área de estudio se abandonó la actividad agrícola hace aproximadamente 50 años, esta investigación brinda la oportunidad de evaluar la estructura de la vegetación en páramos y bosques en áreas con mucho más tiempo en sucesión secundaria que las evaluadas en la mayoría de los estudios previos en los páramos (ej. Sarmiento et al. 2003). Sin embargo, por constituir una primera evaluación de una temática poco explorada y haber sido realizado en un área de difícil acceso, este estudio tiene una serie de limitaciones que deben ser resaltadas, sobre todo con miras al diseño de estudios posteriores que puedan dar continuidad a esta línea de investigación.

Una de las mayores limitaciones en nuestra investigación fue la imposibilidad de control de la alta heterogeneidad espacial y ambiental de nuestra área de estudio. Por ejemplo, en la selección de las parcelas de cultivo, no se tiene control sobre su posición en el gradiente y la ubicación en el paisaje dado que esta selección depende exclusivamente de las áreas seleccionadas para el cultivo por los agricultores. Así, es difícil controlar el posible ruido que generan diferencias topográficas, geomorfológicas, de exposición, entre otros, como limitantes y potenciadores de procesos ecológicos.

Otra gran limitación que tuvimos es que no poseemos datos climatológicos, lo que nos genera un gran vacío de información con respecto al efecto de la intervención antrópica y de un posible cambio climático en los procesos sucesionales de la zona de transición. Por tanto sugerimos que es necesario realizar un estudio que comprenda el análisis de estas dimensiones ambientales climáticas, por ejemplo permitiendo evaluar la precipitación y estacionalidad de la misma en el área de estudio, así como las posibles diferencias en los montos de precipitación entre los dos transectos estudiados y otras que sea posible establecer en áreas con diferente exposición. También sería interesante contar con datos climáticos que permitan comparar la temperatura y radiación a diferentes altitudes y exposiciones así como las diferencias entre zonas bajo el dosel del bosque y zonas abiertas.

Lo mismo es válido para la caracterización de los suelos de las zonas cultivadas en sucesión y las zonas no cultivadas. Sería importante evaluar si la intervención en el límite forestal induce cambios importantes en propiedades edáficas clave como la materia orgánica del suelo, el contenido de nutrientes o la biota del suelo (ej. biomasa microbiana, micorrizas) que pudieran limitar el establecimiento de las leñosas.

Asimismo, vemos la necesidad de contar con réplicas de nuestra investigación en otras zonas de estudio con características ambientales contrastantes, especialmente en ecotonos bosque-páramo en zonas más secas, para evaluar la generalidad de nuestras conclusiones.

Por otro lado, sería muy importante poder cuantificar la carga animal presente en las parcelas en sucesión y las áreas no cultivadas, así como contar con áreas de estudio en donde esta presión pudiera ser menor. Así mismo, sería interesante realizar estudios de exclusión experimental del pastoreo, todo esto para poder evaluar con mayor precisión el impacto del uso ganadero sobre la dinámica sucesional de la vegetación en diferentes posiciones en el límite forestal.



Nuestro estudio, así como los de otros autores en el límite forestal (ej. Puentes 2009; Bader et al. 2007c) sugieren que cambios en la incidencia de radiación producto de diferencias en la fisionomía de la vegetación o el disturbio pudieran ser limitantes importantes en el establecimiento de las leñosas en zonas abiertas. Así, sería muy importante poder evaluar con más detalle el efecto de cambios en la exposición sobre la dinámica del límite, así como analizar experimentalmente el efecto de la radiación sobre la dinámica de establecimiento de diferentes especies. Igualmente, es necesario evaluar otros posibles factores limitantes para el establecimiento de las leñosas, como la disponibilidad de semillas viables en el banco de semillas y la efectividad de los mecanismos de dispersión de las leñosas a las áreas intervenidas.

De realizar otras réplicas de nuestro trabajo sugerimos prever las diferentes dificultades logísticas y de recurso humano que un estudio de esta naturaleza implica. Precisamente, una de las grandes dificultades para la logística, pero que es la mayor oportunidad en estos estudios, es la distancia de la zona de estudio y su dificultad para el acceso, la periodicidad de los monitoreos y el tiempo que requiere cada uno de ellos.

Es muy importante iniciar investigaciones que apunten al conocimiento del funcionamiento de los ecosistemas que conforman la zona de transición y extender las investigaciones en este campo a áreas que han sido paramizadas. Esto permitiría conocer mejor el grado de vulnerabilidad de los ecosistemas altoandinos bajo escenarios de cambio global.



Capítulo V

Conclusiones



Del proceso de investigación sobre el efecto de la eliminación de la vegetación en la dinámica sucesional de los ecosistemas de la zona de transición entre el bosque y el páramo podemos concluir que:

El límite forestal tropical andino se encuentra altamente influenciado por cambios ambientales a lo largo del gradiente altitudinal que hacen que se presenten importantes cambios en la estructura de la vegetación. En los bosques parameros predomina un estrato arbóreo de hasta 14 m de altura, un estrato subarbóreo y un estrato herbáceo. El límite presenta elementos mezclados tanto del bosque como del páramo, distribuidos en un estrato arbóreo hasta de 7 m de altura, un denso estrato arbustivo y un estrato herbáceo. Finalmente, en lo más alto de nuestro gradiente se encuentra el páramo, con un estrato arbustivo y un estrato herbáceo dominantes y escasos árboles de bajo porte.

En la dinámica sucesional de la vegetación a largo plazo como producto de la eliminación de la cobertura vegetal por el disturbio agrícola y el pastoreo sostenido, la altitud resultó ser es un factor significativo que influye en la diversidad local, condiciona el establecimiento de las especies de árboles a altitudes superiores a sus óptimos de crecimiento, representa un eje de cambio en las formas de vida a lo largo del gradiente e influye de forma significativa en las rutas sucesionales de la vegetación en los ecosistemas que conforman la zona de transición.

Tanto en el bosque paramero como en el límite de crecimiento continuo del bosque, la liberación de espacios producto de la eliminación de la cobertura boscosa por la intervención agrícola y mantenimiento posterior de la presión de pastoreo facilita el establecimiento de especies exóticas (ej. *Rumex acetosella*) y de especies propias de mayores altitudes que posiblemente presentan estrategias adaptativas que les permiten desarrollarse y mantenerse en lugares con alta incidencia de radiación y pudieran presentar una mayor tolerancia al ramoneo y al pisoteo del ganado. Este fenómeno conocido como paramización determina la aparición de enclaves o sectores situados dentro del dominio climático del bosque, donde este es sustituido por etapas subserales cuya composición florística y fisonomía se asemejan a las que caracterizan el páramo. Por otra parte, en los páramos dominados por arbustos y con presencia de árboles, la sucesión mediada por el pastoreo constante puede resultar en la pérdida de la estructura vertical generada por estas formas de vida y el resultado es la conversión a pastizales y rosetales y un posible detenimiento en estados serales tardíos en la sucesión secundaria.

Finalmente podemos decir que si bien nuestros resultados constituyen un aporte para el conocimiento de la dinámica sucesional de la vegetación del límite forestal, es necesario que se profundice en analizar la influencia de los factores ambientales limitantes y las interacciones bióticas de competencia, facilitación y herbivoría en la sucesión a largo plazo. Esto nos permitirá profundizar nuestra comprensión de los factores que influyen la dinámica del límite forestal montano en escenarios de cambio ambiental. Así mismo, contribuirá a generar herramientas para la implementación de proyectos de restauración, preservación y manejo de los bosques parameros y bosques altoandinos, ecosistemas extensos, altamente diversos y que muestran una alta fragilidad y baja resiliencia. Así mismo, estos ecosistemas constituyen un escenario privilegiado para la investigación y el monitoreo de los efectos de la intervención antrópica y el cambio climático global en los Andes del Norte.



Bibliografía



-A-

Aerts, R., E. November, I. van der Borgh, M. Behailu, M. Hermuy y B. Muys. 2006. Effects of pioneer shrubs on the recruitment of the fleshy-fruited tree *Olea europaea* ssp. *cuspidata* in Afromontane savann Applied Vegetation Science 9: 117-126.

Aide, T. M., J. K. Zimmerman, L. Herrera, M. Rosario y M. Serrano. 1995. Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. Forest Ecology and Management 77: 77-86.

Andrade, G. 1993. Paisaje y biodiversidad en las selvas de Los Andes. En: Andrade, G. Carpanta. Ecología y conservación de un ecosistema altoandino. Fundación Natura-The Nature conservancy- Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá. Colombia. pp. 31-44.

Aradottir, A. L. y O. Arnalds. 2001. Ecosystem degradation and restoration of birch woodland in Iceland. En F. E. Wielgolaski (ed.). Nordic mountain birch ecosystems. Carnforth. The Parthenon Publishing Group Limited. 27.

Arzac, A. J. 2008. Distribución espacial de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico en Los Andes Tropicales. Trabajo especial de grado de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

Ataroff, M. y Sarmiento, L. 2003. Diversidad en Los Andes de Venezuela. I Mapa de Unidades Ecológicas del Estado Mérida. CD-ROM, Ediciones Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

Autio, J. 2006. Environmental factors controlling the position of the actual timberline and treeline on the fells of Finnish Lapland. Faculty of Science, Department of Geography, University of Oulu, Finland.

-B-

Bader, M. 2007a. Tropical alpine treelines. How ecological precesses control vegetation patterning and dynamics. PhD. Thesis. Wageningen University. Wageningen. Netherlands. p 192 p.

Bader, M., M. Rietkerk y A. Bregt. 2007b Vegetation structure and Temperature regimes of Tropical Alpine Treelines. Arctic, Antarctic and Alpine Research 39 (3): 353-364

Bader, M., I. van Geloofy y M. Rietkerk. 2007c. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. Plant Ecology 191: 33-45.

Barthlott, W., V. Schmit-Neuerburg, J. Nieder y S. Engwald. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes: a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. Plant Ecol. 152: 145-156.

Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1995. Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades. Ediciones Omega. Barcelona.

Berbesi, N. 1990. Estrategias de asignación de biomasa y nutrientes en plantas del páramo Andino, en un gradiente sucesional y sus variaciones estacionales. Tesis de grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

Berg, A. y S. Suchi. 2001. La Vegetación de los Páramos La Aguada, La Fría y Espejo en los Andes Venezolanos. Plántula. 3(1): 47-64

Bulow-Olsen, A., H. N. Sackville, M. J. Hutchings. 1984. A study of growth form in genets of *Trifolium repens*. As affected by intra- and interplant contacts. Oecologia 61: 383-387.

-C-

Cáceres, Y. K. Intercambio gaseoso y mecanismos de resistencia a bajas temperaturas de *Vaccinium meridionale*, en el páramo de La Aguada. Mérida-Venezuela. Trabajo de grado de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Caldwell, M. M., R. Robberetch y W. Biling. 1980. A steep latitudinal gradient of solar ultraviolet-B radiation in the arctic alpine life zone. Ecology 61: 600-611.

Camarero, J. y Gutiérrez, E. 1999 Patrón espacial de un ecotono bosque subalpino- pastos alpinos (Las Cutas, Ordesa, Pirineos Centrales). Invest. Agr.: Sist. Recur. For. 8 (1): 171-205.

Camarero, J., E. Gutiérrez y M. Fortín. 2000. Spatial pattern of subalpine forest- alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. Forest Ecology and Management. 134: 1-16.

Camargo, G. 2004. Lineamientos técnicos para la conservación y la restauración en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Bogotá,

Camargo, G. y V. Salamanca. 2002. Protocolo Distrital de



Restauración Ecológica: Guía para la restauración de ecosistemas nativos en las áreas rurales de Bogotá. DAMA-Fundación Estación Biológica Bachaqueros. Bogotá D. C. Colombia. p. 288.

Castaño-Urbe C. 2002. Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición HotSpot & Global Tensor. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Bogotá. Colombia.

Cavieres, L. A. y F. I. Piper. 2004. Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. En Cabrera H. M (ed). Fisiología Ecológica en Plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas. EUV. Valparaíso (Chile). pp. 221 – 234.

Cavieres, L.A., F. Rada, C. García-Núñez, A. Azocar y H.M. Cabrera. 2000. Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica* 21(3):203–211.

Corlett, R. T. 1987. Post-fire succession on Mt. Wilhelm, Papua New Guinea. *Biotropica* 19: 157–160.

Cortés-S, S., 2003. Estructura de la vegetación arbórea y arbustiva en el costado oriental de la serranía de chía (Cundinamarca, Colombia). *Caldasia* 25(1): 119-137.

Cortés-S, S., O. Rangel-Ch. y H. Serrano-V. 2004. Transformation of the vegetal cover in the high mountain of the Cordillera Oriental, Colombia. *Lyonia a journal of ecology and application* 6: 153-160.

Cuevas, J. 2000. Tree recruitment at the Nothofagus pumilio alpine timberline in Tierra del Fuego. *Journal of Ecology*. 88: 840-855.

Cullen Le, G.H, Stewart, R.P, Duncan y J.G, Palmer. 2001. Disturbance and climate warming influences on New Zealand Nothofagus tree-line population dynamics. *Journal of Ecology* 89: 1061-1071.

-D-

Dale, V. H., F. J. Swanson y C. M. Crisafulli. 2005. Ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens. – Springer, New York.

Daniels, L. y T. Veblen 2004. Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern patagonia *Ecology*, 85(5), pp. 1284–1296

de Kroon, H. T. Hara y R. Kwant. 1992. Size hierarchies of shoots and clones in clonal herbs monocultures: Do clonal and non-clonal plants compete differently?. *Oikos* 63: 410-419.

de los Angeles C., C. Posada, O. Vargas. 2002. Banco de semillas germinable de una comunidad vegetal de paramo humedo sometida a quema y pastoreo (parque nacional natural chingaza, colombia). *ECOTROPICOS* 15(1): 51-60.

del Moral, R. 1995. Caprice and predictability during early primary succession on Mount St. Helens. *American Journal of Botany* 82: 33.

Denslow, J. y Guzmán S. 2000. Variation in stand structure light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panamá. *Journal of vegetation Science*. 11: 201-212

Doak, D. F. y M. G. Loso. 2003. Effects of Grizzly Bear Digging on alpine plant community structure. *Artic, antarctic and alpine research*. 35(4): 421-428.

Dullinger, S., T. Dirnböky G. Grabherr. 2003. Patterns of shrubs invasion into high mountain grasslands of the northern calcareous alps, Austria. *Artic, Antarctic and alpine research* 35(4) 434-441.

-E-

Ellenberg, H. 1986. Vegetation ecology of Central Europe, 4th edition. Cambridge University Press, Cambridge.

Ellenberg H. 1996. Paramos und Punas der Hochanden SuE damerikas, heute grossenteils als potentielle WaE lder anerkannt. *Verh Ges OÈ kol* 25:17-23

Ewel, J. J. 1980. Tropical successions manifold routes to maturity. *Biotropica* 12: 2-7.

-F-

Ferwerda, W. 1987. The influence of potato cultivation on the natural bunchgrass paramo in the Colombian Cordillera Oriental. Interna Report No. 220. Hugo de Vries Laboratory, University of Amsterdam, Amsterdam, The Netherlands.

French, D. D., G. R. Miller y R. P. Cummins. 1997. Recent development of high-altitude *Pinus sylvestris* scrub in the northern cairngorm mountains, Scotland. *Biological Conservation*. 79: 133-144.

-G-

Gentry, A. 1995, Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. En: S. H. Bullock, H. A. Money y E.



Medina (eds). Seasonally dry forests. Cambridge University Press. Cambridge, England.

Germino, M. J., W. K. Smith y A. C. Resor. 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpinetreeline ecotone. *Plant Ecology* 162: 157-168.

Goldman, R. y K. Wasson. 2008. Impacts and interactions of multiple human perturbations in a California salt marsh. *Oecologia* 158:151-163.

Goldstein G, F. C. Meinzer y F. Rada. 1994. Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. En: PW Rundel, AP Smith & FC Meinzer (eds) *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*, pp. 129-149. Cambridge University Press, Cambridge.

Grace, J. F., Berninger y L. Nagy. 2002. Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany*. 90: 537-544.

Hopkins, M. S. y A. W. Graham. 1983. The species composition of soil seed banks beneath lowland tropical rain forests in North Queensland. Australia. *Biotropica* 15:90-99.

Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*, Butterworths. 2 edición. University of California. Great Britain. London. 256 p.

Grime, J. P. 2002. *Plant strategies and vegetation processes*. Ed. 2. J. Wiley & Sons, Chichester.

Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc.* 52: 107-145.

Guariguata, M. y M. Ostertag. 2002. Sucesión secundaria. Pp. 591-623. En: M. R. Guariguata y G. H. Kattan. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Ediciones LUR. Costa Rica.

-H-

Hamilton, A. C. y R. A. Perrott. 1981. A study of altitudinal zonation in the montane forest belt of Mt Elgon, Kenya/Uganda. *Vegetatio* 45: 107-125

Hedberg, O. 1992. Afroalpine vegetation compared to páramo: Convergent adaptations and divergent differentiation. *Academia Press, London*, pp. 15 - 29.

Hernández-Camacho, J. I. 1997. Comentarios preliminares sobre la paramización en Los Andes de Colombia. Premio a la vida y obra. Fondo Fen Colombia.

Hinckley T. M., G. H., Goldstein, F. Meinzer y R. O., Teskey. 1984. Environmental constraints at arctic, temperate-maritime and tropical treelines. En: Turner H, Tranquillini W (eds), *Establishment and Tending of Sub-alpine Forest: Research and Management* pp 21-370, Proc. 3rd IUFRO Workshop, Eidg. Anst. Forstl. Versuchswes., Berlin.

Hofgaard, A. 1999. The role of "natural" landscape influenced by man in predicting response to climate change. *Ecological Bulletins* 10: 160-167.

Hofstede, R. 2004. Health state of Páramos: an effort to correlate science and practice. *Lyonia*, Vol. 6(1), 61-73.

Hofstede, R., P. Segarrray y P. Mena. 2003. Los páramos del mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/NC/IUCN/EcoCiencia. Quito

Holbrook, M., y F. E. Putz. 1996. Physiology of tropical vines and hemiepiphytes: plants that climb up and plants that climb down. En: Mulkey, S. S., P. L. Chazdon, y A. P. Smith (Eds.). *Tropical forest plant ecophysiology* pp. 363-394. Chapman and Hall, New York, New York.

Holl, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate and soil. *Biotropica* 31(2): 229-242.

Holtmeier, F. K. 2003. *Mountain timberlines. Ecology, patchiness and dynamics*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Holtmeier, F. K. y G. Broll. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global ecology and Biogeography*. 14: 396-410.

-I-J-

Ives, J. D. 1978. Remarks on the Stability of Timberline. En: Troll, C y W. Lauer (eds): *Geocological Relations Between the Southern Temperate Zone and the tropical Mountains*. Steiner Verlag, Wiesbaden. Pp 313-318.

Jaimes, V. y L. Sarmiento. 2002. Regeneración de la vegetación de páramo después de un disturbio agrícola en la Cordillera Oriental de Colombia. *Ecotrópicos* 15:59-72.

Janzen, D. H. 1973. Rate of regeneration after a tropical high elevation fire. *Biotropica* 5 (2):117-122.



Jobbagy E. G. y R. B., Jackson. 2000. Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemisphere. *Global Ecology and Biogeography* 9:253-268.

-K-

Kasper, K., P. Verweij y H. Beukema. 1995. Effects of cutting and grazing on Andean treeline vegetation. *Biodiversity and conservation of Neotropical Montane Forests*. pp 527-539. The New York Botanical Garden.

Keating, P. 1999. Changes in páramo vegetation along an elevation gradient in southern Ecuador. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 129(2): 159-175.

Keller, F., F. Kienast, y M. Beniston, 2000. Evidence of response of vegetation to environmental change on high-elevation sites in the Swiss Alps. *Reg. Environ. Change* 1: 70-77.

Kok, K., P. Verweij y H. Beukema. 1995. Effects of cutting and grazing on Andean treeline Vegetation. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. 527-539.

Körner, C. 2003. *Alpine plant life – Functional plant ecology of High Mountain ecosystems*. 2nd. ed. Springer, Berlin-Heidelberg, DE.

Körner, C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*. 115: 445-459

Körner, C. 1999. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. p. 338.

Kullman, L. 1976. Recent trädgränsdynamik i V Härjedalen. *Svensk botanisk tidskrift* 70: 107-136.

Kullman, L. 1987. Long-term dynamics of high-altitude populations of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes. *New Phytologist* 106:567-584.

Kupfer, J. A. y D. M., Cairns. 1996. The suitability of montane ecotones as indicators of global climatic change. *Prog. Phys. Geogr.* 20, 253-272.

-L-

Lauer, W. y D. Klaus. 1975. Geological investigations on the timberline of Pico de Orizaba, Mexico. *Arctic and Alpine Research* 7(4): 315-330

Lüttge, U. 2008. *Physiological Ecology of Tropical Plants*. Second Edition. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. Germany.

-M-N-

Magee, T. K. y J. A. Antos. 1992. Tree invasion into a mountain-top meadow in the Oregon Coast Range, USA. *J. Veg. Sci.* 3: 485-494.

Márquez, T. y M. Sampson. 2004. Prioridades geográficas de conservación en la ecorregión bosques montanos de Los Andes venezolanos. Trabajo especial de grado de licenciatura. Facultad de ciencias forestales y ambientales. Escuela de geografía. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela.

McCook, L. J. 1994. Understanding ecological community succession: Causal models and theories, a review. *Vegetatio*. 110: 115-147.

Medina, E. 1998. Seedling establishment and endurance in tropical forests: ecophysiology of stress during early stages of growth. En: Scarano, F. R. y A. C. Franco (eds). *Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants in the neotropics*. *Oecologia Brasiliensis*, vol IV. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro. pp. 23-43.

Molinillo, M. F. 1992. Pastoreo en ecosistemas de páramo: estrategias culturales e impacto sobre la vegetación en la Cordillera de Mérida, Venezuela. Tesis de maestría. Universidad de los Andes. Mérida.

Molinillo, M. y Monasterio M. 2002. Patrones de vegetación y pastoreo en ambientes de paramo, *Ecotropicos*. 15(1):19-34.

Monasterio, M. 1979. El Páramo Desértico en el Altandino de Venezuela. En M. Salgado-Labouriau (Ed): *El Medio Ambiente Páramo*. Actas del seminario de Mérida – Venezuela. Ediciones centro de estudios avanzados.

Monasterio, M. 1980a. Los Paramos Andinos como Región Natural “Características biogeográficas generales y afinidades con otras regiones Andinas”. En M. Monasterio (Ed): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.

Monasterio, M y M. Molinillo. 2003. Venezuela. En: Hofstede, R., P. Segarra y P. Mena (Eds). 2003. *Los Páramos del Mundo*. Proyecto Atlas Mundial de los Paramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia. Quito. 205-236 p.

Monasterio, M. y S. Reyes. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los paramos de los andes Venezolanos. En M. Monasterio (Ed): *Estudios Ecológicos*



en los Paramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.

Monasterio, M. 1980b. Las formaciones vegetales de los Paramos de Venezuela. En M. Monasterio (Ed): Estudios Ecológicos en los Paramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.

Montenegro, A. y O. Vargas-Ríos 2008. Caracterización de bordes de bosque altoandino e implicaciones para la restauración ecológica en la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *Rev. Biol. Trop.* Vol. 56 (3): 1543-1556.

Montilla, M., M. Monasterio y Sarmiento L. 2002. Dinámica sucesional de la fitomasa y los nutrientes en parcelas en sucesión-regeneración en un agroecosistema de páramo. *Ecotropicos* 15(1):75-84

Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M & T – Manuales y Tesis SEA, Vol. 1. Zaragoza, 84 pp.

Motta, R. y P. Nola. 2001. Growth trends and dynamics in subalpine forest stands in the Varaita Valley (Piedmont, Italy) and their relationships with human activities and global change. *J. Veg. Sci.* 12: 219-230.

Novák, J. y M. Konvička. 2006. Proximity of valuable habitats affects succession patterns in abandoned quarries. *Ecol. Engin.* 26: 113–122.

-O-P-

Oksanen, L., J. Moen, y T. Helle. 1995. Timberline patterns in northernmost Fennoscandia. Relative importance of climate and grazing. *Acta Botanica Fennica* 153: 93-105.

Pauli, H., M. Gottfried y G. Grabherr. 2001. High summits of the Alps in a changing climate. The oldest observation series on high mountain plant diversity in Europe. En: Walther, G.R., Burga, C.A. & Edwards, P.J. (eds.) Fingerprints of climate change. Adapted behaviour and shifting species ranges, pp. 139-149. Kluwer Academic/Plenum Publishers, NY, US.

Paulsen, J., U. M. Weber y C. Körner. 2000. Tree growth near treeline: Abrupt or gradual reduction with altitude? *Arct. Antarct. Alp. Res.* 32: 14-20

Petit, P. 1984. Variación altitudinal de la vegetación en los andes venezolanos. Un ensayo metodológico con énfasis en el ecotono Bosque-Páramo. Tesis de licenciatura en geografía. Universidad de los Andes. Mérida-Venezuela.

Poorter, L. 1998. Seedling growth of Bolivian rain forest species in relation to light and water availability. PhD Thesis, Utrecht.

Poulin, M., L. Rochefort y A. Desrochers. 1999. Conservation of bog plant species assemblages, assessing the role of natural remnants in mined sites. – *Appl. Veget. Sci.* 2: 169–180.

Prach, K. y K. Řehouňková. 2006. Vegetation succession over broad geographical scales: which factors determine the patterns?. *Preslia* 78: 469–480.

Puentes, J. 2010. Patrones y mecanismos de establecimiento de plantas leñosas en la transición entre el bosque y el páramo en Los Andes venezolanos. Trabajo de grado de Maestría, Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de Los Andes. Mérida Venezuela.

-R-

Rada, F., Azócar, A., Briceño, B., J. González, J. y García-Núñez C. 1996. Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species. *Trees.* 10 (4): 218-222.

Ramírez L. A. 2008. Estructura de la vegetación en la zona de transición entre el bosque y el páramo en la Sierra Nevada de Mérida. Trabajo especial de grado de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Rangel, O. 2000. La región paramuna y la franja alledaña en Colombia en Rangel, O. 2000. Colombia Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna.

Reisigl H, Keller R. 1987. Alpenpflanzen im Lebensraum. G Fischer, Stuttgart.

Rodríguez, M. 2005. Cambio del Paisaje en la Cuenca del Río Capaz. Trabajo de grado de licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

-S-

Salmonsson, J. 2003. Human impact on the forest line. A pollen analytical study in connection to stalo dwellings in Vindelfjällen nature reserve, northern Sweden. Institutionen för skoglig vegetationsekologi SLU.

Santaella, W. 2007. Cambio del paisaje en la línea transicional paramoselva nublada, sector la aguada de la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida. Trabajo de



Grado. Universidad Yacambú. Facultad de Humanidades. Barquisimeto. Venezuela.

Sarmiento, F. O. 2002. Impulsores de cambio del paisaje: dinámica de las líneas de árboles en la montología neotropical. *Ecotropicos* 15(2):129-146.

Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds), high altitude tropical biogeography. Oxford University Press, New York, Oxford. pp. 346-358.

Sarmiento, L. 2006. Grazing impact on vegetation structure and plant species richness in an old-field succession of the venezuelan páramos. In: Spehn, E. Liberman, M., Körner, C. (Eds): Land use changes and mountain biodiversity. CRC Press LLC, Boca Ratón FL. USA. pp. 119-135.

Sarmiento, L., J. K. Smith y M. Monasterio. 2002. Balancing Conservation of Biodiversity and Economical Profit in the High Venezuelan Andes: Is Fallow Agriculture an Alternative?. En: Korner, C., Spehn, E. (Eds). Mountain Biodiversity - A global assessment. Parthenon Publisher, London, pp. 285-295.

Sarmiento L., y L. D. Llambí. En prensa. Sucesión-regeneración del ecosistema de páramo luego de un disturbio agrícola: una síntesis de 20 años de investigaciones en la cordillera de Mérida. En: Herrera, F. y Herrera, I. (eds). La restauración ecológica en Venezuela: Fundamentos y experiencias. Ediciones IVIC, Caracas.

Sarmiento, L., L. D., Llambí., A., Escalona, y N., Marquez. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology* 166:63-74.

Sarmiento, L., M. Monasterio y M. Montilla. 1993. Ecological bases, sustainability, and current trends in traditional agriculture in the Venezuelan high Andes. *Mountain Research and Development*: 13: 167-176.

Schneider, J., J. Gaviria y G. Zizka. 2003. Inventario florístico de un bosque altimontano húmedo en el Valle de San Javier, Edo. Mérida, Venezuela. *Plántula* 3(2): 65-81.

Schubert, C. 1979. La zona del páramo: morfología glacial y periglacial de los Andes de Venezuela. En: Salgado-Laboriau (ed.) El Medio Ambiente Páramo. UNESCO-IVIC, Caracas. Pp 11-27.

Slayter, R. O y I. R. Noble. 1992. Dynamics of montane treelines. En Hansen. A.J. y F. di Castri (eds). *Landscapes*

bundaries: consequences for biotic and ecological flows. Springer, New York. Pp. 346-359.

Slocum, M. G., T. M. Aide, J. K. Zimmerman y L. Navarro. 2004. Natural regeneration of subtropical montane forest after clearing fern thickets in the Dominican Republic. *Journal of Tropical Ecology* 20:483-486

Smith, A.P y T. P., Young. 1987. Tropical Alpine Plant Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematic* 18,137-58.

Stevens, G. C. y J. F. Fox. 1991. The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 22: 177-191.

-T-

Taiz, L., y E. Zeiger. 2002. *Plant Physiology* 3rd ed. Sinauer associates Inc. Sunderland. USA. p. 113.

Teoborgh, J. 1977. Birds species diversity on an Andean elevation gradient. *Ecology* 58: 1007-1019.

Ter Braak C. F. y P. Smilauer. 1999. Canoco for Windows. Version 4.02. Centre for Biometry, CPRO-DLO, Wageningen.

Tirado, C. J. 1997. Estudio florístico de un comunidad andina escandente. Trabajo especial de grado de licenciatura. Facultad de ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela.

Tranquilini, W. 1979. Physiological ecology of the alpine timberline: tree existente at high altitudes with special referente to the Europeans Alps. Springer. New York, 131 p.

-U-V-

Ursic, K. A., N. C. Kenkel y D. W. Larson. 1997. Revegetation dynamics of cliff faces in abandoned limestone quarries. *J. Appl. Ecol.* 34: 289-303.

van der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeography* 1: 3-26.

van der Hammen, T. 1989. History of the montane forests of the Northern Andes. *Plant Systematics and Evolution*. 162: 109-114.

van der Hammen, T. 1997. Plan ambiental de la Sabana de Bogotá. Bogotá: CAR.



- van der Hammen, T.** 1998. Plan Ambiental de la Cuenca Alta del Río Bogotá. Análisis de la problemática y soluciones recomendadas. Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca, CAR. Bogotá.
- Van der Hammen, T. y A. M. Cleef.** 1986. Development of the High Andean Paramo Flora and Vegetation. En: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.), High Altitude Tropical Biogeography: pp. 153-201. Oxford University press.
- van der Hammen, T., J. D. Pabón., H. Gutierrez y J. C. Alarcón.** 2002. El cambio global y los ecosistemas de alta montaña de Colombia. En: Castaño-Urbe C. (ed). Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición HotSpot & Global Tensor. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Bogotá. Colombia.
- van Wesenbeeck, B. K., T. van Mourik, J. F. Duivenvoorden. y A. M. Cleef.** 2003. Strong effects of a plantation with *Pinus patula* on Andean subpáramo vegetation: a case study from Colombia. *Biological Conservation* 114: 207-218
- Vareschi, W.** 1970. Flora de los Páramos de Venezuela. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Vareschi, W.** 1992. Ecología de la vegetación tropical. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas. 307 pp.
- Vargas O.** 2002. Disturbios, patrones sucesionales y grupos funcionales de especie en la interpretación de matrices de paisaje en los páramos. *Perez-Arbelaezia* 13: 74-89.
- Vargas, O., A. Diaz, L. Trujillo, P. Velasco-Linares, R. Diaz, O. León y Montenegro A.** 2008. Barreras para la restauración ecológica. En: Vargas O. (ed). Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Bogotá, Colombia. 372 p.
- Vargas, O., J., Premauer y C. A., Cárdenas.** 2003. El pastoreo de ganado y su impacto en los ecosistemas naturales: el caso de los páramos andinos. *Perez Arbelaezia*. 14: Febrero 149-180.
- Vargas, O., J. Premauer y C. de los Ángeles.** 2002. Efecto del pastoreo sobre la estructura de la vegetación en un páramo húmedo de Colombia. *Ecotropicos* 15(1):35-50.
- Verhagen, R., J. Klooker, J. Bakker y van Diggelen R.** 2001. Restoration success of low-production plant communities on former agricultural soils after top-soil removal. *Appl. Veget. Sci.* 4: 75-82
- Verweij, P.** 1995. Spatial and Temporal Modelling of Vegetation Patterns. Burning and grazing in the paramo of Los Nevados National Park, Colombia. PhD dissertation, ITC Publication 30.
- Vitousek P. M.** 1986. Biological invasions and ecosystem properties: can species make a difference? En: Mooney H.A. and Drake J.A. (eds), *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*. Springer-Verlag, New York, pp. 163-178.
- W-**
- Walther, G.-R., Beissner, S. y Burga, C. A.** 2005. Trends in the upward shift of alpine plants. *J. Veg. Sci.* 16: 541-548.
- Wardle, P.** 1971. An explanation for alpine timberline. *New Zealand Journal of Botany* 9:371-402.
- Wick, L. y Tinner, W.** 1997. Vegetation Changes and Timberline Fluctuations in the Central Alps as Indicators of Holocene Climatic Oscillations. *Arctic and Alpine Research* 4: 445- 458.
- Wille, M., H. Hooghiemstra, R. Hofstede, J. Fehse y J. Sevink.** 2002. Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. *Journal of Tropical Ecology.* 18: 409-440.
- Wolf J. H.** 2005. The response of epiphytes to anthropogenic disturbance of pine-oak forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Ecology and Management* 212: 376-393
- Y-Z-**
- Yañez, P.** 1998. Caracterización florística en un sector de cambio páramo-selva nublada en el Parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela.
- Young, K. R.** 1991. Natural history of an understory bamboo (*Chusquea* sp.) in a tropical timberline forest. *Biotropica*. 23 (4b): 542-554.
- Young, K. R. y B. León.** 207. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 362: 263-



ANEXO 6

Listado de especies de plantas

FAMILIA	ESPECIE	CÓDIGO	FORMA DE VIDA
ROSACEAE	<i>Acaena cylindristachya</i> Ruiz & Pav.	Aca cyl	Roseta acaule
ROSACEAE	<i>Acaena elongata</i> L.	Aca elo	Arbusto
ASTERACEAE	<i>Achirocline praemorsus</i>	Ach par	Hierba no graminoides
POACEAE	<i>Aciachne acicularis</i> Laegaard.	Aci pul	Hierba graminoides en cojin
POACEAE	<i>Aegopogon bryophylus</i> Döll	Aeg bry	Graminea en macolla
POACEAE	<i>Aegopogon cenchroides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd	Aeg cen	Graminea en macolla
ASTERACEAE	<i>Ageratina</i> sp.	Age	Subfrutice
POACEAE	<i>Agrostis trichodes</i> Roem. & Schult.	Agr tri	Graminea en macolla
RUBIACEAE	<i>Arcytophyllum nitidum</i> (Kunth) Schldt.	Arc nit	Arbusto
CARYOPHYLLACEAE	<i>Arenaria jahnii</i>	Are jah	Cojín
CARYOPHYLLACEAE	<i>Arenaria musciforme</i>	Are mus	Cojín
CARYOPHYLLACEAE	<i>Arenaria venezolana</i> Briq.	Are ven	Hierba no graminoides
ASPLENIDACEAE	<i>Asplenium</i> sp	Asp	Helecho
ASTERACEAE	<i>Asteraceae</i> sp I	Ast I	Arbol
ASTERACEAE	<i>Asteraceae</i> sp II	Ast II	Arbol
ASTERACEAE	<i>Baccharis</i> sp I	Bac	Arbusto
ASTERACEAE	<i>Baccharis tricuneata</i> (L.f.) Pers	Bac tri	Arbusto
SCROPHULARIACEAE	<i>Bartsia laniflora</i> Benth.	Bar lan	Hierba no graminoides
SCROPHULARIACEAE	<i>Bartsia pedicularioides</i> Benth.	Bar ped	Hierba no graminoides
BERBERIDACEAE	<i>Berberis discolor</i> Turcz.	Ber dis	Arbol
ASTERACEAE	<i>Bidens triplinervia</i> var. <i>macrantha</i> (Wedd.) Sherff	Bid tri	Hierba no graminoides
BLECHNACEAE	<i>Blechnum</i> sp	Ble	Helecho
BRYOPHYTA	Briófitos	Brio	Briófito
BROMELIACEAE	<i>Bromeliaceae</i> sp I	Bro I	Roseta acaule
BROMELIACEAE	<i>Bromeliaceae</i> sp II	Bro II	Roseta acaule
BUDDLEJACEAE	<i>Buddleja</i> sp	Bud	Arbol
POACEAE	<i>Calamagrostis effusa</i> (H.B.K.) Steud	Cal eff	Graminea en macolla
POACEAE	<i>Calamagrostis viridiflavescens</i> (Poir.) Kunth	Cal vir	Graminea en macolla
SCROPHULARIACEAE	<i>Calceolaria</i> sp.	Cal	Hierba no graminoides
CYPERACEAE	<i>Carex</i> sp I	Car	Graminea en macolla
CYPERACEAE	<i>Carex</i> aff. <i>tamana</i> Steyererm.	Car tam	Graminea en macolla
SCROPHULARIACEAE	<i>Castilleja fissifolia</i> L.f.	Cas fis	Hierba no graminoides
SOLANACEAE	<i>Cestrum buxifolium</i> Kunth.	Ces bux	Arbol
MELASTOMATACEAE	<i>Chaetolepis lindeniana</i> (Naud.) Triana	Cha lin	Arbol
CLUSIACEAE	<i>Clusia</i> sp.	Clus	Arbol
CORIARIACEAE	<i>Coriaria ruscifolia</i> L.	Cor rus	Arbol
APOCYNACEAE	<i>Cynanchum</i> sp.	Cyn	Trepadora
ARALIACEAE	<i>Dendropanax</i> sp.	Den	Arbol
CARYOPHYLLACEAE	<i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd. Ex Roem. & Schult.	Dry cor	Hierba no graminoides
DRYOPTERIDACEAE	<i>Dryopteris</i> sp	Dry	Helecho
CRASSULACEAE	<i>Echeveria venezolensis</i> Rose	Ech ven	Hierba suculenta
ACROSTICHACEAE	<i>Elaphoglossum</i> sp I	Ela I	Helecho
ACROSTICHACEAE	<i>Elaphoglossum</i> sp II	Ela II	Helecho
EQUISETACEAE	<i>Equisetum bogotense</i> Kunth	Equ bog	Hierba no graminoides
APIACEAE	<i>Eryngium humile</i> Cav.	Eryg hum	Hierba no graminoides
APIACEAE	<i>Eryngium</i> sp II	Ery II	Hierba no graminoides
APIACEAE	<i>Eryngium</i> sp III	Ery III	Hierba no graminoides
ESCALLONACEAE	<i>Escallonia myrtilloides</i> L.f.	Esc myr	Arbol
ASTERACEAE	<i>Espeletia</i> sp I	Esp I	Roseta caulescente
ASTERACEAE	<i>Espeletia schultzei</i> Wedd.	Esp sch	Roseta caulescente
ASTERACEAE	<i>Eupatorium</i> sp.	Eup	Arbol
ONAGRACEAE	<i>Fuchsia membranacea</i> Heemsl.	Fuc mem	Arbol
RUBIACEAE	<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. Ex Griseb.	Gal hyp	Trepadora
ERICACEAE	<i>Gaultheria haplotricha</i> A.C. Sm.	Gau hap	Arbol
GERANIACEAE	<i>Geranio</i> sp I	Ger I	Hierba no graminoides
GERANIACEAE	<i>Geranio</i> sp II	Ger II	Hierba no graminoides
GERANIACEAE	<i>Geranio meridense</i> Pitt.	Ger mer	Hierba no graminoides
GERANIACEAE	<i>Geranio multiceps</i> Turcz.	Ger mul	Hierba no graminoides
ASTERACEAE	<i>Gynoxis</i> sp.	Gin	Arbusto
ASTERACEAE	<i>Gnaphalium antennarioides</i> DC.	Gna ant	Hierba no graminoides
ASTERACEAE	<i>Gnaphalium meridanum</i> Aristeg.	Gna mer	Hierba no graminoides
GENTIANACEAE	<i>Halenia viridis</i> (Griseb.) Gilg.	Hal vir	Hierba no graminoides
PTERIDOPHYTA	Helecho sp I	Hel I	Helecho
PTERIDOPHYTA	Helecho sp II	Hel II	Helecho
ROSACEAE	<i>Hesperomeles ferruginea</i> (Pers.) Benth	Hes fer	Arbol
ROSACEAE	<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.	Hes obt	Arbusto
FUNGI	Hongo	Hon	Saprófito
FUNGI	Hongo liquenizado	Hon liq	Hongo liquenizado
APIACEAE	<i>Hydrocotyle</i> sp II	Hyd II	Hierba no graminoides
APIACEAE	<i>Hydrocotyle multifida</i> A.Rich.	Hyd mul	Hierba no graminoides
HYMENOPHYLLACEAE	<i>Hymenophyllum</i> sp I	Hym I	Helecho
HYMENOPHYLLACEAE	<i>Hymenophyllum</i> sp II	Hym II	Helecho
HYPERICACEAE	<i>Hypericum caracasana</i> Willd.	Hyp car	Arbusto

HYPERICACEAE	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss.	Hyp lar	Arbusto
AQUIFOLIACEAE	<i>Ilex mirycoides</i> Kunth	Ile mir	Arbol
ROSACEAE	<i>Lachemilla hirta</i>	Lac hir	Hierba no graminoides
ROSACEAE	<i>Lachemilla moritziana</i> Damm.	Lac mor	Hierba no graminoides
ROSACEAE	<i>Lachemilla orbiculata</i>	Lac orb	Hierba no graminoides
ASTERACEAE	<i>Lasiocephalus longipenicillatus</i> (Schultz-Bip. ex Sandw.) Cuatrec.	Las lon	Hierba no graminoides
LAMIACEAE	<i>Lepechinia bullata</i> (Kunth) Epling	Lep bull	Arbol-Arbusto
CAMPANULACEAE	<i>Lobelia tenera</i> Kunth	Lob ten	Hierba no graminoides
ASTERACEAE	<i>Lourteigia stoechadifolia</i> (L. f.) R.M. King & H. Rob.	Lou sto	Hierba no graminoides
FABACEAE	<i>Lupinus emeronomus</i> C.P.Sm.	Lup eme	Subfrutice
LYCOPODIACEAE	<i>Lycopodium complanatum</i> L.	Lyc com	Hierba no graminoides
ERICACEAE	<i>Macleania rupestris</i> (Kunth) A.C.Sm.	Mac rup	Arbol
DRYOPTERIDACEAE	<i>Megalastrum</i> sp	Meg	Helecho
POLYGONACEAE	<i>Muehlenbeckia tannifolia</i> (Kunth) Meisn.	Mue tan	Trepadora
MYRSINACEAE	<i>Myrsine dependens</i> (Ruiz & Pavon) A. Spreng.	Myr dep	Arbol
MYRTACEAE	<i>Myrcianthes myrsinoides</i> (Kunth) F.T. Grifo	Myr myr	Arbol
MYRICACEAE	<i>Myrica funkii</i> Chev.	Myr Fu	Arbol
POACEAE	<i>Nasella linearifolia</i> (Fourn.) R. Pohl	Nas lin	Graminea en macolla
RUBIACEAE	<i>Nertera granadensis</i> (Mutis ex L.f.) Druce	Ner gra	Trepadora
ONAGRACEAE	<i>Oenothera</i> sp.	Oeno	Roseta acaule
ARALIACEAE	<i>Oreopanax chrysoleucus</i> Planch. & Lind.	Ore chr	Arbol
IRIDACEAE	<i>Orthrosanthus chimboracensis</i> (H.B.K.) Baker	Ort chi	Hierba no graminoides
POACEAE	<i>Ortachne erectifolia</i> (Swallwn) Clayton	Ort ere	Graminea en macolla
OXALIDACEAE	<i>Oxalis latifolia</i> Kunth	Oxa lat	Hierba no graminoides
OXALIDACEAE	<i>Oxalis spiralis</i> Ruiz & Pavon ex G. Don	Oxa spi	Hierba no graminoides
POACEAE	<i>Paspalum pygmaeum</i> Hack.	Pas pyg	Graminea en macolla
ASTERACEAE	<i>Pentacalia apiculata</i> (Schultz-Bip. ex Weddell) Cuatrec.	Pen api	Hierba no graminoides
POACEAE	<i>Penseitun clandestinum</i> Hochst. ex Chiov.	Pen cla	Hierba graminoides
PIPERACEAE	<i>Peperomia hartwegiana</i> Miq.	Pep har	Hierba no graminoides
PIPERACEAE	<i>Peperomia peruviana</i> Dahlst.	Pep I	Hierba no graminoides
PIPERACEAE	<i>Peperomia microphylla</i> H.B.K.	Pep mic	Hierba no graminoides
ERICACEAE	<i>Pernettya elliptica</i> DC.	Per eli	Arbusto
ERICACEAE	<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.	Per pro	Arbusto
VISCACEAE	<i>Phoradendron</i> cf. <i>piperoides</i> (Kunth) Trel.	Pho pip	Parásito epifito
URTICACEAE	<i>Pilea deuciadora</i> Wedd.	Pil deu	Hierba no graminoides
LENTIBULARIACEAE	<i>Pinguicula elongata</i> Benj.	Pin elo	Hierba no graminoides
PIPERACEAE	<i>Piper</i> sp.	Pip	Arbol
ORCHIDACEAE	<i>Pleurothallis</i> sp I	Ple I	Hierba no graminoides
ORCHIDACEAE	<i>Pleurothallis</i> sp II	Ple II	Hierba no graminoides
ORCHIDACEAE	<i>Pleurothallis</i> sp III	Ple III	Hierba no graminoides
PTERIDOPHYTA	<i>Polypodium</i> sp I	Pol I	Helecho
PTERIDOPHYTA	<i>Polypodium</i> sp II	Pol II	Helecho
RANUNCULACEAE	<i>Ranunculus</i> sp I	Ran I	Hierba no graminoides
RANUNCULACEAE	<i>Ranunculus</i> sp II	Ran II	Hierba no graminoides
GROSSULARIACEAE	<i>Ribes canescens</i> Pittier	Rib can	Arbol
ROSACEAE	<i>Rubus nubigenus</i> Kunth	Rub cor	Arbusto
POLYGONACEAE	<i>Rumex acetosella</i> L.	Rum Ace	Hierba no graminoides
LAMIACEAE	<i>Salvia cornea</i> Kunth	Sal cor	Hierba no graminoides
ASTERACEAE	<i>Senecio formosus</i> Kunth	Sen for	Hierba no graminoides
IRIDACEAE	<i>Sisyrinchium</i> sp.	Sis	Hierba no graminoides
SOLANACEAE	<i>Solanum</i> sp I	Sol I	Hierba no graminoides
SOLANACEAE	<i>Solanum</i> sp II	Sol II	Arbol
SOLANACEAE	<i>Solanum tuberosum</i> L.	Sol tub	Hierba no graminoides
ASTERACEAE	<i>Stevia caracasana</i> DC.	Ste car	Hierba no graminoides
ASTERACEAE	<i>Stevia ovata</i> Willd.	Ste ova	Hierba no graminoides
ASTERACEAE	<i>Stevia elatior</i> Kunth	Ste ela	Hierba no graminoides
ORCHIDACEAE	<i>Stelis</i> sp I	Ste I	Hierba no graminoides
ORCHIDACEAE	<i>Stelis</i> sp II	Ste II	Hierba no graminoides
ORCHIDACEAE	<i>Stelis</i> sp III	Ste III	Hierba no graminoides
ASTERACEAE	<i>Stevia lucida</i> Lag.	Ste luc	Arbusto
ORCHIDACEAE	<i>Stenorrhynchus vaginatum</i> (Kunth) Spreng.	Ste vag	Hierba no graminoides
URTICACEAE	<i>Urtica leptophylla</i> Wedd.	Urt lep	Hierba no graminoides
ERICACEAE	<i>Vaccinium floribundum</i> Kunth	Vac	Arbusto
ERICACEAE	<i>Vaccinium meridionale</i> Sw.	Vac I	Arbusto
ELAEOCARPACEAE	<i>Vallea stipularis</i> L. f.	Val sti	Arbol

Anexo 6. Listado de especies de plantas de la Arenosa.