



Biodiversidad



|

Diversidad de la vegetación en dos páramos de Venezuela: un enfoque multi escala con fines de conservación

Luis D. Llambí¹, Mario Fariñas¹,
Julia K. Smith¹, Sandra M. Castañeda²
y Benito Briceño³

¹ Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas,
Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes,
Mérida 5101, Venezuela.

² Postgrado en Ecología Tropical, ICAE, Facultad de
Ciencias, Universidad de los Andes.

³ Departamento de Biología, Facultad de Ciencias,
Universidad de los Andes.

Resumen

El uso de metodologías cuantitativas estandarizadas integrando múltiples escalas espaciales de análisis es clave para el desarrollo de estrategias de monitoreo y conservación de la biodiversidad. En este trabajo presentamos los resultados de la aplicación de este enfoque al análisis de la diversidad *gamma*, *beta* y *alfa* en los dos sitios piloto del Proyecto Páramo Andino en Venezuela (Gavidia, Sierra Nevada de Mérida y Tuñame, Sierra de Trujillo). En ambos sitios elaboramos mapas de la cobertura de la zona de intervención agrícola y las formaciones vegetales a escala del paisaje y establecimos un total de 56 parcelas de muestreo en los diferentes tipos de vegetación identificados. En cada parcela cuantificamos la cobertura de las especies, las formas de vida de plantas vasculares y medimos un conjunto de variables ambientales (altitud, pendiente y propiedades físico-químicas del suelo). Se identificaron seis formaciones vegetales en Tuñame y cinco en Gavidia que se intercalan formando un mosaico complejo en cada localidad. Un análisis integrado de los cambios en la estructura de la vegetación entre las diferentes comunidades vegetales y su relación con los factores ambientales medidos (Análisis de Correspondencia Linearizado), sugiere que los cambios en las condiciones climáticas

y edáficas asociadas a la altitud constituyen el principal factor gradiente que influye los patrones de *beta* diversidad. En Gavidia, se registró la mayor riqueza y diversidad de especies promedio en los arbustales (aun cuando son la formación con la menor superficie remanente) seguidos de los rosetales-arbustales y los rosetales-pajonales. En Tuñame los rosetales-pajonales presentaron una mayor riqueza estimada que el resto de las formaciones, pero no se observaron diferencias estadísticamente significativas de diversidad entre comunidades. Todas las formaciones vegetales, incluyendo aquellas de carácter secundario, presentaron una importante proporción de especies endémicas del país (13-24%) y de especies únicas no compartidas. y En la mayoría se registró además la presencia de especies clasificadas como amenazadas. La cobertura de especies exóticas no superó en ninguna de las comunidades el 5%. Estos resultados resaltan la importancia de implementar estrategias que garanticen la conservación integral del mosaico de formaciones vegetales que conforman el paisaje en ambos páramos y la necesidad de desarrollar y fortalecer los programas de restauración ecológica de los arbustales parameros.

Palabras clave:

análisis de ordenamiento, endemismo, especies amenazadas, especies exóticas, formas de vida, gradiente altitudinal, monitoreo, paisajes

Abstract

The use of standardized quantitative methodologies which integrate the analysis of multiple spatial scales is critical for the development of biodiversity conservation and monitoring strategies. In this document we present the results of the application of this approach in the study of *gamma*, *beta* and *alpha* diversity in the two pilot sites of the Andean Páramo Project in Venezuela (Gavidia, Sierra Nevada de Mérida and Tuñame, Sierra de Trujillo). In both sites, we mapped the agricultural area and the vegetation formations present and established a total of 56 sampling plots in the different vegetation types. In each plot we quantified the cover of the species of vascular plants and classified them in different life forms. We also measured a set of environmental variables: altitude, slope and physicochemical properties of the soil. Six plant formations were identified in Tuñame and five in Gavidia, forming complex landscape mosaics in both study sites. An integrated analysis of the changes in vegetation structure between the different communities (Detrended Correspondence Analysis) and its correlations with the environmental variables measured,

suggest that changes in climatic and edaphic conditions associated with altitude constitute the main variable underlying the patterns of *beta* diversity. In Gavidia, forest-shrubland formations showed the highest average species richness and diversity (even though they constitute the vegetation type with the smallest remnant cover), followed by rosette-shrublands and rosette-grasslands. In Tuñame, rosette-grasslands showed a higher estimated richness than the other vegetation types, but there were no statistically significant differences in species diversity between communities. All vegetation formations, including secondary ones, had an important proportion of species endemic to Venezuela (13-24%) as well as species exclusive to each vegetation type, and in most communities we found species classified as endangered. The cover of exotic species was not higher than 5% in any of them. Our results emphasize the importance of implementing integrated strategies which guarantee the conservation of the landscape mosaic of paramo plant communities and the need to develop and strengthen programs for the ecological restoration of paramo shrublands.

Keywords:

ordination analysis, endemism, threatened species, exotic species, plant life forms, altitudinal gradient, monitoring, landscapes

Introducción

La biodiversidad es un concepto jerárquico que contempla varias escalas espaciales y niveles de organización, desde los genes y las especies hasta las comunidades y los paisajes. Una de las barreras que enfrenta el diseño de estrategias de conservación de la biodiversidad y la identificación de ecosistemas prioritarios es el contar con información cuantitativa detallada sobre los patrones espacio-temporales de su distribución, integrando múltiples escalas de análisis (Primack 2004). Así mismo, es clave poder identificar los factores ambientales que determinan estos patrones para poder interpretar los gradientes que los sustentan y de cuya conservación depende el mantenimiento de la diversidad (Huston 1994). En particular, el establecimiento de metodologías cuantitativas estandarizadas es muy necesario para el desarrollo de programas de monitoreo que permitan integrar regionalmente la información y realizar comparaciones entre localidades y a lo largo del tiempo (Ladislav *et al.* 2000; Grabherr *et al.* 2000; Körner y Spehn 2002).

Se ha propuesto la cuantificación de la diversidad a tres escalas principales (Huston 1994): a) diversidad *gamma* (a escala del paisaje considerando el conjunto de comunidades presentes en una región); b) diversidad *beta* (grado de cambio en la abundancia de las especies entre comunidades); y c) diversidad *alfa* (riqueza o diversidad de especies dentro de una comunidad). En cuanto al establecimiento de criterios para clasificar las especies en una comunidad con miras a definir su valor con fines de conservación, se ha planteado considerar diferentes aspectos relacionados con la presencia o abundancia de especies: a) endémicas, de distribución espacial restringida o exclusivas de ciertos hábitats o comunidades; b) amenazadas o en peligro de extinción; c) claves desde el punto de vista funcional o que son objeto de uso humano directo; d) exóticas o introducidas (Primack 2004).

Desde el punto de vista de la selección del grupo de organismos a estudiar, el uso de la vegetación cobra particular relevancia ya que constituye un componente fundamental que condiciona la estructura física del ambiente y provee de recursos y refugio a otros organismos. Además, juega un papel determinante en los ciclos de agua, energía y nutrientes y es relativamente sencilla de caracterizar en campo y de monitorear utilizando sensores remotos (Huston 1994).

En los páramos el componente de la biota que ha recibido mayor atención es, de hecho, la vegetación. Su flora es relativamente bien conocida y aunque existen muchas localidades que no han sido estudiadas (Azócar y Fariñas 2003), sabemos que en términos de plantas vasculares son los ecosistemas más diversos de las altas montañas del mundo (van der Hammen y Cleef 1986; Smith y Cleef 1988). Los compendios florísticos disponibles a nivel ecoregional ubican la riqueza de plantas en unas 4.700 especies, (Luteyn 1999; Sklenár *et al.* 2005). De estas, Luteyn (1999) indica que cerca del 60% son endémicas, aunque advierte que esta cifra es posiblemente una sobrestimación.

Así mismo, varios estudios en Ecuador, Colombia y Venezuela han documentado y descrito la gran diversidad de comunidades vegetales presentes en los diferentes pisos ecológicos que conforman los páramos (ej. Monasterio 1980; Rangel 2000; Sklenár y Ramsay 2001). Otro aspecto que ha recibido particular atención, es el análisis de la diversidad de formas de vida presentes, las cuales corresponden a modelos adaptativos exitosos de respuesta a las condiciones ambientales únicas de la alta montaña tropical (Vareschi 1970; Hedberg y Hedberg 1979; Ramsay y Oxley 1997; Azócar y Rada 2006).

Para los páramos de Venezuela se reportan al menos 1.420 especies de plantas vasculares y se estima que una de cada tres es endémica del país (Briceño y Morillo 2002, 2006). Varios estudios previos han analizado los cambios en la diversidad y estructura de las comunidades vegetales en función de los cambios en las condiciones climáticas y edáficas a lo largo de gradientes altitudinales o geomorfológicos (ej. Fariñas y Monasterio 1980; Baruch 1984; Alvizu 2004; Oyola 2009; Ramírez *et al.* 2009), así como en respuesta a disturbios como la agricultura y el pastoreo (ej. Molinillo y Monasterio 2002; Sarmiento *et al.* 2003). Sin embargo, no existen experiencias previas que integren el análisis de los patrones espaciales de cobertura de formaciones vegetales a escala del paisaje, con un análisis cuantitativo de la estructura y diversidad de las mismas, a fin de generar una línea base de información para el diseño de estrategias de conservación.

En el presente trabajo presentamos un sencillo marco conceptual-metodológico para el estudio cuantitativo de los patrones de distribución de la diversidad vegetal a múltiples escalas. La propuesta fue desarrollada en el contexto del diseño de un sistema integrado regional para el monitoreo del estado de conservación en la red de sitios piloto del Proyecto Páramo Andino (PPA, PNUMA-GEF). Esta información ha constituido además un insumo clave para el diseño e implementación de planes de manejo participativo en estas localidades. En particular, nos planteamos analizar las siguientes preguntas: ¿Cuántos tipos de comunidades o formaciones vegetales diferentes existen en estas áreas? ¿Cuál es su distribución, cobertura y grado de amenaza? ¿Qué tan diferente es la composición de especies y estructura de abundancias

entre las diferentes comunidades? ¿Cómo se relaciona esto con la existencia de gradientes ambientales? ¿Cuál es la diversidad de formas de vida y especies asociada a cada una de las formaciones vegetales? ¿Cuál es la importancia de especies endémicas, únicas, amenazadas y exóticas en cada una?

Recientemente, Beltrán *et al.* (2009) publicaron los resultados de la aplicación de la misma metodología de muestreo para la caracterización de la vegetación de los cuatro sitios de trabajo del proyecto en Ecuador. Aquí, presentamos los resultados de su implementación en Gavidia y Tuñame, los sitios piloto en Venezuela. En ambas zonas, las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad son la producción agrícola de papa y otros rubros orientada al mercado, con una creciente intensificación en el uso de insumos (ej. riego, fertilizantes minerales y orgánicos, agrotóxicos) y la ganadería extensiva principalmente de vacunos, que se extiende más allá del piso agrícola afectando extensas áreas en los páramos (ver Llambí *et al.* 2005; Sarmiento y Llambí 2011; Smith *et al.* esta publicación).

Metodología

Sitios de trabajo

Gavidia

Se encuentra en el Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, en el Municipio Rangel del Estado Mérida. El área del sitio piloto corresponde a la microcuenca de la quebrada de Gavidia hasta la entrada del poblado, con un total de 6.022 ha de superficie. La altitud va desde 3.200 hasta los 4.300 msnm. La precipitación anual es de 1.300 mm, con un pico de lluvia en agosto y una estación seca entre diciembre y febrero. La temperatura media anual en la franja agrícola (3.300 a 3.800 msnm) está entre los 10 ° y 6 °C. Los suelos estudiados corresponden a inceptisoles, con un horizonte orgánico que alcanza los 50 cm de profundidad. Son suelos de textura generalmente franco-arenosa, con pH muy ácido, altos contenidos de carbono y nitrógeno total pero baja fertilidad natural, con bajos contenidos de nitrógeno mineral y bases intercambiables y altos contenidos de aluminio (Llambí y Sarmiento 1998; Abadín *et al.* 2002).

Tuñame

Se encuentra en la Sierra de Trujillo, al sur del estado del mismo nombre (Municipio Urdaneta). El área de trabajo tiene una superficie de 2.526 ha y las altitudes van entre los 2.900 y los 3.820 msnm. Los páramos de la zona constituyen las nacientes de tres quebradas que alimentan algunos de los valles agrícolas más productivos de los Andes venezolanos. Los páramos altos están dentro del Monumento Natural "Teta de Niquitao - Guirigay" y el Parque Nacional "Sierra de La Culata". La precipitación promedio anual es de aproximadamente 760 mm, con una época seca marcada entre diciembre y febrero y la temperatura media anual en la franja agrícola (2.900 a 3.500 msnm) está entre los 12 ° y 8 °C. La mayoría de los suelos corresponden a inceptisoles y son ácidos, poco profundos, de textura francas a franco arenosas con altos contenidos de aluminio y baja disponibilidad de nutrientes (Bezada 1990).

Recolección de los datos

Análisis de coberturas a escala del paisaje

Para el análisis de cobertura y diversidad de formaciones vegetales presentes a escala del paisaje, en primer lugar se digitalizaron los mapas de Cartografía Nacional 1:25000 de la República de Venezuela de 1974 para ambas localidades, incluyendo los cursos de agua y las curvas de nivel cada 20 m (programa R2V). Utilizando las curvas de nivel se construyó un modelo digital de elevación. Luego, a partir de reconocimientos de campo se definieron los siguientes tipos de cobertura: rocas, suelo desnudo, zona agrícola, lagunas, arbustal, rosetal, rosetal arbustal bajo y alto, rosetal-pajonal y humedales. Para la definición de las formaciones vegetales se utilizó como criterio la fisionomía de la vegetación (formas de vida dominantes en el estrato superior) en base a la clasificación propuesta para los páramos de Venezuela por Monasterio (1980). Luego se realizó una clasificación supervisada de imágenes Landsat TM (30x30 m, agosto 1996) y SPOT 4 (20x20 m, diciembre 1998), a partir de recorridos de campo en que se georreferenciaron con GPS una serie de puntos asociados a una cobertura de la tierra conocida (Sabins 1987; Aronoff 1993). La clasificación supervisada (*sample sets*) se realizó utilizando ILWIS 3.0 (ITC 2001) y se controló la clasificación resultante en base a fotos panorámicas de la zona tomadas en el 2003 desde posiciones altas de las laderas en cada uno de los valles. El límite de la zona bajo agricultura se determinó también utilizando fotos panorámicas, que se utilizaron como guía para digitalizar la frontera agrícola sobre una foto aérea del 2003.

Muestreo de la vegetación a escala de parcela

En ambos páramos se ubicaron aleatoriamente en cada formación vegetal unidades muestrales (UM) de 400 m² (20x20m), subdivididas en cuatro cuartos. Para su localización utilizamos el mapa de coberturas obtenido previamente. El número de unidades muestrales estudiadas en Gavidia (32, 8 en cada formación vegetal) fue superior al número en Tuñame (24, 6 en cada formación), dado que el área del páramo de Gavidia es mayor (Tabla 1). En Tuñame no habían arbustales continuos suficientemente grandes para ser incluidos en el muestreo (solo quedan pequeños bosques riverieños relictos dominados por *Alnus acuminata* H.B.K.) y en el caso de Gavidia no se encontraron rosetales. Finalmente, tampoco fueron incluidos en el muestreo los humedales altoandinos debido a su

marcada heterogeneidad espacial interna, lo que dificulta su estudio (Valero 2010).

En cada UM estimamos la cobertura de las especies mediante el método del cuadrado puntual (Greig-Smith 1983) usando una varilla metálica de 4mm de diámetro, distribuyendo 50 puntos en cada cuarto para un total de 200. La idea es contabilizar el número total de contactos de cada especie con una varilla que se introduce aleatoriamente de manera vertical dentro de la vegetación. Este número, expresado en porcentaje, es una estimación no sesgada de la cobertura de la especie (Greig-Smith 1983). Aunque en este trabajo no se hizo, lo recomendable es completar el censo florístico dentro de cada UM para incluir aquellas especies raras que no tocaron la varilla dada su baja cobertura. Las UM fueron georreferenciadas con un GPS e identificadas con una estaca en un vértice, con miras a su monitoreo posterior.

Tabla 1. Superficie total y altitud y pendiente promedio para los diferentes tipos de cobertura identificados a escala del paisaje en Gavidia y Tuñame (Venezuela).

Unidad	Cobertura (ha)		Altitud (m)		Pendiente (°)	
	Gavidia	Tuñame	Gavidia	Tuñame	Gavidia	Tuñame
Zona agrícola	1.244,7	1.193,4	3.524	3.237	23,8	16,1
Rosetal-arbustal bajo	1.587,9 (8)	383,8 (6)	3.861	3.502	22,3	21,2
Rosetal-arbustal alto	1.357,8 (8)	140,8 (6)	3.790	3.447	25,9	24,9
Rosetal-pajonal	921,8 (8)	167,2 (6)	3.946	3.549	20,8	25,5
Arbustal	181,8 (8)	44,5	3.778	3.491	29,3	28,8
Rosetal	0	303,9 (6)	-	3.537	-	13,0
Humedal	291,2	172	3.720	3.487	17,3	16,5
Suelo desnudo	200,4	54	4.017	3.629	23,1	12,2
Roca	179	60,7	3.833	3.629	34,6	20,7
Lagunas	57	0	3.871	-	9,3	-
Total	6.021,6	2.520,1				

En cada UM tomamos datos de altitud y pendiente. Adicionalmente, tomamos tres muestras del suelo superficial (0-10 cm), una en el centro y las otras en dos de las subunidades muestrales seleccionadas al azar. Los suelos fueron sometidos a análisis físicos y químicos de rutina en el Laboratorio de Suelos del Instituto de Geografía y Conservación de los Recursos Naturales (Universidad de Los Andes). Para cada UM los resultados de los análisis de suelo fueron promediados. Las variables edáficas estudiadas fueron: textura, capacidad de campo (CC), densidad aparente (DA), Calcio (Ca), Magnesio (Mg), Sodio (Na), capacidad de intercambio catiónico (CIC), pH y acidez intercambiable (Al^{+3} e H^{+}).

Análisis de la información

La identificación de las especies vegetales se realizó conforme al método clásico de taxonomía de herbario y la clasificación de las mismas en formas de vida se realizó siguiendo el esquema de Vareschi (1970), que define las siguientes categorías: arbustos, arbustos enanos, hierbas, plantas en macolla, caulirósulas, subfrutices, geófitas, plantas arrossetadas y plantas en cojín. Las UM fueron ordenadas florísticamente partiendo de la matriz de coberturas de las especies mediante un Análisis de Correspondencias Linealizado (Hill 1979; Fariñas 1996). Esto nos permitió analizar los cambios en la abundancia de las especies entre las diferentes comunidades estudiadas (diversidad *beta*), y estimar la correlación lineal entre las variables ambientales-edáficas y los dos primeros

ejes del ordenamiento de vegetación, buscando detectar gradientes ambientales subyacentes.

Para analizar la diversidad *alfa* presente en cada formación vegetal estimamos los índices de diversidad de Shannon y la equidad de Pielou (Magurran 2004); construimos curvas de saturación de especies mediante métodos aleatorios de remuestreo (McCune y Mefford 1999), y estimamos el número máximo posible de especies mediante "Jackknife" (Palmer 1990, 1991). Dado que ninguna de las curvas especie-área alcanzó la saturación, utilizamos el índice de diversidad Q de pendiente intercuartil (Kempton y Taylor 1978). Este índice está altamente correlacionado con los otros índices de diversidad, pero es más apropiado en casos en que no se cuenta con un inventario completo de especies (Magurran 2004). El análisis de los datos se realizó mediante el paquete PC-ORD5 (McCune y Mefford 1999), y el valor de Q lo calculamos manualmente en una hoja de cálculo.

Finalmente, las especies presentes en cada comunidad fueron clasificadas en función de los siguientes criterios: a) especies únicas (aquellas que solo estuvieron presentes en una de las comunidades muestreadas); b) especies endémicas para el país; c) especies exóticas o introducidas; y d) especies amenazadas. Este análisis se basó en la información publicada por Briceño y Morillo en el Catálogo Abreviado de las Plantas con flores de los Páramos de Venezuela I y II (2002 y 2006) y en el Libro Rojo de la Flora Venezolana (PROVITA 2003).

Resultados

Coberturas y formaciones vegetales a escala del paisaje

En Gavidia identificamos cinco comunidades vegetales que se intercalan formando un mosaico complejo en las 4.777 ha que cubre el área sin intervención directa de la agricultura (Figura 1). La zona agrícola ocupa un 21% de la microcuenca y corresponde a parcelas bajo cultivo intensivo en las zonas más bajas del valle y parcelas bajo el sistema agrícola con descansos largos (cultivadas o en sucesión) principalmente sobre las laderas, alcanzando la cota de los 3.800 msnm en algunos sectores, con un promedio de 3.524 msnm (ver detalles sobre el sistema de manejo en Sarmiento y Llambí 2011).

Figura 1. Mapas de cobertura de la zona de intervención agrícola y las diferentes formaciones vegetales presentes en el páramo de Gavidia y el páramo de Tuñame.

Las coberturas están representadas sobre un modelo digital de elevación elaborado en base a los mapas de cartografía nacional (1:25000).

Fuente: Proyecto Páramo Andino - GEF. Julia K. Smith y Luis D. Llambí (2004).

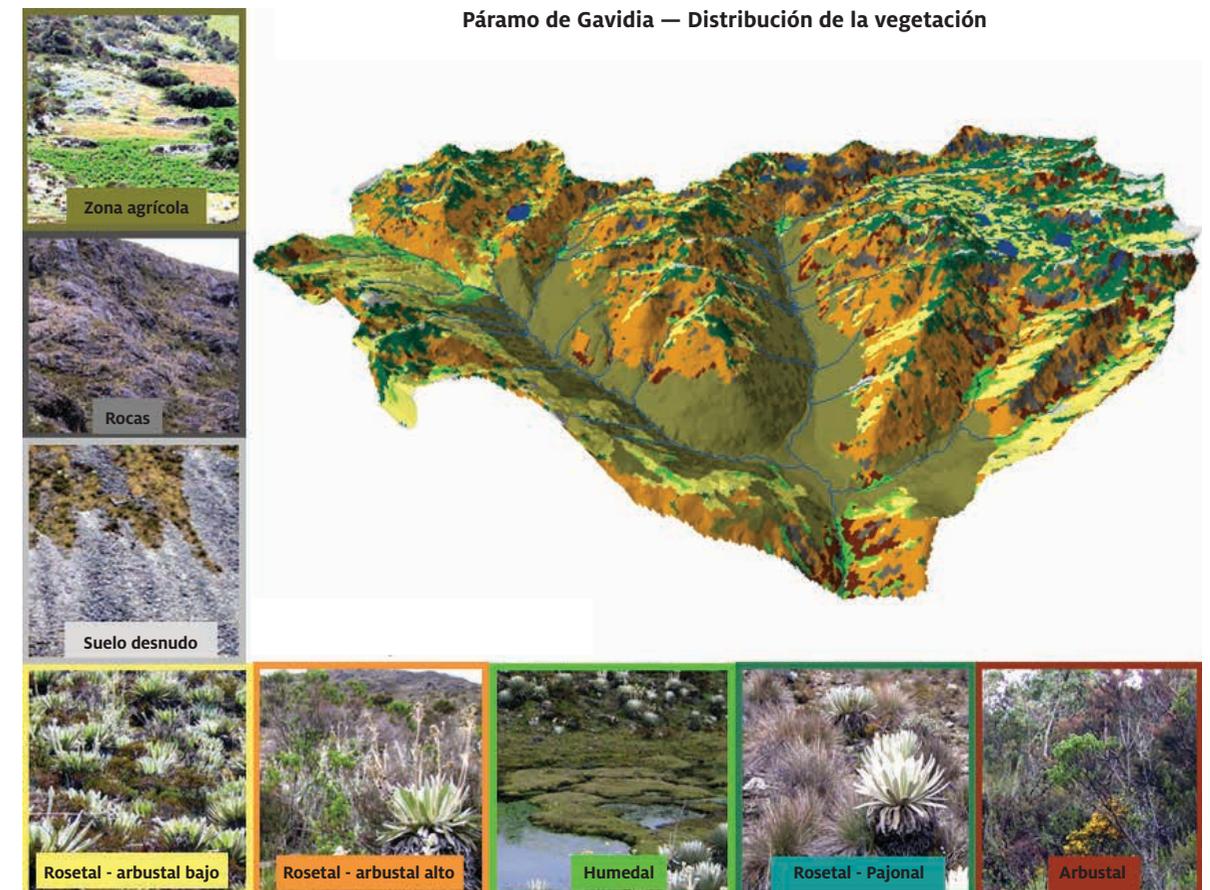


Figura 1. Mapas de cobertura de la zona de intervención agrícola y las diferentes formaciones vegetales presentes en el páramo de Gavidía y el páramo de Tuñame.

Las coberturas están representadas sobre un modelo digital de elevación elaborado en base a los mapas de cartografía nacional (1:25000).

Fuente: Proyecto Páramo Andino - GEF. Julia K. Smith y Luis D. LLambi (2004).

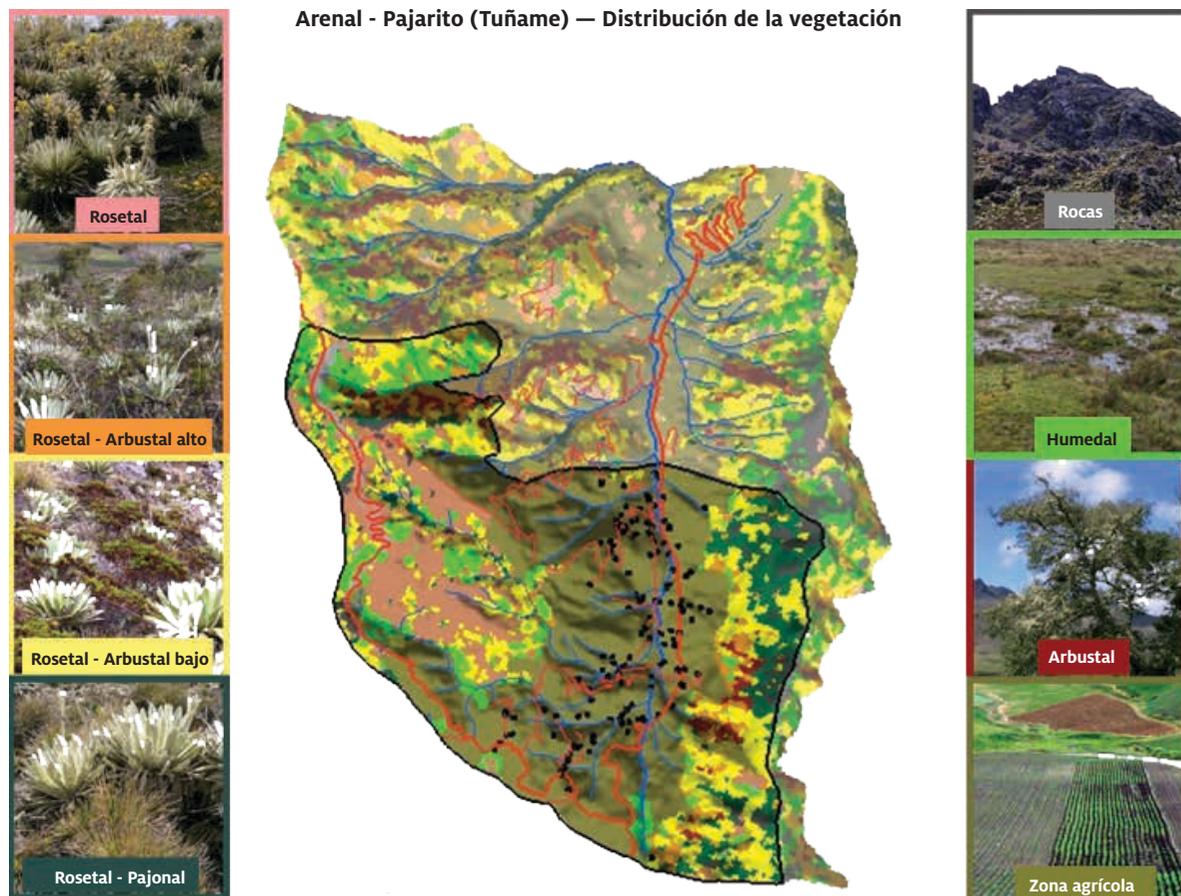
En Tuñame, identificamos una comunidad vegetal adicional a las presentes en Gavidía, el rosetal, dominado en el estrato superior por el frailejón de octubre (*Espeletia schultzii* Wedd.). La zona de páramos no cultivados cubre 1.327 ha y la zona agrícola corresponde a 47% de la superficie estudiada, siendo principalmente parcelas bajo cultivo intensivo y en algunos casos en la parte alta, parcelas con descansos cortos de 1 a 2 años (ver detalles sobre el sistema de manejo en Smith *et al.* en esta publicación). La agricultura alcanza altitudes mayores en las laderas hacia el sur llegando a superar la cota de los 3.500 msnm (con una altitud promedio de 3.237 msnm, Figura 1, Tabla 1).

Como se observa en la Tabla 1, la formación vegetal más extensa en ambos sitios es el rosetal-arbustal bajo, seguida por el rosetal-arbustal alto en Gavidía y el rosetal en Tuñame. Por otro lado, la formación vegetal con una menor cobertura en ambas localidades es el arbustal, que tiende a estar ubicado en zonas bajas con pendientes pronunciadas, distribuidos como relictos generalmente asociados a escarpes y cañadas. Debido a su cercanía a las zonas cultivadas y su extensión (menos del 3% del área estudiada en ambas localidades), esta es posiblemente la comunidad vegetal que pudiera enfrentar una mayor amenaza. Otra comunidad vegetal que ha reducido marcadamente su extensión debido a su desecación para el cultivo son los humedales, que hoy se encuentran restringidos a zonas con pendientes poco pronunciadas (fondos de valle) en zonas altas, cubriendo un 4,8% del área de la microcuenca en Gavidía y un 6,8% en Tuñame. Por otro lado, la formación vegetal que se encuentra más distante de la frontera agrícola es el rosetal-pajonal, ubicado preferencialmente en zonas altas relativamente extensas en ambos sitios (Figura 1, Tabla 1).

se sitúan el rosetal-Pajonal de Tuñame y un poco más a la derecha el rosetal de Tuñame. De modo que en términos de diversidad *beta*, observamos a lo largo del eje de ordenación un gradiente fisiológico que va desde formaciones dominadas por caulirósulas y plantas en macolla a la izquierda, hasta la formación dominada por arbustos a la derecha, mientras que las formaciones se van enriqueciendo en arbustos a medida que nos desplazamos hacia el extremo derecho. La conjunción de rosetales-arbustales de los dos páramos, a pesar de las diferencias ambientales (ej. en precipitación) y las posibles diferencias biogeográficas entre ambas localidades, es producto de la existencia de especies dominantes comunes de amplia distribución (*E. schultzii*, *Hypericum laricifolium* Gleason, *Pernetia prostrata* (Cav.) DC. y *Hesperomeles obtusifolia* (Pers.) Lindl.).

La correlación lineal de las variables ambientales con los ejes de ordenamiento muestra que la altitud es la variable que presenta mayor correlación con el primer eje, sugiriendo así el parámetro ambiental más importante en términos de diversidad *beta* (Figura 3). Se observa también un grupo de variables se correlaciona positivamente con el primer eje y entre sí: pendiente, pH, CIC, Ca y Mg; oponiéndose a la altitud y a la densidad aparente del suelo, que se correlacionan negativamente al primer eje. El segundo eje presenta también dos grupos de variables que se oponen entre sí; por un lado el porcentaje de arena, que se correlaciona negativamente al eje, y por el otro, los contenidos de Aluminio, limo y de Sodio, así como la capacidad de campo, que se correlacionan positivamente. Esto nos lleva a proponer que el primer eje representa un gradiente altitudinal, que generaría variaciones de la temperatura media, y una disminución de Ca, Mg, CIC, pH y de pendiente a medida que aumenta la altitud. Por otro lado, el segundo eje es dominado por el contenido de arena del horizonte superficial, sugiriendo una mayor importancia del drenaje interno, oponiéndose a la capacidad de campo, y

Arenal - Pajarito (Tuñame) — Distribución de la vegetación

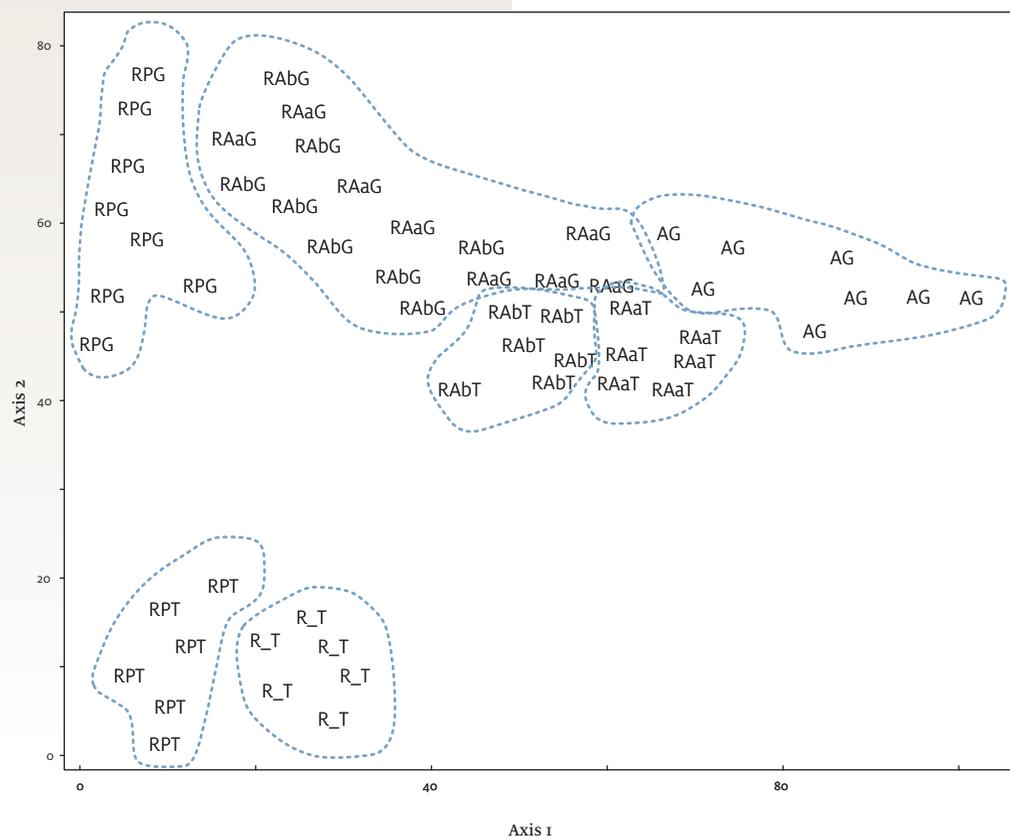


Diversidad *beta* y gradientes ambientales

El Análisis de Correspondencias Linealizado (ACL) produce un ordenamiento muy interesante, ya que en la mitad superior del plano se observa una nube de puntos en forma de banda que atraviesa el plano, mientras que en la esquina inferior izquierda del plano se separan un par de grupos de UM (Figura 2). La banda superior se inicia a la izquierda y arriba con las UM provenientes del rosetal-pajonal de Gavidía, a continuación siguen las del rosetal-arbustal bajo y alto de Gavidía, y finalmente en el extremo derecho el arbustal de Gavidía. Inmediatamente por debajo del rosetal-arbustal alto de Gavidía se sitúan en forma compacta las UM provenientes de los rosetales-arbustales alto y bajo de Tuñame. En el extremo inferior izquierdo

Figura 2. **Ordenamiento de 56 UM establecidas en los páramos de Gavidia y Tuñame (Cordillera de Mérida, Venezuela), de acuerdo al Análisis de Correspondencia Linealizado.**

El análisis se realizó a partir de la matriz de coberturas de las especies en las UM. Se presentan el 1er y 2do eje de ordenación. Se observan: Rosetal-Pajonal Gavidia (RPG), Rosetal-Arbustal bajo Gavidia (RABG), Rosetal-Arbustal alto Gavidia (RAaG), Arbustal Gavidia (AG), Rosetal-Arbustal bajo Tuñame (RABT), Rosetal-Arbustal alto Tuñame (RAaT), Rosetal-Pajonal Tuñame (RPT) y Rosetal Tuñame (R_T).



los contenidos de Sodio, limo y Aluminio; La mayor capacidad de campo estaría asociada a un mayor contenido de arcilla. Esta variación de drenaje interno y acumulación de Sodio y Aluminio, estaría separando al Rosetal y Rosetal-Pajonal de Tuñame del resto de las formaciones vegetales.

Riqueza y diversidad de especies y formas de vida

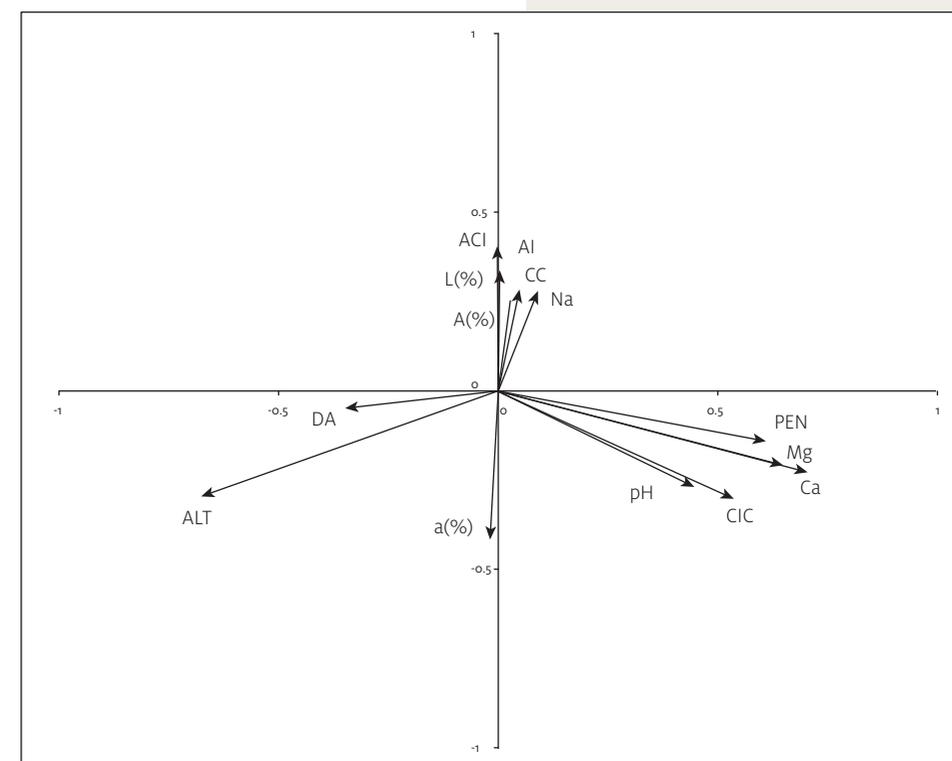
En el conjunto de las 56 unidades muestrales estudiadas registramos 219 especies de plantas vasculares, para un promedio de 30,0/UM (I.C.95% = 27,9-32,2). Estas pertenecen a 121 géneros, agrupados en 50 familias de las cuales las más numerosas son Asteraceae (53 especies) y Poaceae (34

especies) representando en conjunto un 40% de la riqueza total. En Gavidia identificamos 180 especies y en Tuñame 114. Del total de especies registradas, 105 (47,8%) estaban presentes solamente en Gavidia y 39 (17,8%) solamente en Tuñame, con 75 especies (34,2%) compartidas entre ambos páramos.

En cuanto a la riqueza de especies en cada formación vegetal, en ninguna de las dos localidades las curvas de acumulación de especies alcanzaron la saturación, pero todas se ajustaron ($R^2 > 0,96$ en todos los casos) al modelo Exponencial de Gleason [$S=C+zLnA$], en donde S es el número de especies, A es el área muestreada, y Z es la pendiente del gráfico en coordenadas semilogarítmicas (Arita 2005). En la Tabla

Figura 3. **Correlación de las variables ambientales con los primeros dos ejes de ordenación del Análisis de Correspondencias Linealizado en los páramos de Gavidia y Tuñame.**

Donde, Ca: Calcio (meq/100 g), Mg: Magnesio (meq/100 g), Na: Sodio (meq/100 g), CIC: Capacidad de Intercambio Catiónico (meq/100 g), ACI: Acidez intercambiable (meq/100 g), Al: Aluminio (meq/100 g), CC: Capacidad de campo (1/3 atm), A(%): Arcilla (%), a(%): arena (%), L(%): Limo (%), DA: Densidad aparente (g/cc), ALT: Altitud (m) y PEN: Pendiente (°).



2 se presenta la riqueza total observada y el rango del número máximo estimado de especies utilizando "jackknife" (para un 95% de confianza). En el caso de Gavidia, todas las formaciones vegetales presentaron riquezas máximas estimadas significativamente diferentes, siguiendo el siguiente orden: arbustal > rosetal-arbustal alto > rosetal-arbustal bajo > rosetal-pajonal. En Tuñame, todas las formaciones vegetales presentaron una riqueza máxima muy similar, excepto el rosetal-pajonal en que se obtuvo un número de especies significativamente más alto.

Los índices convencionales de diversidad y equidad para las comunidades vegetales de ambos páramos no presentan diferencias estadísticamente significativas. En el caso de Gavidia siguen las mismas tendencias generales que la riqueza (Tabla 2).

Sin embargo, en el caso de Tuñame resulta interesante que aunque el rosetal-pajonal es la formación con mayor riqueza de especies, presenta una diversidad de Shannon promedio menor que

la del rosetal-arbustal alto. Esto seguramente está relacionado a que la equidad parece ser más alta en el rosetal-arbustal que en el rosetal-pajonal, donde se registró el valor más bajo. Los bajos valores de equidad registrados en el rosetal-pajonal de Tuñame están asociados a una fuerte dominancia de la gramínea en macolla *Cortaderia hapalotricha*, lo que pudiera ser en parte el resultado de la ocurrencia de quemadas en los páramos de esta localidad.

Por otro lado, al utilizar un índice de diversidad más apropiado para este tipo de muestreos en que se cuenta con un inventario incompleto de especies (el Q de pendiente intercuartil), sí observamos diferencias estadísticamente significativas (IC 95%) entre algunas de las comunidades estudiadas (ver intervalos de confianza, Tabla 2). En el páramo de Gavidia el arbustal presentó la mayor diversidad, mientras que los rosetales-arbustales no mostraron diferencias entre sí, y los pajonales-rosetales presentaron la menor diversidad de todas las comunidades. En Tuñame no se observaron diferencias significativas

entre comunidades. Por otro lado, llama la atención que los rosetales arbustales de Tuñame presentaron una diversidad significativamente menor que los de Gavidia, mientras que los rosetales-pajonales de Tuñame fueron más diversos que los de Gavidia (Tabla 2).

En todas las comunidades estudiadas estuvieron presentes las nueve formas de vida de plantas definidas por Vareschi (1970, Figura 4), excepto en el

Figura 4. Cobertura promedio por forma de vida en las diferentes formaciones vegetales estudiadas en Gavidia (A) y Tuñame (B).

Formas de vida: Arbustos (Arb), Arbustos enanos (Arb e), Hierbas (Hie), Plantas en Macolla (P Mac), Caulirósulas (Cau), Subfrúctices (Sub), Geófitas (Geo), Plantas arrosetadas (P arr) y Plantas en cojín (P coj).

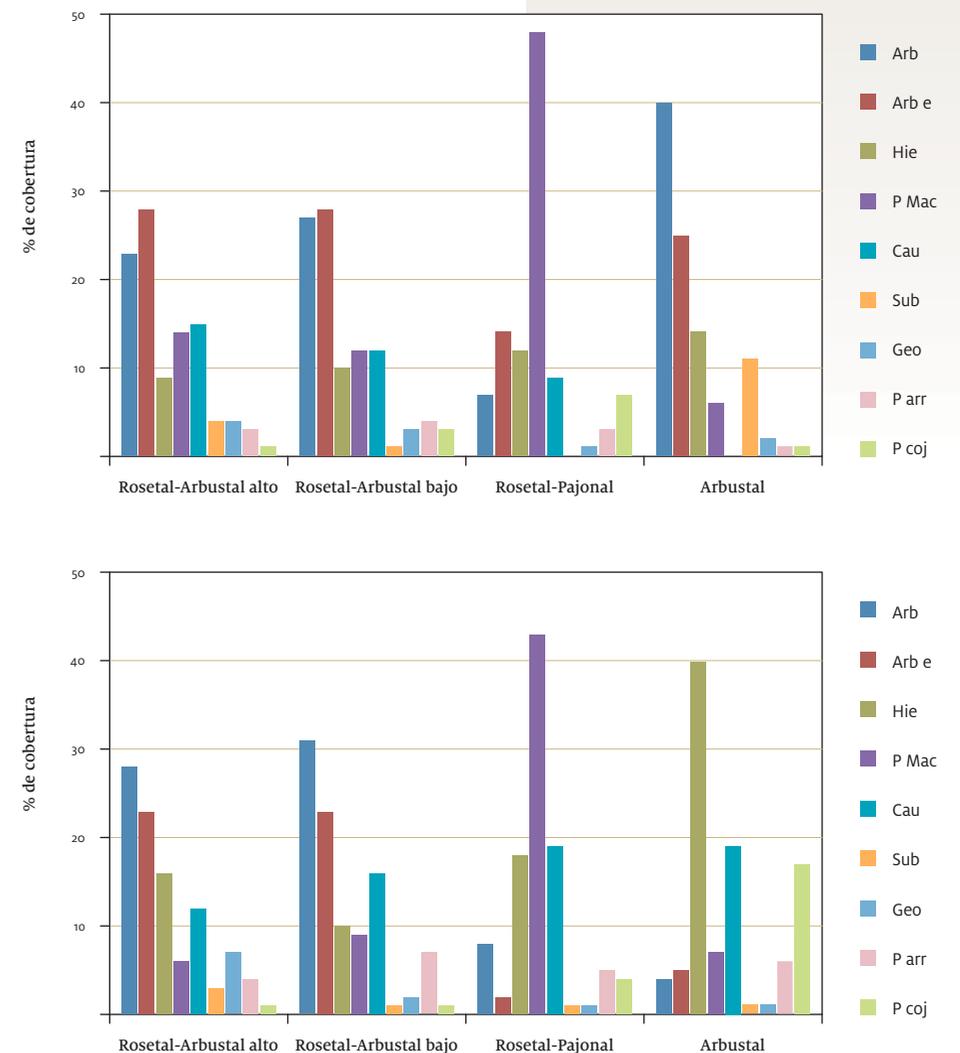


Tabla 2. Riqueza, diversidad y equidad de especies estimada para las diferentes formaciones vegetales estudiadas en Gavidia y Tuñame. Para la diversidad y equidad se presentan los promedios de las UM réplicas en cada formación.

Formación vegetal		Riqueza total observada	Riqueza estimada "jackknife"	Diversidad (Shannon)	Equidad (Pielou)	Diversidad Q	Q (Int. Conf. 95%)
Gavidia	Rosetal-arbustal alto	84	109-118	3,49	0,79	39,80	37,47-42,13
	Rosetal-arbustal bajo	69	65-87	3,11	0,73	45,05	42,94-47,16
	Rosetal-pajonal	46	58-63	2,85	0,75	16,40	14,29-18,51
	Arbustal	105	135-148	3,91	0,82	59,94	57,82-62,06
Tuñame	Rosetal-arbustal alto	51	53-54	3,21	0,82	27,06	25,04-29,08
	Rosetal- arbustal bajo	47	56-58	2,76	0,72	23,07	20,84-35,30
	Rosetal	48	63-72	2,77	0,72	24,93	22,84-27,02
	Rosetal-pajonal	69	96-111	2,84	0,67	28,53	25,42-30,84

roseta-pajonal de Gavidia en que no se observaron subfrutices y en el arbustal en que no se observaron caulirósulas. Sin embargo, la importancia relativa de las formas de vida varió marcadamente entre formaciones vegetales. En los rosetales-arbustales de ambas localidades los arbustos y arbustos enanos fueron las formas de vida dominantes, seguidas por las caulirósulas, las plantas en macollas y las hierbas. En los rosetales-pajonales, son las plantas en macolla las que presentan las mayores coberturas. En los rosetales de Tuñame dominaron las hierbas de porte bajo, seguidas de las caulirósulas y las plantas en cojín. Finalmente, lo que distingue a los arbustales de Gavidia (aparte de los valores máximos registrados de cobertura de arbustos) es el aumento en la abundancia de los subfrutices y la ausencia de las caulirósulas. Las geófitas y las plantas arrosadas presentaron coberturas bajas en todas las formaciones.

Especies únicas, endémicas, exóticas y amenazadas

En Gavidia, la formación vegetal con una mayor proporción y cobertura de especies únicas fue el arbustal, correspondiendo estas principalmente a arbustos altos y arbolitos (ej. *Myrsine dependens* (Ruiz & Pav.) Spreng., *Berberis discolor* Turcz.). En Tuñame, fueron los rosetales-pajonales los que presentaron una mayor importancia de especies únicas, seguidos por los rosetales (Tabla 3).

En cuanto al endemismo, en ambas localidades encontramos un total de 36 especies endémicas de los páramos venezolanos, lo que equivale al 16% de las registradas en este estudio (30 en Gavidia y 23 en Tuñame). La familia con mayor número de endemismos fue Asteraceae (14 especies, un 10% de los endemismos reportados para esta familia en el país, Briceño y Morillo

Tabla 3. Importancia de las especies únicas, endémicas de Venezuela, exóticas y amenazadas en cada formación vegetal estudiada en Gavidia y Tuñame.

Se presenta el porcentaje de especies clasificadas en cada categoría respecto a la riqueza total observada en cada formación (No. Sp. %) y la cobertura total de las especies en cada categoría (Cob %).

Formación vegetal	Únicas		Endémicas		Exóticas		Amenazadas		
	No. Sp. (%)	Cob. (%)	No. Sp. (%)	Cob. (%)	No. Sp. (%)	Cob. (%)	No. Sp. (%)	Cob. (%)	
Gavidia	Rosetal-arbustal alto	20	8	13	28	1	1	5	3
	Rosetal-arbustal bajo	13	2	15	18	1	0,1	2	16
	Rosetal-pajonal	24	3	24	17	0	0	7	6
	Arbustal	58	28	20	11	4	1	1	1
Tuñame	Rosetal-arbustal alto	4	2	20	17	3	0,5	0	0
	Rosetal- arbustal bajo	12	2	22	17	3	2	0	0
	Rosetal	28	7	22	28	6	5	6	1
	Rosetal-pajonal	48	44	13	46	3	5	2	0,1

2002), incluyendo varias especies de frailejones. La importancia de las especies endémicas varió entre el 13 y el 24% de las especies registradas en cada formación vegetal y entre el 11 y el 46% de las coberturas (Tabla 3; Anexo 1).

Por otro lado, la importancia relativa de las especies exóticas y amenazadas fue relativamente baja en todas las formaciones vegetales (Tabla 3; Anexo 1), aunque esto pudiera deberse en parte a que no se registraran en el muestreo algunas especies raras. Llama la atención que en el rosetal de Tuñame las especies exóticas llegaran a representar el 6% de las especies y que en el rosetal-arbustal bajo de Gavidia las especies amenazadas alcanzan coberturas promedio del 16%. Entre las especies exóticas, la más abundante fue *Rumex acetosella* L., una hierba invasora introducida de Europa con el cultivo del trigo. Entre las especies amenazadas presentes en Gavidia vale la pena resaltar a *Oritrophium venezuelense* (Steyerm.) Cuatrec. y *Espeletia batata* Cuatrec., endémicas de Venezuela y clasificadas como vulnerables debido a su extracción con fines medicinales (Aranguren *et al.* 1996). En Tuñame, destaca un frailejón de distribución restringida al Estado Trujillo, *Espeletia nana* Cuatrec., y dos de distribución restringida a Mérida-Trujillo, *Espeletia jajoensis* Aristeg. y *Espeletia tenorae* Aristeg., esta última clasificada como vulnerable (Briceño y Morillo 2002; PROVITA 2003).

Discusión

En este trabajo presentamos los resultados de un análisis cuantitativo de los patrones de distribución de la diversidad de la vegetación a diferentes escalas espaciales en los dos sitios piloto del PPA en Venezuela. Contar con información de la diversidad de formaciones vegetales a escala del paisaje, los cambios en su estructura a lo largo de gradientes ambientales, y la riqueza, diversidad y abundancia de las especies dentro de cada una, constituye un insumo clave para el diseño de estrategias de conservación, restauración y manejo basadas en el reconocimiento y valoración integral de la diversidad paramera.

En este estudio se identificaron un total de 180 especies en el caso de Gavidia y 114 en Tuñame, lo que corresponde a un 12,7 y 8,0% de la riqueza de plantas vasculares reportada para los páramos de Venezuela (Briceño y Morillo 2006). Llama la atención que ambos sitios solo comparten un tercio de las especies. Posiblemente esto se debe en buena medida a que en Tuñame no se incluyeron arbustales en el muestreo, mientras que en Gavidia sí. Sin embargo, estas diferencias de composición florística pudieran también ser el reflejo de diferencias en las características ambientales entre sitios (siendo por ejemplo Tuñame un páramo más seco que Gavidia y donde se producen quemadas relativamente frecuentes de la vegetación), así como también producto de procesos biogeográficos vinculados a su ubicación, estando el primero ubicado en la Sierra de Trujillo y el segundo en la Sierra Nevada de Mérida.

Lejos de ser homogéneos, nuestros resultados muestran que los páramos de ambas localidades están conformados por un mosaico complejo y diverso de formaciones vegetales que se intercalan en el paisaje (Figura 1), cada una con una estructura de abundancias de especies y formas de vida diferente, incluyendo muchas especies únicas no compartidas entre ellas. La diversidad de la vegetación a escala del paisaje parece a su vez depender de cambios en factores ambientales condicionados

principalmente por el gradiente altitudinal y por cambios en las características de los suelos, tal y como lo han reportado otros autores en los páramos andinos (Baruch 1984; Rangel *et al.* 1996; Sklenár y Ramsay 2001; Alvizu 2004; Oyola 2009). En particular, resulta interesante constatar en el ACL que el principal eje de variación en la estructura de las comunidades no separó a las UM de las dos localidades, sino que estuvo asociado a cambios en la vegetación influenciados por la altitud. Por otro lado, todas las formaciones vegetales analizadas, incluyendo aquellas de carácter secundario, presentaron una importante proporción de especies endémicas del país y de especies únicas no compartidas y en la mayoría se registró además la presencia de especies clasificadas como amenazadas. Todo esto enfatiza la necesidad de implementar estrategias que garanticen la protección y conservación integral del mosaico de formaciones vegetales presentes a escala del paisaje y de la diversidad de condiciones ambientales que las sustentan. Esta dimensión de la diversidad paramera, vinculada con la marcada heterogeneidad de historias de uso, condiciones ambientales y tipos fisionómicos de vegetación a escala del paisaje, ha sido posiblemente menos reconocida y valorada que su diversidad a nivel de especies.

Nuestros resultados también llaman la atención sobre la importancia de dedicar esfuerzos específicamente enfocados a la recuperación de los arbustales parameros. Esta fue la formación vegetal que presentó la menor cobertura en el paisaje (estando restringida a pequeños relictos en zonas de pendientes abruptas), pero la mayor riqueza y diversidad de especies, así como la mayor proporción de especies únicas (principalmente arbustos altos y árboles). Oyola (2009) también reporta que en el páramo de Las Cruces (Venezuela) la formación más diversa fue el arbustal y van der Hammen (2002) señala que los arbustales de páramo contienen una gran parte de la biodiversidad paramuna en Colombia, criterio que coincide con el estudio de

Morillo (2011), quien describió 177 especies de Orchidaceae para los páramos venezolanos, de las cuales 94 son plantas epífitas de 5-40 cm que dependen de arbustos altos para su desarrollo. Entre estos arbustales se colectó además la leguminosa apoyante *Lathyrus meridensis* Pittier, que fue descrita por Pittier (1944) como una especie endémica de distribución restringida. Muy posiblemente, esta es una especie en peligro de extinción, pues desde 1938 no se había realizado un nuevo registro. Así mismo, es interesante destacar que los arbustales estudiados en Gavidia estuvieron asociados a los suelos con mayor fertilidad natural en términos del contenido de Calcio y Magnesio (ver también Jiménez *et al.* 2011).

Estudios realizados en parcelas en sucesión secundaria en bosques y arbustales parameros en la Sierra Nevada de Mérida, indican que muchas de las especies leñosas características de estos ecosistemas no son capaces de recolonizar las áreas perturbadas, por lo que tienden a ser sustituidas por especies dominantes de páramos más altos (Sarmiento *et al.* 2003; González *et al. en prensa*). Así, se hace necesario analizar las barreras que enfrenta la colonización de las leñosas del arbustal en zonas perturbadas e implementar estrategias de restauración asistida tendientes a su recuperación (ver Vargas 2008; Jiménez *et al.* 2011). De hecho, la reproducción en vivero y siembra en campo de especies dominantes del arbustal ha sido una de las líneas de trabajo que se ha venido desarrollando con la participación de organizaciones ambientales locales en el contexto de los planes de manejo participativo del PPA en Venezuela. Así mismo, la distribución de los arbustales como relictos ha sido clave en la discusión de estrategias de conservación en zonas dentro de los espacios productivos o adyacentes a los mismos, en común acuerdo con los propietarios. En particular, vale la pena destacar que en el caso de Tuñame se logró la definición explícita en la zonificación participativa del territorio de zonas de conservación de arbustales, así como el establecimiento de corredores de

conservación en cañadas y bordes de parcelas y quebradas.

Por otro lado, en el caso de Tuñame, resulta interesante que la comunidad con la mayor riqueza total de especies, mayor importancia relativa de las especies únicas, así como la mayor cobertura de endémicas es el rosetal-pajonal. Así mismo, llama la atención la presencia y cobertura relativamente alta alcanzada por los rosetales, una comunidad vegetal posiblemente secundaria e inducida por disturbios frecuentes (particularmente quemadas). Aun cuando el uso del fuego no es común en el manejo de los páramos en Venezuela, en Tuñame está generalmente asociado a la quema de los residuos vegetales luego del arado, cuando se incorpora una nueva zona de páramo o una parcela abandonada al cultivo. Ocasionalmente, el fuego puede extenderse más allá de las parcelas y afectar áreas extensas del páramo.

El carácter secundario de los rosetales es apoyado por la presencia como única especie dominante del estrato superior de *E. schultzei*, y la cobertura relativamente alta de especies exóticas y plantas en cojín en comparación con las otras formaciones vegetales; especies como el cojín *Aciachne acicularis* Laegaard y la hierba introducida *Rumex acetosella*, que tienden a aumentar su abundancia en áreas sobrepastoreadas o en parcelas en sucesión secundaria (Molinillo y Monasterio 2002; Sarmiento *et al.* 2003). Sin embargo, aun cuando estos rosetales son muy posiblemente un tipo de vegetación inducido por la intervención, albergan todavía una riqueza y diversidad de especies comparable a la de otras comunidades incluidas en el presente estudio y presentan una importancia relativa de especies únicas, endémicas y amenazadas similar o mayor que la registrada en los rosetales-arbustales. Esto apoya la idea de que las formaciones vegetales secundarias, sometidas a disturbios de intensidad moderada, no deben ser consideradas menos importantes o valiosas para la conservación integral de la diversidad

paramera. Esto refuerza de la importancia de los llamados “nuevos ecosistemas” en el contexto del diseño de estrategias de conservación y restauración (ver Hobbs *et al.* 2009). De hecho, en el caso de Tuñame, estos rosetales fueron incluidos dentro de la zona de conservación de páramos definida en el proceso de zonificación participativa del territorio.

Otro aspecto interesante se relaciona con la mayor riqueza y diversidad específica observada en los rosetales-arbustales de Gavidia respecto a los de Tuñame. Esto pudiera estar relacionado a condiciones hídricas más limitantes para el desarrollo de esta formación vegetal en Tuñame, vinculadas a la menor precipitación promedio (lo que coincide con lo reportado por Rangel 2000, para Colombia, al evaluar la riqueza de especies en un páramo seco y uno semihúmedo). Sin embargo, llama la atención que para los rosetales-pajonales la situación resultó inversa, con una mayor riqueza y diversidad en Tuñame que en Gavidia. En este caso, las diferencias pudieran estar vinculadas al hecho de que los rosetales-pajonales de Gavidia estarían sometidos a una mayor presión de pastoreo y se encuentran a elevaciones promedio mayores (Tabla 1).

Así mismo, es importante resaltar que aun cuando se realizó un esfuerzo de muestreo importante en cada formación vegetal (6-8 UM y 1.200-1.600 puntos para la estimación de la cobertura), las curvas especies-área no alcanzaron la saturación. Esto enfatiza la necesidad de complementar los muestreos de cobertura con un inventario completo de especies en cada UM (p. ej. ver métodos de puntos y áreas flexibles en Halloy *et al.* 2011) y de utilizar métodos de análisis de apropiados para la estimación y comparación de la riqueza y diversidad entre comunidades en estos casos en que no se cuenta con inventarios completos. Por esto, en este estudio se estimó la riqueza utilizando métodos aleatorios de re-muestreo (“Jackknife”) y se estimó la diversidad utilizando el Q de pendiente

intercuartil, ya que índices convencionales como el de Shannon parten de la suposición de que todas las especies presentes fueron muestreadas.

Finalmente, consideramos que es fundamental continuar profundizando nuestro conocimiento sobre los patrones a múltiples escalas de la diversidad paramera y los procesos que la sustentan. En este sentido, algunos de los aspectos que consideramos prioritarios incluyen: a) el estudio y análisis comparativo de un mayor número de localidades ubicadas en diferentes complejos de páramos; b) el seguimiento en el tiempo de las parcelas permanentes con miras a la evaluación del efecto

de cambios en los regímenes de disturbio, incluyendo el cambio climático (ver Cuesta *et al.* en esta publicación); c) el análisis de los servicios ecosistémicos y procesos ecológicos asociados a cada formación vegetal (ej. regulación hídrica, almacenamiento de carbono); d) la adaptación de la metodología para el estudio de los humedales altoandinos en virtud de su alta heterogeneidad espacial local y su importancia como reguladores de la dinámica hídrica (ver Valero 2010); d) la integración de esta información en el marco de estrategias de conservación y manejo de los páramos (ej. zonificación participativa del territorio) y de concienciación pública y educación ambiental.

Referencias

- Abadín JS, González-Prieto L, Sarmiento L, Villar MC, Carballas T.** 2002. Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the High Tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry* 34:1739-1748.
- Alvizu P.** 2004. Complejidad y Respuesta Funcional de la Vegetación de Páramo a lo largo de Gradientes Altitudinales. Tesis de Doctorado. Mérida: Postgrado en Ecología Tropical, ICAE, Universidad de los Andes.
- Aranguren A, Márquez N, Prato R, Lesenfans Y.** 1996. Use, collection, commercialization and vulnerability of two species of the genus *Oritrophium* (*Oritrophium venezuelense* and *O. peruvianum* Compositae) in the Venezuelan Andes. *Acta Botánica Venezuelica* 19:16-38.
- Aronoff S.** 1993. Geographic Information System: a management perspective. Canada: WDL Publications.
- Arita HT.** 2005. La relación especie-área (SAR), diversidad beta, escalas y autosimilaridad.
- <http://www.ecologia.unam.mx/laboratorios/macroecologia/Curso2007/Cmunicipidades2007.htm>. Consultado junio 2011.
- Azócar A, Fariñas M.** 2003. Páramos. En: Aguilera M, Azócar A, González Jiménez E, editors. *Biodiversidad en Venezuela*, Tomo II. Caracas: Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología, FONACIT, pp716-733.
- Azócar A, Rada F.** 2006. *Ecofisiología de plantas de páramo*. Mérida: Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de los Andes. Editorial Litorama.
- Baruch Z.** 1984. Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan paramos. *Vegetatio* 55:115-126.
- Beltrán K, Salgado S, Cuesta F, León-Yáñez S, Romoleroux K, Ortiz E, Cárdenas A, Velasteguí A.** 2009. *Distribución espacial, sistemas ecológicos y caracterización florística de los páramos en el Ecuador*. Quito: EcoCiencia, Proyecto Páramo Andino y Herbario QCA.
- Bezada M.** 1990. *Geología Glacial del Cuaternario de la Región de Santo-Domingo Pueblo Llano-Las Mesitas (Estados Mérida y Trujillo)*. Tesis de Doctorado. Caracas, Venezuela: Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Centro de Estudios Avanzados.
- Briceño B, Morillo G.** 2002. Catálogo Abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I Dicotiledóneas (MAGNOLIOPSIDA). *Acta Botánica Venezuelica*. 25(1):1-46.
- Briceño B, Morillo G.** 2006. Catálogo Abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte II Monocotiledóneas (LILIOPSIDA). *Acta Botánica Venezuelica*. 29(1):89-134.
- Cleef A, Rangel O.** 1984. La vegetación del páramo del nordeste de la Sierra Nevada de Santa Marta. En: van der Hammen T, Ruíz P, editores. *Estudios de Ecosistemas Tropoandinos* 2:203-266.
- Fariñas M, Monasterio M.** 1980. La Vegetación del Páramo de Mucubají. Análisis de Ordenamiento mediante métodos multivariantes de ordenamiento. Mérida: Postgrado en Ecología Tropical, ICAE, Universidad de los Andes.
- González W, Llambí LD, Smith JK y Gámez LE.** En prensa. Dinámica sucesional de los árboles en la zona de

- transición bosque-páramo en los Andes Tropicales. *Ecotropicos*.
- Grabherr G, Gottfried M, Pauli H.** 2000. GLORIA: a global observation research initiative in alpine environments. *Mountain Research and Development* 20(2):190-191.
- Greig-Smith P.** 1983. *Quantitative Plant Ecology*. 3ª Edición. Oxford, Inglaterra: Blackwell Scientific Publications.
- Halloy SRP, Ibáñez M, Yager K.** 2011. Puntos y áreas flexibles (PAF) para inventarios rápidos del estado de la biodiversidad. *Ecología en Bolivia* 46(1):46-56.
- Hedberg I, Hedberg O.** 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos* 33:297-307.
- Hill MO.** 1979. DECORANA- a FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal average. Ithaca, EEUU: Ecology and Systematics, Cornell University.
- Hobbs RJ, Higgs E, Harris JA.** 2009. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends in Ecology and Evolution* 24(11):599-605.
- Huston MA.** 1994. *Biological Diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- ITC.** 2001. *ILWIS 3.0 Academic User's Guide*. Enschede: Unit Geo Software Development.
- Jiménez D, Llambí LD, Sarmiento L.** 2011. Local regeneration niche of a woody species of shrubland in secondary succession areas of the high tropical Andes. Yucatán, Méjico: SER Conference 2011, World Conference on Ecological Restoration.
- Kempton RA, Taylor LR.** 1978. The Q-statistics and the diversity of floras. *Nature* 275:252-253.
- Körner C, Spehn E.** 2002. *Mountain Biodiversity: a global assessment*. Boca Raton: CRC Press,
- Ladislav M, Schamineé JHJ, Rodwell JS.** 2000. Common data standards for recording relevés in field survey for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* 11:769-772.
- Llambí LD, Sarmiento L.** 1998. Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotropicos* 11:1-14.
- Llambí LD, Smith JK, Pereira N, Pereira C, Valero F, Monasterio M, Dávila MV.** 2005. Participatory planning for biodiversity conservation in the High Tropical Andes: are farmers interested? *Mountain Research and Development* 25(3):200-205.
- Luteyn JL.** 1999. *Paramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. New York: Memoirs of the New York Botanical Garden, Vol.84.
- Magurran AE.** 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford: Blackwell Publishing Company.
- McCune B, Mefford MJ.** 1999. *Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4.0*. Glenden Beach: MjM Software.
- Molinillo M, Monasterio M.** 2002. Patrones de vegetación y pastoreo en ambientes de páramo. *Ecotropicos* 15(1):19-34.
- Monasterio M.** 1980. Las Formaciones Vegetales de los Páramos de Venezuela. En: Monasterio M, editora. *Estudios Ecológicos en los Paramos Andinos*. Mérida: Ediciones de la Universidad de los Andes, pp 93-158.
- Morillo G.** 2011. Familia Orchidaceae. En: Morillo G, Briceño B, Silva J, editores. *Botánica y Ecología de las Monocotiledóneas de los Páramos en Venezuela*. Mérida: Universidad de Los Andes, Vol. 1:85-357.
- Oyola A.** 2009. *Heterogeneidad de la vegetación en un paisaje de origen glacial en el páramo de Las Cruces, Sierra de La Culata*. Mérida, Venezuela. Tesis de Maestría. Mérida: Postgrado en Ecología Tropical, ICAE, Universidad de los Andes.
- Palmer MW.** 1990. The estimation of species richness by extrapolation. *Ecology* 71:1195-1198.
- Palmer MW.** 1991. Estimating species richness: the second-order jackknife reconsidered. *Ecology* 72:1512-1513.
- Pittier H.** 1944. Leguminosas de Venezuela. I. Papilionáceas. Caracas, Venezuela: Ministerio de Agricultura y Cría. Servicio Botánico. Boletín N° 5.
- Primack RB.** 2004. *A Primer of Conservation Biology*. Massachusetts: Sinauer Associates Inc.
- PROVITA.** 2003. *Libro Rojo de la Flora Venezolana*. Caracas: PROVITA. Fundación Polar, Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lásser", Conservación Internacional.
- Ramírez L, Llambí LD, Schwarzkopf T, Gámez LE, Márquez N.** 2009. Vegetation structure along the forest-paramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: implications for understanding treeline dynamics. *Ecotropicos* 22(2):83-98.
- Ramsay PM, Oxley ERB.** 1997. The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian paramos. *Plant Ecology* 131:173-192.
- Rangel JO.** 2000. *Colombia, Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales.
- Rangel JO, Lowy P, Cleef A.** 1996. Comunidades vegetales en regiones paramunas del Altiplano Cundiboyacense. En: Reyes P. et al, editores. *El Páramo: Ecosistema de alta montaña*. Bogotá: Fundación Ecosistemas Andinos, Gobernación de Boyacá.
- Sabins FF.** 1987. Remote sensing: principles and interpretation. New York: W.H. Freeman and Co.
- Sarmiento L, Llambí LD, Escalona A, Márquez N.** 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology* 166:63-74.
- Sarmiento L, Llambí LD.** 2011. Regeneración del páramo luego de un disturbio agrícola: una síntesis de 20 años de investigaciones en sistemas con descansos largos en la cordillera de Mérida. En: Herrera F, Herrera I, editores. *La Restauración Ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias*. Caracas: Ediciones IVIC, pp 123-148.
- Sklenár P, Ramsay PM.** 2001. Diversity of zonal paramo plant communities in Ecuador. *Diversity and Distributions* 7:113-124.
- Sklenár P, Luteyn J, Ulloa-Ulloa C, Jørgensen M, Dillon M.** 2005. Flora Genérica de los Páramos. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 92:1-499.
- Smith JMB, Cleef A.** 1988. Composition and origins of the world's tropic alpine floras. *Journal of Biogeography* 15:631-645.
- Smith JK, Pereira N, Pereira C, Valero F, Monasterio M, Dávila MV.** 2013. Análisis participativo del uso de la

tierra y la calidad de vida en dos páramos de Venezuela: importancia para el diseño de estrategias de conservación. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, Editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*, CONDESAN, 2013.

Valero L. 2010. *Efecto de la exclusión de pastoreo sobre humedales altoandinos en la Sierra Nevada de Mérida*. Tesis de Maestría. Mérida: Postgrado en Ecología Tropical, ICAE, Universidad de los Andes.

van der Hammen T. 1998. Páramos. En: Chaves ME, Arango N, editores. *Informe Nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997-Colombia*. Bogotá: Instituto Nacional de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, PNUMA, Ministerio de Medio Ambiente, pp 10-37.

van der Hammen T. 2002. Diagnóstico, cambio global y conservación. Memorias. Tomo I, Simposio Cambio climático y su potencial impacto en los páramos. Paipa: Congreso Mundial de Páramos.

van der Hammen T, Cleef A. 1986. Development of the high andean paramo flora and vegetation. En: Vuilleumier F, Monasterio M, editors. *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford: Oxford University Press, pp 153-201.

Vargas O. 2008. *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca)*. Bogotá: Grupo de Restauración Ecológica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.

Vareschi V. 1970. *Flora de los Paramos de Venezuela*. Mérida: Ediciones del Rectorado, Universidad de los Andes.