

Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela

Homenaje a Volkmar Vareschi

Ernesto Medina

Otto Huber

Jafet M. Nassar

Pamela Navarro

Editores

Ataroff M & C García-Núñez (2013) Selvas y bosques nublados de Venezuela.
En: Medina E, Huber O, Nassar JM & P Navarro (Eds.) *Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela*. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 125-155.

Ediciones IVIC

Selvas y bosques nublados de Venezuela

Michele Ataroff y Carlos García-Núñez

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

Resumen

Las selvas o bosques nublados de Venezuela son las unidades forestales húmedas de montaña más importantes en extensión y conservación. Comprenden un grupo importante de unidades forestales que se ubican en la zona de condensación de nubes orográficas, lo cual determina características ambientales que les son comunes, como altas precipitaciones, alta humedad relativa y baja radiación. Su distribución altitudinal, y por ende su temperatura media, varía enormemente dependiendo, entre otros, de la continentalidad y masa del bloque montañoso en la que se encuentren, pudiendo ocupar entre 600-800 m en las montañas aisladas costeras hasta su rango máximo entre 1.800-3.000 m en cordilleras como la de los Andes. Son siempreverdes, con alta riqueza de árboles y epífitas, con estructura compleja, cuyo dosel se encuentra a más de 20 m en la mayoría de los casos. La peculiar combinación de mucha agua y poca luz, en las laderas medias y altas de las montañas tropicales, ha determinado patrones propios en las respuestas de las especies (ecofisiológicas y reproductivas), así como de todo el sistema como un conjunto (ecohidrológicas y nutricionales). En este capítulo tratamos de resumir las contribuciones de las investigaciones realizadas en Venezuela sobre la ecología vegetal de estos espectaculares ecosistemas, uno de los cuales Vareschi consideró como «óptimo global de la vegetación de nuestro planeta».

Introducción

Los sistemas forestales tropicales de montaña afectados por la presencia de neblinas o nubes bajas, frecuentes y persistentes, presentan una serie de características comunes, tanto ambientales como morfofuncionales de la vegetación, que los distinguen de otros tipos forestales, formando un grupo que ha recibido muchos nombres dependiendo del país, autor, año, etc., pero siendo el más común selva nublada o bosque nublado (Figura 1).

El conocimiento que tenemos sobre estas importantes selvas se inició a comienzos del siglo XIX, a raíz de expedicionarios como Alexander von Humboldt y Aimé Bonpland, que difundieron en el ámbito científico la existencia de los distintos pisos altitudinales de vegetación sobre las montañas del trópico americano, diferentes en muchos aspectos de las conocidas para montañas europeas. Sin embargo, en Venezuela desde entonces la acumulación de trabajos que han ido contribuyendo al conocimiento de las selvas nubladas ha sido lenta y progresiva, abarcando desde reconocimientos de su riqueza (inventarios florísticos), estudios sobre diferentes aspectos ambientales de estas selvas (geología, geomorfología, suelos, clima), hasta ecología funcional (ecohidrología, productividad, aspectos ecofisiológicos).



Selvas nubladas (Beebe & Crane 1948; Ginés y Foldats 1953; Steyermark & Agostini 1966; Sarmiento *et al.* 1971; Steyermark 1975; Huber 1986b; Vareschi 1986, 1992a; Veillon 1994; Monasterio & Ataroff 1994; Bono 1996; Michelangeli 1998; Ataroff & Sarmiento 2003, 2004).

Selvas de neblina (Vareschi 1992a).

Bosques nublados (Medina 1986; Medina & Huber 1998).

Selvas ombrófilas (Tamayo 1941).

Bosques ombrófilos montanos siempreverdes (Huber & Alarcón 1988).

Bosques siempreverdes montano altos (Huber 1995b).

Bosques húmedos altos (Hoyos 1985),

Asociación higrofitica megatérmica (Ginés & Foldats 1953).

Selvas subtropicales (Ginés *et al.* 1953).

Selvas siempreverdes asociación mesotérmica nublada (Steyermark & Delascio 1985).

Selvas siempreverdes montana altas (Bono 1996).

Figura 1. Nombres que las selvas y bosques nublados han recibido en Venezuela. Foto: Pascual Soriano.

A principios de los años 50, a su llegada a Venezuela, Volkmar Vareschi contribuyó a la creación de la Escuela de Biología de la Universidad Central de Venezuela (UCV), y de su cátedra de Ecología Vegetal, con un enfoque florístico y funcional, lo que marcó el comienzo de estudios sistemáticos con estos enfoques en las selvas nubladas, principalmente en la cordillera de la Costa. Para la misma época, se comenzaron los primeros estudios fitosociológicos de la selva nublada andina, particularmente de La Mucuy y La Carbonera, por dos botánicos suizos, Hans Lamprecht y Jean Pierre Veillon, contratados por la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de los Andes (ULA). Desde la década de los ochenta, con la consolidación de los diferentes grupos de investigación y posgrados en ecología de Venezuela, el conocimiento ecológico de nuestras selvas de montaña ha alcanzado los diferentes ámbitos que se resumen en esta revisión.

El hecho de que Venezuela tenga una gama poco común de sistemas montañosos, diversos en masa, continentalidad, distribución y origen, y que en consecuencia todos tengan selvas nubladas a diferentes altitudes y aisladas entre sí, ha complicado el estudio global de este tipo de vegetación. En algunos casos, como en la sierra de Perijá o el cerro Santa Ana, el conocimiento en general ha quedado a nivel exploratorio si se compara con la cordillera de la Costa o la cordillera de Mérida, donde la importancia económica y la cercanía a centros de investigación seguramente han sido determinantes en el interés por su estudio. En este capítulo, queremos hacer un resumen de la información que se tiene en Venezuela sobre los diversos aspectos de la ecología vegetal de las selvas nubladas.

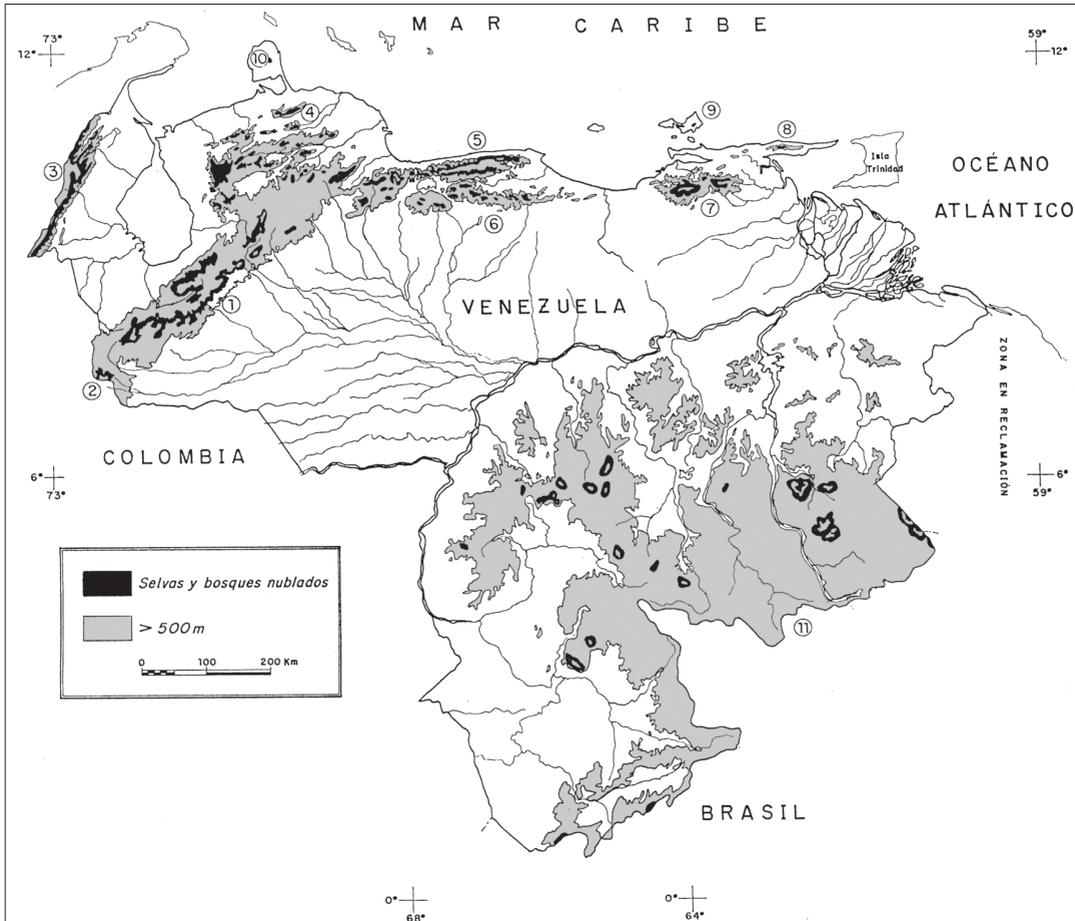


Figura 2. Distribución de las selvas y bosques nublados en los principales sistemas montañosos de Venezuela. 1: Cordillera de Mérida, 2: Macizo de El Tamá, 3: Sierra de Perijá, 4: Serranías de Falcón y Lara, 5: Cordillera de la Costa, 6: Serranía del Interior Central, 7: Serranía del Interior Oriental, 8: Cordillera Araya-Paría, 9: Cerro Copey, 10: Cerro Santa Ana, 11: Escudo Guayanés (Adaptado de Ataroff 2001).

Características ambientales

Distribución

El carácter montano de las selvas y bosques nublados hace que su distribución dependa en primera instancia de la de los sistemas montañosos. En Venezuela, estos sistemas están separados entre sí, determinando un aislamiento geográfico entre estas selvas, el cual ha sido difícil de vencer para muchas especies (Figura 2, Ataroff 2001). Dentro de cada sistema montañoso en particular, el cinturón de selva o bosque nublado es generalmente continuo, sólo interrumpido, como en el caso de los Andes, por la ocurrencia de valles intramontanos secos que quedan intercalados, o en el caso del Escudo Guayanés, por la separación entre los tepuyes. Sobre las montañas, el rango altitudinal de estas unidades ecológicas en todos los casos se extiende desde el límite altitudinal de la línea continua de selvas o bosques (límite superior), hasta el límite inferior que coincide con la línea de condensación o de formación de nubes y neblinas orográficas. Ambos límites se presentan a altitudes distintas en distintos

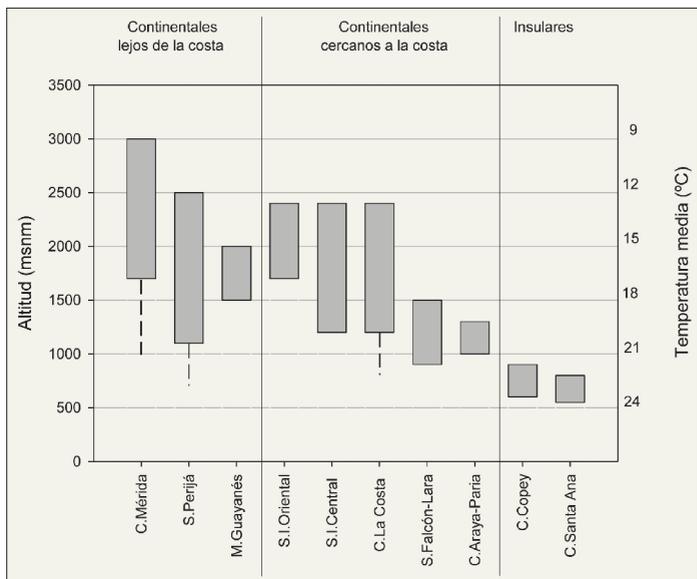


Figura 3. Distribución altitudinal de selvas y bosques nublados en los distintos sistemas montañosos de Venezuela, con rangos de temperatura media anual. Línea punteada: límite inferior en las vertientes más septentrionales. Fuentes: Tamayo 1941; Ginés y Foldats 1953; Steyermark y Agostini 1966; Sarmiento *et al.* 1971; Steyermark 1975; Steyermark y Huber 1978; Steyermark 1979; Steyermark y Delascio 1985; Hoyos 1985; Smith 1985; Cavelier 1986; Huber 1986ab; Sugden 1986; Acosta 1986; Ataroff & Monasterio 1987; Matteucci 1987; Cavelier & Goldstein 1989; Veillon 1994; Huber 1995ab; Monedero & González 1995; Bono 1996; Bisbal 1998; Ataroff & Sarmiento 2003.

bloques montañosos. Así, en Venezuela, se observan diferencias de 1.200 m entre el límite inferior de la selva en montañas aisladas insulares comparado con el mismo límite en los Andes, con mayor masa y continentalidad (Figura 3). Igualmente, existe una diferencia importante entre las laderas de barlovento y sotavento, en particular para las montañas costeras, con el límite inferior de la selva en las laderas de barlovento entre 100–400 m más bajo que en las de sotavento.

El aislamiento de los distintos sistemas montañosos tiene su origen en la historia de cada levantamiento. Por ejemplo, se estima que fue durante el mioceno superior y plioceno que las montañas andinas venezolanas alcanzaron elevaciones que permitieron la aparición de ambientes de selva nublada hasta 2.400 msnm, y debió haber ocurrido una evolución adaptativa de ciertos elementos de la flora neotropical de zonas más bajas a las nuevas condiciones de alta montaña, así como la inmigración de especies de la flora y fauna subtropical y templada, primero de América del Sur y más tarde desde América del Norte, luego de la formación del istmo de Panamá, (Kelly *et al.* 1994; La Marca 1998). Durante el cuaternario, los cambios climáticos que acompañaron los ciclos glaciales e interglaciales, probablemente ejercieron un efecto notable en la especiación, emigración e inmigración de la flora y fauna de las selvas nubladas y páramos (La Marca 1998).

Nubosidad y radiación

El análisis del clima de las selvas nubladas en Venezuela se dificulta por la escasez de datos climáticos en este ambiente, en muchos casos sólo basados en registros de corta duración. Sin embargo, la información dispersa en la literatura y perteneciente a sistemas montañosos muy diferentes, permite presentar los rasgos más resaltantes.

Neblinas - nubes bajas

La presencia de neblinas o nubes bajas es determinante en la distribución de las selvas nubladas. Ellas ocurren en forma frecuente a altitudes distintas en sistemas montañosos con características diferentes, ya que dependen de la topografía y orientación, del tamaño y continentalidad de las masas montañosas, de los vientos pre-

dominantes, de la humedad relativa del aire y la diferencia de temperatura entre superficie y atmósfera, etc. (Stadtmüller 1987).

Los datos cuantificables sobre ocurrencia de neblinas y nubes bajas son escasos, pero existen registros de frecuencias en:

- a) La cordillera de la Costa, donde el porcentaje de horas diurnas con nubosidad o neblina se ha registrado entre 26–44 % durante los meses secos y entre 35–51 % en los meses lluviosos, medido en las localidades de Rancho Grande (1.007 msnm, 6 meses), El Ávila (2.150 msnm, 9 meses) y Altos de Pipe (1.750 msnm, 9 meses) (Beebe & Crane 1948; Gordon *et al.* 1994), siendo las horas de mayor frecuencia las de la madrugada.
- b) En los Andes, se ha reportado que entre 27–71 % de los días con intercepción de neblina o nubes bajas, y entre el 74–81 % de los eventos ocurrieron entre las 12–24h (Capaz 2.200 msnm y La Mucuy 2.300 msnm, respectivamente) (Pacheco & Ataroff 2005; Ataroff & Naranjo 2007).
- c) En el cerro Copey (entre 600 y 900 msnm) Sugden (1986) registró eventos de neblina 95 % de los 271 días de medida.

El ingreso de agua a la selva por intercepción de neblina y nubes bajas ha sido estimado en la cordillera de Mérida entre 4–11 % de las entradas totales de agua atmosférica para las localidades de La Mucuy (2.350 msnm, estado Mérida; Ataroff & Rada 2000; Pacheco & Ataroff 2005), y El Zumbador (3.100 msnm, estado Táchira; Cavelier & Goldstein 1989). En la cordillera de la Costa los valores reportados son mayores. Gordon *et al.* (1994) estimaron la intercepción de neblina en 71–35 % de la precipitación anual en El Ávila (2.150 msnm) y Altos de Pipe (1.750 msnm), respectivamente. En las montañas costeras aisladas, Cavelier & Goldstein (1989) estimaron la intercepción en el cerro Santa Ana, (815 msnm, Península de Paraguaná) y en el cerro Copey (987 msnm, isla de Margarita), correspondientes a 24 % y 10 % de las entradas, respectivamente.

Radiación

Como consecuencia de la frecuencia de nubosidad y neblina, las selvas nubladas presentan los menores promedios de radiación e insolación de los sistemas tropicales. Por ejemplo, los valores de insolación promedio anual de horas diarias con radiación directa en Santa Rosa (cordillera de Mérida) son poco mayores de 5h (4 a 7h). Por su parte los registros de radiación en las selvas nubladas de La Carbonera y Santa Rosa, en la cordillera de Mérida, la Colonia Tovar y Rancho Grande, en la cordillera de la Costa, muestran valores medios entre 300 y 400 cal cm⁻² día⁻¹ (Veillon 1989; Vareschi 1992a; Ataroff 2001). Engwald (1999) obtuvo valores de radiación fotosintéticamente activa (PAR) de más de un orden de magnitud mayores sobre el dosel que 2 m por debajo, dentro de la copa de *Retropylum rospigliosii* en La Carbonera, con valores medios de 622 y 794 μmol m⁻² s⁻¹ sobre el dosel a 34,8 m, en febrero y agosto, respectivamente, mientras a 32,8 m dentro de la copa midió 49 y 88 μmol m⁻² s⁻¹, en febrero y agosto, respectivamente, entre 7–11 % menor que sobre el dosel.

En el piso del bosque, la alta cobertura y compleja estratificación de estas selvas impone un filtro que puede reducir la luminosidad en el sotobosque hasta 1,75 % com-

parado con sobre el dosel, disminución que puede llegar hasta 0,3 % durante eventos de neblina (Vareschi 1992a). Para la selva nublada de Rancho Grande (1.000-1.800 msnm), valores de densidad de flujo de fotones (DFF) medidos en el piso del bosque (1 m sobre el suelo) fueron entre 20-50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en días despejados y entre 3-5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante la presencia de neblina espesa (Huber 1986). Mediciones en el Bosque Universitario «San Eusebio» (La Carbonera, 2.200 msnm, cordillera de Mérida) muestran que la sombra del piso del bosque y un claro de 100 m² reciben valores promedio de DFF entre 26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (1,12 mol m⁻² d⁻¹; 2 % de la radiación total medida a campo abierto) y 93 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (4,02 mol m⁻² d⁻¹; 7 % de la radiación total medida a campo abierto), respectivamente (García-Núñez *et al.* 1995). En cuanto al efecto de la nubosidad en la atenuación de la DFF recibida en el piso (1,4 - 1,8 m de altura) del bosque nublado de Altos de Pipe (cordillera de la Costa, 1.747 msnm), se encontró que los días soleados recibieron 2,9 mol m⁻² d⁻¹, los días parcialmente nublados 1,6 mol m⁻² d⁻¹ y los días nublados 0,7 mol m⁻² d⁻¹ (3,1 %, 2,7 % y 2,6 % de la radiación total medida a campo abierto, respectivamente) (Anten *et al.* 1996). Mediciones puntuales en montañas tropicales muestran que la cobertura de nubes reduce la DFF en comparación con la recibida en tierras bajas entre 16 % y 53 % (Cavelier 1996).

Dado que la cantidad y calidad de luz en el sotobosque dependen, entre otros, de las aberturas del dosel, éstas han mostrado ser pequeñas y heterogéneamente distribuidas, dejando abierta sólo 5 % del área de dosel en el caso de La Mucuy (cordillera de Mérida, Acevedo *et al.* 2001). Como consecuencia, el paso de la luz directa al sotobosque es poca, siendo más importante la reflejada y transmitida por las hojas del dosel, lo que hace que el espectro general muestre una atenuación fuerte en la banda fotosintética y un flanco de subida de transmisión en las cercanías de los 700 nm (Acevedo *et al.* 2001). La variación en cantidad y calidad de luz también es notable en un gradiente vertical desde el dosel hasta el piso del bosque (Acevedo *et al.* 2003). En conjunto, la poca luz recibida por estos sistemas sugiere que se trata de ambientes con problemas energéticos, los cuales deben tener repercusiones en las actividades fisiológicas de las plantas y en sus respuestas adaptativas (Medina 1986; Ataroff & Schwarzkopf 1992; Cavelier 1996, entre otros).

Temperatura

El gradiente térmico en montañas tropicales implica una disminución en la temperatura media anual cercana a 0,6 °C por cada 100 m de ascenso, y es relativamente constante a lo largo del año (contrariamente a lo que ocurre en otras latitudes). Las temperaturas medias anuales también tienen poca variación; en el caso de Venezuela, la diferencia entre el mes más caliente y el más frío es menor de 3 °C. En contraste, las variaciones térmicas diarias en general son muy importantes. En las selvas nubladas de la cordillera de Mérida se han medido diferencias de 10 a 15 °C en el sotobosque (Ataroff & Sarmiento, no publ.).

Las notables diferencias en la distribución altitudinal de las selvas nubladas en los diferentes sistemas montañosos determinan, en la misma medida, importantes diferencias en las temperaturas medias de cada una de ellas (Figura 3). La selva nublada montana alta de la cordillera de Mérida es la más alta de Venezuela y llega a 9 °C de temperatura media anual en su límite superior, en contacto con el páramo. El extremo más cálido, la selva nublada del cerro Santa Ana en Paraguaná, presenta temperaturas

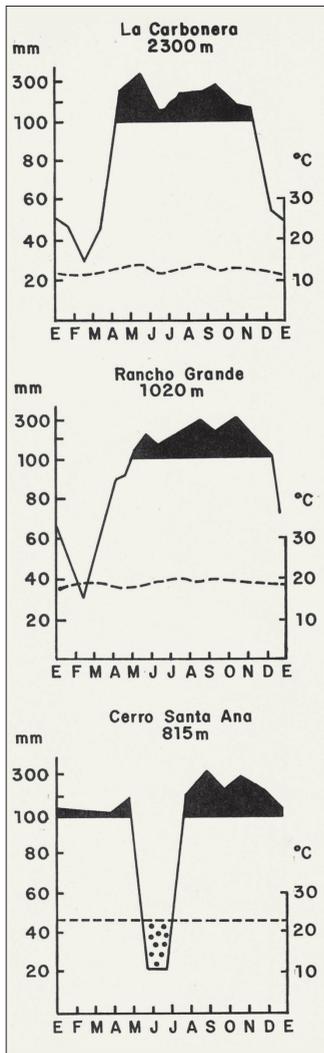


Figura 4. Climadiagramas de tres selvas nubladas venezolanas. a: La Carbonera (Bosque Universitario San Eusebio) en la cordillera de Mérida, b: Rancho Grande en la cordillera de la Costa, c: Cerro Santa Ana en la península de Paraguaná. Fuentes: Cavelier & Goldstein 1989; Vareschi 1992a.

medias anuales de hasta 23 °C. Entre esos dos extremos, se ubica el resto de las selvas y bosques nublados: las selvas nubladas montano alta y montano baja de la cordillera de Mérida tienen temperaturas medias anuales de 9 a 14 °C y de 14 a 17 °C, respectivamente, la selva nublada de la Sierra de Perijá entre 12 y 22 °C, la de las serranías de Falcón y Lara entre 17 y 22 °C, en la cordillera de la Costa la selva nublada montano alta entre 13 y 19 °C y la montano baja entre 17 y 22 °C, en la serranía del Interior Central entre 17 y 20 °C, en la serranía del Interior Oriental entre 13 y 17 °C, en la cordillera Araya-Paria entre 19 y 21 °C, el bosque nublado en el Escudo Guayanés está entre 12 y 18 °C, mientras el bosque nublado del cerro Copey (isla de Margarita) está entre 19 y 21 °C y la selva nublada del cerro Santa Ana (península de Paraguaná) está entre 20 y 23 °C.

Precipitaciones

En las selvas nubladas de Venezuela las precipitaciones son altas, independientemente del sistema montañoso donde se encuentren. Generalmente, reciben entre 1.000 y 3.000 mm anuales, y tienen menos de dos meses climáticamente secos (Steinhardt 1979; Sarmiento 1986; Cavelier & Goldstein 1989; Veillon 1989; Vareschi 1992a; Ataroff 2001, 2003, entre otros).

El ritmo anual de las precipitaciones depende del sistema montañoso y su orientación en relación a los vientos dominantes. En el caso de las montañas venezolanas, reconocemos patrones de dos y cuatro estaciones: i) tetraestacional con dos máximos de precipitaciones, uno entre mayo-junio y otro entre septiembre-octubre, por ejemplo en toda la vertiente norte de la cordillera de Mérida (Monasterio & Reyes 1980, Sarmiento 1986), o con los máximos invertidos (noviembre-febrero y junio-agosto), por ejemplo en montañas insulares como el cerro Copey (Sugden 1986); ii) biestacional con un máximo en junio-agosto, por ejemplo en toda la vertiente sur de la cordillera de Mérida (Monasterio & Reyes 1980; Sarmiento 1986) y la cordillera de la Costa (Veillon 1989); y iii) biestacional con un máximo entre noviembre-febrero, por ejemplo en el cerro Santa Ana (Cavelier & Goldstein 1989).

A modo de ejemplo, presentamos en la Figura 4 los climadiagramas de selvas nubladas de tres sistemas montañosos contrastantes: La Carbonera en la cordillera de Mérida (masivo y continental), Rancho Grande en la cordillera de la Costa (masivo y costero) y cerro Santa Ana (montaña aislada y costera).

Aunque las medias de varios años muestren estos ambientes como muy húmedos, las variaciones interanuales pueden ser muy grandes. Por ejemplo, en la cordillera de la Costa, registros de 50 años en la Colonia Tovar muestran 9 años con precipitaciones medias ≤ 1.000 mm (18 %), 6 meses pueden ser secos (Veillon 1989), y en Rancho Grande, en la década de los 70, 3 años llegaron a tener 4 meses secos (Vareschi 1992a).

Estructura y composición

Estructura y biomasa

La estructura vertical de las selvas nubladas es complicada por tener múltiples estratos, no siempre fáciles de definir. No existe un estrato cerrado, aunque entre todos producen una cobertura alta que en La Mucuy se ha medido como 95 % (cordillera de Mérida, Acevedo *et al.* 2001). En muchos casos existe un estrato emergente con pocas especies, como por ejemplo *Gyneranthus caribensis* (que alcanza 50 m) en la cordillera de la Costa o *Retrophyllum rospigliosii* (que alcanza 40 m) en la cordillera de Mérida. Le sigue el dosel, en general abierto, de árboles cuya altura depende mucho del tipo de selva nublada y de las características del sistema montañoso. En las selvas nubladas ubicadas a gran altitud como las encontradas en los Andes, el dosel está a 20–30 m en la selva nublada montano alta (pudiendo disminuir hasta 10 m en su límite con el páramo), y entre 20 y 35 m en la selva nublada montano baja (Ataroff 2003, Ataroff & Sarmiento 2003). En las selvas nubladas ubicadas a mediana altitud, como las de la cordillera de la Costa, el dosel se encuentra entre 20 y 30 m en la selva nublada montano alta, y entre 25 y 30 m en la montano baja (Huber 1986b; Vareschi 1992a). En las selvas nubladas de baja altitud como en el cerro Santa Ana, el dosel se encuentra entre 14 y 20 m. Bajo el dosel, se encuentra un conjunto de árboles medios y bajos de distintas alturas, que conforman uno o dos estratos, y finalmente un estrato bajo entre 0 y 4–6 m con arbustos, hierbas y juveniles de árboles (Huber 1986b; Vareschi 1992a; Acevedo *et al.* 2003).

Este gradiente vertical tiene impacto sobre algunas características del follaje. Es así como, cerca del 90 % de las especies tienen hojas entre mesófilas y macrófilas (20 a 100 cm² y 100 a 1.000 cm² respectivamente), lo cual implica tamaños grandes en relación a otras selvas (Roth *et al.* 1986; Vareschi 1986, 1992a). En la selva nublada de Rancho Grande (cordillera de La Costa) se ha encontrado una gradación vertical de tamaños según la cual los tamaños grandes son más frecuentes en estratos intermedios altos, en segundo lugar en el dosel, y los tamaños menores son más frecuentes en el estrato más bajo (Roth *et al.* 1986). También en Rancho Grande, Roth *et al.* (1986) encontraron que de 80 especies de todos los estratos sólo 31 % presentó punta de goteo, de las cuales la mitad estaban a 1,3 m del suelo, y la densidad y largo de los estomas variaron en un gradiente vertical desde el suelo hasta el dosel de 73 a 542 estomas por mm² y de 0,032 a 0,017 mm de largo, respectivamente. Por su parte, en Monterrey (cordillera de Mérida), las hojas del dosel (9 spp.) tuvieron un peso por área foliar estadísticamente mucho mayor que especies del sotodosel (3 spp.) y del sotobosque (8 spp.) con 10,85, 4,32 y 5,17 mg cm⁻², respectivamente. Esas hojas también mostraron diferencias importantes entre los tres grupos en su absorbancia y transmitancia, aunque no en su reflectancia (Acevedo & Ataroff 2012).

A lo largo de todo el perfil vertical dentro de la selva, sobre los árboles y algunos arbustos crece un número grande de epífitas y algunas trepadoras, las cuales contribuyen a aumentar la complejidad de la estructura vertical, y que se distribuyen en forma diferencial dependiendo de las condiciones microambientales y las adaptaciones de cada especie (Medina 1986; Engwald 1999; Walker & Ataroff 2002). Engwald (1999), en La Carbonera (cordillera de Mérida), mostró cómo la proporción de los principales grupos de epífitas cambia del dosel hasta el suelo, siendo las bromeliáceas mucho

más importantes en el dosel (45–85 %) junto con las orquídeas (10–30 %), mientras a lo largo del fuste hacia el suelo las bromeliáceas van disminuyendo, terminando en proporciones similares con polipodiáceas, piperáceas, orquídeas, aspleniáceas y aráceas.

La estructura horizontal ha sido menos estudiada. En Monte Zerpa (cordillera de Mérida), el análisis de la distribución espacial de las angiospermas del sotobosque (menores de 3 m) reveló que la mayoría de las especies (50 %) tenían distribución aleatoria, en particular las de mayor densidad, mientras el 44 % presentó macroheterogeneidad, con una asociación significativa a altas humedades del suelo, mientras sólo el 6 % presentó un patrón agregado (Schwarzkopf *et al.* 1985, 2004).

La biomasa en sistemas tan complejos siempre es difícil de estudiar. Una de las medidas de que disponemos es de La Carbonera (2.300 msnm, cordillera de Mérida), donde Brun (1976 en Steinhardt 1979; Medina 1986) midió 343 Mg ha⁻¹ (toneladas métricas por hectárea) (leño 337,8 y follaje 4,68) para biomasa aérea de árboles, 3,8 Mg ha⁻¹ (leño 1,1 y follaje 2,74) de biomasa de epífitas, 0,89 Mg ha⁻¹ de biomasa de hierbas, 24 Mg ha⁻¹ de troncos muertos en pie y 73,3 Mg ha⁻¹ de biomasa de raíces. Delaney *et al.* (1997) calcularon el monto de carbono en diferentes componentes del ecosistema en La Carbonera (entre 2.300 y 2.450 msnm) y en La Mucuy (2.640 y 3.000 msnm), obteniendo como resultado 173 y 157 Mg C ha⁻¹ en biomasa aérea con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm, 38,0 y 34,5 Mg C ha⁻¹ en biomasa de raíces, 3,1 y 2,7 Mg C ha⁻¹ en hojarasca fina sobre el suelo (mantillo), 21,2 y 17,2 Mg C ha⁻¹ en troncos muertos en pie y caídos con DAP ≥ 2,5 cm (mantillo grueso), y 253 y 257 Mg C ha⁻¹ en suelo de 0 a 100 cm de profundidad, para La Carbonera y La Mucuy, respectivamente (ambas en la cordillera de Mérida). Estos valores muestran, en general, un leve decremento en la densidad de C en material vegetal con la altitud, pero son significativamente más altos que en los bosques secos de baja altitud (menos de 200 msnm) y de los bosques húmedos también de baja altitud, a excepción de la biomasa aérea de árboles.

Siendo los árboles los dominantes en biomasa, otras medidas como número de individuos por unidad de área, área basal, diámetro a la altura del pecho (DAP) y altura media del fuste o total, en general dan una buena idea indirecta del monto y distribución de la biomasa de árboles. La Tabla 1 resume los datos sobre estas variables para algunas selvas nubladas. A pesar de que los valores allí expresados dependen del diámetro a partir del cual se contaron los árboles, el número de individuos por ha está entre 360 y 1.000, y el área basal entre 36 y 166 m² ha⁻¹ (ambos para árboles con diámetro ≥ 10cm).

Composición

El análisis de la riqueza y diversidad florística en las selvas nubladas tropieza con el problema de la carencia de listas exhaustivas de especies. Para ciertas localidades como Rancho Grande en la cordillera de la Costa, y La Carbonera, La Mucuy y La Montaña en la cordillera de Mérida, pueden encontrarse buenas listas de árboles, pero el resto de las plantas (hierbas, sufrútices, arbustos, lianas, epífitas, etc.) no siempre son consideradas. Si sumamos a esto una marcada heterogeneidad espacial de las comunidades asociada a variabilidad en las condiciones edáficas, especialmente las condiciones hídricas, entonces la elaboración de estas listas, así como las curvas especies/área, se vuelven particularmente complicadas (Hetsch & Hoheisel

Tabla 1
Características dendrológicas en selvas nubladas.

DAP: diámetro a la altura del pecho; ind.: individuos; em.: emergentes; (min/max): valores máximo y mínimo.

Localidad	Altitud m	N° spp. ha ⁻¹	N° de ind. de árboles ha ⁻¹	Área basal m ² ha ⁻¹	DAP cm	Altura media m
Cordillera de Mérida						
La Mucuy ¹	2.270-3.120	35 (20/48)	272 (204/308) ¹⁸	33 (26/41) ¹⁸	35 (31/42) ¹⁸	Fuste= 9 (5/12)
La Mucuy ²	2.400-2.700		580 ¹⁷			
La Mucuy ³	2.300		2.131 (312/4.231) ¹⁴ 981 (156/2.031) ¹⁷	61 (6/345) ¹⁴		
La Mucuy ⁴	2.590		723 ¹⁷	166 ¹⁷		21
La Montaña ⁵	2.600	44 en 1,5 ha	235 ¹⁸ ; 3.488 ¹⁵	35		
Monte Zerpa ⁴	2.220		366 ¹⁷	49 ¹⁷		24
La Carbonera ¹	1.860-2.220	35 (30/40)	216 (186/244) ¹⁸	29 (23/36) ¹⁸	37 (35/40) ¹⁸	Fuste= 11 (10/13)
La Carbonera ⁶	2.200-2.500	26 (15/37)	905 (690/1.313) ¹⁷	45 (43/48)		24 (em =35)
La Carbonera ⁷	2.340	65	746 ¹⁷	36 ¹⁷		
La Carbonera ⁴	2.320		850 ¹⁷	38 ¹⁷		27
La Carbonera ¹²	2.340		1.788 ¹⁶			
La Carbonera ¹³	2.310-2.450	55	717-808 ¹⁷			
Guaramacal ⁸	1.830-2.580		4.123 ¹⁴	53 ¹⁴		16 (14/20)
Cordillera de la Costa						
Rancho Grande ⁹	1.170		500 ¹⁷			20-30
Rancho Grande ⁹	1.670		980 ¹⁷			10-20
El Ávila ⁹	2.060		600-1.400 ¹⁷			
Serranía del Interior Central						
Loma de Hierro ¹⁰	1.355		274 ¹⁸ ; 721 ¹⁷ ; 2.714 ¹⁵	40 ¹⁷ -45 ¹⁵		
Montañas aisladas						
Cerro Copey ¹¹	600-900				max:35-75	13-15 a 22

¹: Veillon (1965), ²: Veillon (1985), ³: Acevedo *et al.* (2003), ⁴: Schwarzkopf *et al.* (2011), ⁵: Kelly *et al.* (1994), ⁶: Hetsch y Hoheisel (1976, en Huber 1986b, Kelly *et al.* 1994), ⁷: Lamprecht (1980), ⁸: Cuello (2002), ⁹: Huber (1986b), ¹⁰: Monedero y González (1994), ¹¹: Sugden (1986), ¹²: Ramos y Plonczak (2007), ¹³: Ramírez *et al.* (2002), ¹⁴: árboles con DAP > 2,5 cm, ¹⁵: árboles con DAP > 3,2 cm, ¹⁶: árboles con DAP > 5 cm, ¹⁷: árboles con DAP > 10 cm, ¹⁸: con DAP > 20 cm.

1976; Quiroz 2010; Schwarzkopf 2011). Entre varios autores que han señalado este problema, Vareschi (1992a) propuso como posibles áreas mínimas más de 7.500 m² para árboles y del orden de 15.000 m² para todo el conjunto de especies en Rancho Grande (cordillera de la Costa). Para la cordillera de Mérida se han referido áreas mínimas superiores a 1.600 m² en La Carbonera (Ramos & Plonczak 2007), a 3.000 m² en La Montaña (Kelly *et al.* 1994) y a más de 4.000 m² en La Caña (Schneider 2001).

A modo de ejemplo, en la Tabla 2 resumimos las especies que distintos autores han considerado más representativas en varias de las selvas o bosques nublados de Venezuela.

Las epífitas no suelen estar bien representadas en las listas, sin embargo, en La Montaña (cordillera de Mérida) se ha reportado que son entre el 43 y 57 % de las especies; es decir, cerca de 120 especies de angiospermas (Kelly *et al.* 1994; Bono 1996). Para la selva nublada de Rancho Grande (cordillera de la Costa), Medina & Huber (1998) reportaron 154 spp. de angiospermas. Por su parte, en relación a la

Tabla 2
Especies vegetales más representativas de las selvas nubladas venezolanas.

(Nombres de las especies de acuerdo a la referencia original).

Cordillera de Mérida	<p>Selva nublada montano alta: Más de 100 spp. de árboles. Árboles importantes (20-30 m): <i>Podocarpus oleifolius</i>, <i>Oreopanax reticulatus</i>, <i>Hedyosmum brasiliense</i>, <i>Ocotea calophylla</i>, <i>Billia rosea</i>, <i>Brunellia acutangula</i>, <i>Persea mutisii</i>, <i>Weinmannia jahnii</i>, <i>Clusia multiflora</i>. El sotobosque es relativamente denso, con más de 100 especies: <i>Palicourea demissa</i>, <i>Psychotria aubletiana</i>, <i>Solanum meridense</i>, <i>Monochaetum meridense</i>, <i>Fuchsia venusta</i>, <i>Begonia mariae</i>, <i>Dodonea viscosa</i>. Trepadoras: <i>Anthurium gehrigeri</i>, <i>A. julianii</i>, <i>Passiflora mollissima</i>, <i>Mikania</i> spp., <i>Bomarea multiflora</i>. Las epífitas son muy importantes (> 155 spp. vasculares), como ejemplo: <i>Tillandsia biflora</i>, <i>Epidendrum dendrobii</i>, <i>Oncidium falcipetalum</i>, <i>Pleurothallis roseo-punctata</i>, <i>Peperomia microphylla</i>. (1,2,3,4,5,6,7,8,9,27)</p> <p>Selva nublada montano baja: Más de 150 spp. de árboles. Árboles importantes (20-35 m): <i>Retrophyllum rospigliosii</i>, <i>Montanoa quadrangularis</i>, <i>Alchornea grandiflora</i>, <i>Cecropia telenitida</i>, <i>Billia rosea</i>, <i>Ilex laurina</i>, <i>Protium tovarense</i>, <i>Guettarda crispiflora</i>, <i>Brunellia integrifolia</i>, <i>Weinmannia balbisiana</i>. Trepadoras: <i>Anthurium subsagittatum</i>, <i>Philodendron karstenianum</i>, <i>Bomarea setacea</i>. El sotobosque tiene más de 140 especies: <i>Miconia meridensis</i>, <i>Piper diffamatum</i>, <i>Palicourea thyrsoiflora</i>, <i>Psychotria meridensis</i>, <i>Chusquea fendleri</i>, <i>Solanum perfidum</i>. Las epífitas son muy importantes: <i>Tillandsia usneoides</i>, <i>T. denudata</i>, <i>Odontoglossum odoratum</i>, <i>Oncidium zebrinum</i>. (1,2,3,4,5,6,7,8,9)</p>
Sierra de Perijá	<p>Árboles emergentes (30-40 m): <i>Ficus nymphaeifolia</i>, <i>Cordia alliodora</i>, <i>Guarea guidonia</i>, y del dosel (20-25 m): <i>Weinmannia pinnata</i>, <i>Heliocarpus americanus</i>, <i>Bravaisia integerrima</i>, <i>Miconia serrulata</i>. En el sotobosque se encuentran <i>Piper aequale</i>, <i>P. glanduligerum</i>, <i>Palicourea crocea</i>, <i>Hyptis mutabilis</i>, <i>Psychotria araguana</i>, <i>Ps. hebeclada</i>, <i>Hoffmannia pauciflora</i>, <i>Chamaedorea pinnatifrons</i> y los helechos <i>Adiantum macrophyllum</i>, <i>A. polyphyllum</i>, <i>Diplazium celtidifolium</i>, <i>D. centripetale</i>, <i>Dryopteris aspidioides</i>, <i>Pteris gigantea</i>, y helechos arborescentes como <i>Cyathea divergens</i>. Las epífitas son muy importantes: las orquídeas <i>Pleurothallis chamaensis</i> y <i>Dichaea muricata</i>, así como especies de los géneros <i>Stanhopea</i>, <i>Epidendrum</i>, <i>Oncidium</i>, <i>Stelis</i>, <i>Maxillaria</i>, <i>Koellensteinia</i> y <i>Zygopetalum</i>, las bromeliáceas <i>Tillandsia deppeana</i> y <i>Guzmania patula</i>, y los helechos <i>Salpichlaena volubilis</i> y <i>Campyloneurum</i> sp. Las trepadoras: <i>Passiflora adenopoda</i>, <i>Cuphea melvilla</i>, <i>Tournefortia bicolor</i> y <i>Manettia calycosa</i>, todas ellas en la cuenca del río Negro (10). En la cuenca del río Tokuko (11) destacan los árboles <i>Chimarrhis perijaensis</i>, <i>Posoqueria coriacea</i>, <i>Micropholis crotonoides</i>, <i>Matayba arborescens</i>, <i>Ficus macbridei</i>, <i>Miconia dodecandra</i>, también <i>Cyathea divergens</i> y <i>C. caracasana</i>, y entre las epífitas cerca de 100 spp. como <i>Maxillaria spilotantha</i>, <i>Epidendrum siphonosepalum</i>, <i>Pleurothallis truxillensis</i>. (10,11)</p>
Serranías de Falcón y Lara	<p>Más de 200 especies de árboles: <i>Ficus cuatrecasana</i>, <i>Guapira offersiana</i>, <i>Tetrorchidium rubrivenium</i>, <i>Hieronyma fendleri</i>, <i>Alchornea triplinervia</i>, <i>Protium tovarense</i>, <i>Ruagea pubescens</i>, <i>Clusia multiflora</i>, <i>Miconia spinulosa</i>, <i>Myrsine coriacea</i>, <i>Persea mutisii</i>, <i>Qualea calophylla</i>, <i>Gordonia fruticosa</i>, <i>Eschweilera tenax</i>, <i>Graffenrieda latifolia</i>, <i>Dendropanax fendleri</i>, <i>Ladenbergia moritziana</i>. Sobre estos árboles se apoyan más de 74 especies de epífitas vasculares y más de 42 especies de trepadoras, entre las epífitas más importantes: <i>Polypodium levigatum</i>, <i>P. duale</i>, <i>Maxillaria miniata</i>, <i>M. venusta</i>, <i>Elaphoglossum lingua</i>, <i>Anthurium scandens</i>, <i>Tillandsia tovarensis</i>, <i>Pleurothallis monocordia</i>, <i>Oncidium meirax</i>, <i>Epidendrum secundum</i>, <i>Peperomia tetraphylla</i>. Entre las trepadoras <i>Philodendron karstenianum</i>, <i>P. ornatum</i>, <i>Iresine diffusa</i>, <i>Begonia glabra</i>, <i>Tournefortia bicolor</i>, <i>Lycianthes pauciflora</i>, <i>Solanum caripense</i>, <i>S. aturense</i>, <i>Passiflora laurifolia</i>, <i>P. subpeltata</i>. En el sotobosque se encuentran más de 30 especies de arbustos y 66 especies de hierbas terrestres, entre ellos <i>Piper aequale</i>, <i>P. marginatum</i>, <i>P. guayranum</i>, <i>Solanum tovarense</i>, <i>Monnina pubescens</i>, <i>Miconia racemosa</i>, <i>Psychotria deflexa</i>, <i>Cyathea arborea</i>, <i>Geonoma paraguayensis</i>, <i>Diplazium hians</i>, <i>Panicum glutinosum</i>, <i>Anthurium nymphaefolium</i>, <i>Canna indica</i>, <i>Heliconia bihai</i>, <i>Renealmia thyrsoides</i>, <i>Psychotria aubletiana</i>. (12,13)</p>

continúa

flora líquénica, Marcano (1994) señaló 208 especies de líquenes para las selvas nubladas andinas de Venezuela.

A pesar de la desigualdad en el tratamiento de los taxones y los grupos morfofuncionales en los distintos estudios, se han realizado análisis biogeográficos entre varias localidades. Kelly *et al.* (1994), comparando La Montaña (2.600 msnm, cordillera de Mérida) y otras selvas nubladas de Venezuela y Colombia, revelaron que la mitad de las familias de

Tabla 2 (continuación)

<p>Cordillera de la Costa</p>	<p>Selva nublada montano alta: Árboles importantes del dosel (20-30 m): <i>Ecclinusa abbreviata</i>, <i>Sloanea</i> sp., <i>Guapira olfersiana</i>, <i>Chimarrhis microcarpa</i>, <i>Cordia alliodora</i>, <i>Protium araguense</i>, <i>Licania cruegeriana</i>, <i>Rhodostemonodaphne kunthiana</i>, <i>Nectandra reticulata</i>, <i>Inga coruscans</i>, <i>I. marginata</i>, <i>I. cardozana</i>, <i>Platymiscium pinnatum</i>, <i>Euterpe precatória</i>, <i>Dictyocaryum fuscum</i>, <i>Cecropia peltata</i>, <i>Pouteria rigidopsis</i>. Entre 8 y 15 m: <i>Rollinia fendleri</i>, <i>R. mucosa</i>, <i>Alchornea triplinervia</i>, <i>Inga fastuosa</i>, <i>I. cuaternata</i>, <i>Ficus guianensis</i>, <i>F. mathewsii</i>, <i>Trophis racemosa</i>, <i>Ureca caracasana</i>, <i>Piper reticulatum</i>, las palmas <i>Bactris setulosa</i>, <i>Chamaedorea pinnatifrons</i>, <i>Euterpe precatória</i>, <i>Geonoma</i> spp., las trepadoras <i>Tournefortia foetidissima</i>, <i>Dolichandra unguis-cati</i>, <i>Mascagnia eggersiana</i>. Las epífitas son muy importantes: orquídeas <i>Jacquinia teretifolia</i>, <i>Oncidium boothianum</i>, <i>Pleurothallis loranthophylla</i>, bromeliáceas <i>Guzmania lingulata</i>, <i>Tillandsia anceps</i>, <i>T. complanata</i>, las cactáceas <i>Epiphyllum hookeri</i> y <i>Rhipsalis baccifera</i>. (14,16,28)</p> <p>Selva nublada montano baja: Especies importantes: emergente (40-50 m) <i>Gyranthera caribensis</i>, en el dosel (25-30 m) <i>Trichilia pleeana</i>, <i>Guarea kunthiana</i>, <i>Guapira ferruginea</i>, <i>Zinowiewia australis</i>, <i>Heliocarpus americanus</i>, <i>Turpinia occidentalis</i>, <i>Poulsenia armata</i>, <i>Myrcianthes karsteniana</i>, <i>Tetrorchidium rubrinervium</i>, <i>Alchornea</i> sp., <i>Gustavia hexapetala</i>, <i>Pouteria filipes</i>, y <i>Bactris setulosa</i>. (15,16,17,18,28)</p>
<p>Cordillera de Araya-Paria</p>	<p>Árboles importantes del dosel (15-30 m): <i>Gordonia fruticosa</i>, <i>Eschweilera tenax</i>, y <i>Topobea steyermarkii</i>, con un sotobosque con árboles más pequeños y arbustos como <i>Psychotria cuspidata</i>, <i>Piper parianum</i>, <i>Clibadium surinamense</i>, y un estrato herbáceo con los helechos <i>Dryopteris leprieurii</i>, <i>Trichomanes trigonum</i>, y las hierbas <i>Heliconia revoluta</i>, <i>Renealmia thyrsioidea</i>, <i>Calathea casupito</i> y <i>Besleria hirsutissima</i>. Las epífitas son muy importantes: <i>Asplundia moritziana</i>, <i>Elleanthus arpophyllostachys</i>, <i>Epidendrum dunstervilleorum</i>, <i>Anthurium aripoense</i>, <i>Philodendron</i> sp., <i>Guzmania coriostachya</i>, <i>Aechmea aripensis</i>, <i>Peperomia tenuipes</i>, <i>Trichomanes cristatum</i>, <i>Asplenium serra</i>, <i>Elaphoglossum lingua</i>, <i>Hymenophyllum polyanthos</i>, <i>Nephrolepis biserrata</i>, <i>Oleandra articulata</i>, <i>Olfersia cervina</i>, y <i>Polypodium loriceum</i>. (19)</p>
<p>Escudo Guayanés</p>	<p>Árboles principales (5-10 m): en Macizo Chimantá <i>Bonnetia tepuiensis</i>, <i>B. roraimae</i>, <i>Magnolia ptaritepuiana</i>, <i>Podocarpus</i> spp., <i>Schefflera</i> spp. y <i>Weinmannia</i> spp.; en la sierra de Maigualida <i>Cyrilla racemiflora</i>, <i>Clusia</i> spp., <i>Perissocarpa</i> sp., <i>Ecclinusa ulei</i>, <i>Gongylolepis</i> sp., <i>Byrsonima</i> sp., <i>Schefflera</i> spp. y <i>Brocchinia tatei</i>; en la serranía Uasadi <i>Perissocarpa</i> sp., <i>Clusia</i> sp., <i>Schefflera</i> sp. y muchas palmas; en cerro Yaví <i>Schefflera hitchcockii</i>, <i>Clusia</i> sp., <i>Ilex retusa</i>, <i>Ternstroemia</i> sp., <i>Cyrilla racemiflora</i> y <i>Weinmannia</i> sp.; en cerro Yutajé <i>Micropholis</i> sp., <i>Clusia pachyphylla</i>, <i>Ilex</i> sp., <i>Hedyosmum</i> sp., <i>Schefflera hitchcockii</i>, y las palmas <i>Geonoma appuniana</i> y <i>Euterpe</i> sp.; en cerro Duida <i>Tyleria floribunda</i>, <i>T. spathulata</i>, <i>Neotatea longifolia</i>, <i>Gongylolepis</i> sp. y <i>Schefflera</i> sp.; en sierra de la Neblina <i>Bonnetia neblinae</i> y <i>Neotatea neblinae</i>.</p> <p>Sotobosque denso con: <i>Orectanthe ptaritepuiana</i>, <i>Brocchinia tatei</i>, <i>Didymiandrum stellatum</i>, y las bambusoides <i>Myriocladus</i> spp., en macizo Chimantá, y <i>Saxofridericia duidae</i>, <i>Stegolepis grandis</i>, <i>Everardia</i> sp. y <i>Brocchinia</i> sp. en cerro Duida. (20,21,22)</p>
<p>Cerro Santa Ana</p>	<p>Árboles importantes (14-20 m): <i>Ardisia cuneata</i>, <i>Clusia rosea</i>, <i>Coccoloba coronata</i>, <i>C. swartzii</i>, <i>Myrcia splendens</i>, <i>Weinmannia pinnata</i>, <i>Annona purpurea</i>, <i>A. glabra</i>, <i>Myrsine guianensis</i>, son importantes también numerosas epífitas bromeliáceas, helechos y orquídeas de los géneros <i>Oncidium</i> y <i>Epidendrum</i>. Las trepadoras son raras. El sotobosque alcanza 2 m y lo componen mayormente arbustos, palmas y helechos. (13,23,24).</p>
<p>Cerro Copey</p>	<p>Árboles representativos (9-15 m): <i>Ilex guianensis</i>, <i>Dendropanax arboreus</i>, <i>Ocotea leucoxydon</i>, <i>Persea caerulea</i>, <i>Margaritaria nobilis</i>, <i>Inga macrantha</i>, <i>Blakea monticola</i>, <i>Symplocos martinicensis</i>, <i>Styrax glaber</i>, <i>Esenbeckia grandiflora</i>, y las palmas <i>Bactris setulosa</i> y <i>Euterpe precatória</i>. Arbustos representativos: <i>Psychotria</i> spp., <i>Tournefortia</i> spp., <i>Symplocos suaveolens</i>, <i>Rinorea</i> sp., <i>Acalypha macrostachya</i>, <i>Solanum arboreum</i>, <i>Mikania johnstonii</i> y las palmas <i>Coccothrinax barbadensis</i> y <i>Geonoma interrupta</i>. Epífitas importantes: orquídeas (géneros <i>Pleurothallis</i>, <i>Elleanthus</i> y <i>Epidendrum</i>), bromeliáceas (<i>Tillandsia</i> spp., <i>Guzmania lingulata</i>), helechos (géneros <i>Elaphoglossum</i>, <i>Trichomanes</i> y <i>Polypodium</i>), musgos y hepáticas. (25,26)</p>

1) Sarmiento et al. 1971, 2) Veillon 1994, 3) Bono 1996, 4) Ataroff & Sarmiento 2003, 5) Lamprecht 1954, 6) Kelly et al. 1994, 7) Pietrangeli 1997, 8) Ortega et al. 1987, 9) Ataroff & Monasterio 1987, 10) Ginés & Foldats 1953, 11) Steyermark & Delascio 1985, 12) Steyermark 1975, 13) Matteucci 1987, 14) Steyermark & Huber 1978, 15) Monedero & González 1994, 16) Huber 1986b, 17) Huber & Alarcón 1988, 18) Rodríguez & De Martino 1997, 19) Steyermark & Agostini 1966, 20) Vareschi (1992b), 21) Huber (1992), 22) Huber 1995b, 23) Tamayo 1941, 24) Cavellier 1986, 25) Hoyos 1985, 26) Sugden 1986, 27) Schneider 2001, 28) Cardozo 2012.

angiospermas y pteridofitas de esa localidad tienen afinidades con zonas templadas de Norte y Suramérica. La Montaña no presenta tanta afinidad con otras selvas nubladas de Colombia, sugiriendo que la depresión del Táchira, que separa la cordillera de Mérida del resto de los Andes con un espacio de 17 km, donde las elevaciones son menores de 1.000 msnm, es una importante barrera en la distribución de especies vegetales. Para la Sierra de Perijá, Steyermark & Delascio (1985) mencionan que son importantes las afinidades con Colombia y con el resto de los Andes, y menores con América Central, el Caribe y los tepuyes del Escudo Guayanés. Por su parte, en la Sierra de San Luis (serranías de Falcón y Lara), Steyermark (1975) determinó que el 65 % de la flora es de amplia distribución, 27 % es endémico de Venezuela y 6 % endémico del estado Falcón.

La importante riqueza de especies, en particular las arbóreas, ha motivado otros estudios a nivel comunitario y específico, en la cordillera de la Costa (Fernández-Badillo 2000; Cardozo 2007, 2012). Entre los más resaltantes, pero que no profundizaremos aquí, está la ecología reproductiva y demográfica, con estudios que abarcan desde los sistemas de polinización y dispersión más importantes en estas comunidades (Sobrevila 1978; Sobrevila & Arroyo 1982; Sobrevila *et al.* 1983; Ramírez & Seres 1994), hasta los análisis sobre mortalidad y reclutamiento (Ataroff & Schwarzkopf 1992; Flores 1992; Ramírez *et al.* 2002).

Dinámica del ecosistema

Respuestas a nivel del sistema

Aspectos hídricos

Las selvas nubladas tienen una especial importancia como captadoras y reservorios de agua, así como protectoras de sistemas hidrológicos estables (Stadtmüller 1987; Hamilton *et al.* 1995; Bruijnzeel & Proctor 1995; FAO 2003, entre otros).

A pesar de la importancia de estas selvas en la captación y redistribución de agua, son pocos los trabajos que intentan un análisis de la dinámica hídrica del sistema. En la cordillera de Mérida se han desarrollado investigaciones con el fin de evaluar los principales flujos hídricos en las selvas nubladas y determinar el impacto de su deforestación sobre esos flujos al ser reemplazadas por pastizales de *Pennisetum clandestinum* (kikuyo) y *Melinis minutiflora* (capín melado o yaraguá), que son su principal sistema de reemplazo. Estas investigaciones muestran que la selva nublada de La Mucuy (2.300 msnm), con ingresos por precipitación vertical (lluvia) entre 3.000–3.200 mm y estimados de captación de neblina de más de 300 mm anuales (entre 9 y 11 % del ingreso total), presenta valores muy altos de intercepción (49–51 % de las entradas totales) (Ataroff & Rada 2000; Pacheco & Ataroff 2005). En La Carbonera (2.300 msnm), con ingresos por precipitación vertical menores, entre 1.400–1.600 mm, los valores de intercepción resultaron entre 20–35 % (Steinhardt 1979, Ataroff *et al.* 2005; Montilla 2009). Estos valores representan un rango muy amplio pero ellos reflejan las grandes diferencias que pueden encontrarse en estas selvas tanto en características de las precipitaciones como en estructura de la vegetación. Para otras selvas nubladas y con métodos comparables se han dado valores entre 11–30 % (Bruijnzeel & Proctor 1995).

La intercepción determina que entre 49 y 80 % de las entradas llegan al suelo como precipitación neta para La Mucuy y La Carbonera respectivamente (Steinhardt 1979, Ataroff *et al.* 2005; Ataroff & Rada 2000; Pacheco & Ataroff 2005; Montilla 2009). Estos valores de precipitación neta no incluyen el escurrimiento por los troncos, puesto que éste ha resultado tener valores de sólo 0,2 y 1 % del ingreso en La Mucuy y La Carbonera, respectivamente (Ataroff & Rada 2000; Steinhardt 1979). Al llegar al suelo, a) parte del agua es interceptada por la hojarasca (cerca de 6 % para La Mucuy, Ataroff & Rada 2000), de donde se evapora hacia el sotobosque, b) parte se infiltra, y c) el resto escurre superficialmente en una proporción baja, de 1 % para La Mucuy y La Carbonera (Ataroff & Rada 2000; Pacheco & Ataroff 2005; Montilla 2009). De la fracción infiltrada, a) parte es retenida en el suelo, b) cerca del 16 % es tomado por las plantas en La Mucuy y devuelto a la atmósfera por transpiración (Ataroff & Rada 2000), y c) un remanente cercano a 26 % pasa al flujo subsuperficial, que finalmente contribuirá al mantenimiento del caudal de quebradas y ríos (Ataroff & Rada 2000). Por su parte, la baja proporción de escorrentía superficial (1 %) mantenida así a lo largo del año, disminuye el riesgo de crecidas máximas en los ríos de las zonas donde se conserva la selva.

En La Carbonera, Steinhardt (1979) calculó la evapotranspiración (980 mm) como el 62 % de las precipitaciones (1.575 mm), mientras en La Mucuy, Ataroff & Rada (2000) estimaron 73 % (16 % transpiración, 51 % evaporación del follaje y 6 % evaporación del suelo).

Aspectos productivos y nutricionales

La producción de materia orgánica de las selvas nubladas es menor que la de las selvas húmedas de tierras bajas, y disminuye a medida que se asciende en el gradiente altitudinal, lo cual está asociado a la disminución de la temperatura, de la radiación fotosintéticamente activa, y de la precipitación, que influyen las condiciones nutricionales e hídricas de los suelos (Grubb 1977; Cavelier 1996). Dependiendo de la posición topográfica, un alto grado de saturación de los suelos se asocia con déficits nutricionales debido a las bajas tasas de mineralización de la materia orgánica, alta acidez del suelo y la calidad de la materia orgánica a descomponer (alta C/N) (Grubb & Tanner 1976; Whitmore 1984).

Los estudios sobre la productividad de las selvas nubladas en Venezuela se han dirigido mayormente a la medición de la producción de hojarasca. Para selvas nubladas andinas y de la cordillera de la Costa, se han medido cantidades de producción anual de hojarasca entre 4,5 y 10,7 Mg ha⁻¹ (Medina 1968; Fassbender & Grimm 1981; Tanner *et al.* 1992; Monedero & González 1995; Ramírez & Ataroff 2004), lo cual está dentro del rango reportado para selvas húmedas de tierras bajas (2,43-10,9 Mg ha⁻¹) (Cuevas & Medina 1986; Scott *et al.* 1992; Pendry & Proctor 1996; Lisanewok & Michelsen 1994). El ritmo de producción de hojas nuevas ha sido estudiado por Huber (1986b) en la cordillera de la Costa, encontrando una producción continua en la comunidad de árboles con un máximo que corresponde al período de mayores precipitaciones. Generalmente, la producción es estacional, con ocurrencia de picos máximos, que en la cordillera de Mérida pueden ser desde uno como en La Montaña (Tanner *et al.* 1992), hasta tres como en La Carbonera y La Mucuy (Fassbender & Grimm 1981; Ramírez & Ataroff 2004). La fenología reproductiva ha sido poco estudiada, pero podemos

mencionar como ejemplo a Sobrevila (1978), Soriano (1983), Huber (1986b), Medina (1986), Rodríguez & De Martino (1997), Seres & Ramírez (1990).

Antes de la abscisión foliar, muchas especies muestran tasas importantes de retrasilocación de ciertos nutrientes como parte de las estrategias de economía de nutrientes. Las tasas para selvas nubladas de todo el mundo abarcan desde el 16 al 48 % del nitrógeno y del 25 al 69 % del fósforo. En ese marco, en Venezuela se han medido valores relativamente bajos de 20 y 31 % para el nitrógeno en La Mucuy y La Carbonera, respectivamente (Fassbender & Grimm 1981; Ramírez & Ataroff 2004) y 25 % para el fósforo en La Carbonera (Fassbender & Grimm 1981). En balance del sistema, el nitrógeno transferido por esta vía se ha medido entre 52 y 104 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Steinhardt 1979; Fassbender & Grimm 1981; Tanner *et al.* 1992; Ramírez & Ataroff 2004).

Al caer, la hojarasca restituye a la superficie del suelo una fracción de lo asimilado por las plantas. Sin embargo, la liberación de los nutrientes hacia el suelo depende de los procesos de descomposición. Monedero & González (1995) midieron tasas de desaparición del mantillo de 45 % anual (con un máximo al inicio de la época lluviosa) en Loma del Hierro (serranía del Interior Central), mientras en la Carbonera y La Mucuy (cordillera de Mérida) se han medido tasas anuales del 72 y 75 %, respectivamente (Fassbender & Grimm 1981; Ramírez & Ataroff 2004). Para la selva nublada de La Mucuy (Ramírez & Ataroff 2004), las tasas de desaparición del mantillo se encuentran en rangos intermedios ($k_L = 2$) entre la selva húmeda tropical de menor altitud ($k_L = 5$) y los bosques templados (k_L de 0,5 a 1,0) (Swift *et al.* 1979).

La fracción gruesa del mantillo o madera muerta (troncos y ramas gruesas) ha sido poco estudiada. En la cordillera de Mérida, Delaney *et al.* (1998) midieron 21 Mg ha⁻¹ en La Carbonera (2.300-2.400 msnm) y 8 Mg ha⁻¹ en La Mucuy (2.640-3.000 msnm) en el mantillo, pero estos montos aumentan a 42 y 35 Mg ha⁻¹, respectivamente, si se incluye a los troncos muertos en pie, con un contenido de carbono de 21 y 17 Mg C ha⁻¹ para estas localidades, de 6 a 7 veces mayor que el contenido de carbono en el resto del mantillo (fracción fina) (Delaney *et al.* 1997).

Además de la producción de hojarasca, existe un importante movimiento de nutrientes desde la biomasa aérea hacia el suelo que depende de los flujos de agua. Esta dinámica fue estudiada por Steinhardt (1979) en La Carbonera para N, P, K, Al, Ca, Mg, Fe, Na y Mn. Este autor pudo determinar que las entradas de estos elementos por precipitación son superiores a las salidas por percolación (medidas con lisímetros), indicando por estas vías un balance positivo para la selva.

Las características de la selva cambian cuando son alteradas o están en proceso de sucesión secundaria. En La Carbonera (Bosque Universitario «San Eusebio») a 2.200 msnm, Arends *et al.* (1992) estudiaron la vegetación secundaria luego de 10 años de abandono de parcelas pequeñas (0,7 ha) totalmente taladas. Encontraron que la recuperación fue muy lenta, a pesar de estar rodeadas de selva original, con sólo 12 % de la biomasa de la selva original vecina y 14 % de las especies de árboles (9 *vs.* 65 spp. ha⁻¹ en la selva original). En contraste, la producción de hojarasca fue muy similar (7,1 *vs.* 7,4 Mg ha⁻¹ en la selva original).

Grimm & Fassbender (1981), en un estudio sobre las reservas orgánicas y minerales en La Carbonera (2.200 msnm), reportaron 348 Mg ha⁻¹ de biomasa aérea, un valor relativamente alto que está dentro del rango encontrado en la literatura (Golley *et al.* 1971; Grubb 1977; Kira 1977; Klinge 1977) para bosques de tierras bajas (233 - 435

Mg ha⁻¹). La materia orgánica del suelo representa 55 % de las reservas totales, lo cual se interpreta como un factor de estabilidad de este ecosistema (Grimm & Fassbender 1981). Los autores señalan que la cantidad de N acumulado (1.107 kg ha⁻¹) en la vegetación es relativamente baja, mientras que las reservas de P (66 kg ha⁻¹) se encontraban dentro del rango reportado para selvas de tierras bajas. Sin embargo, una mayor limitación por P que por N ha sido reportada para bosques tropicales de tierras bajas (Vitousek 1984). Con el fin de poner a prueba la hipótesis de crecimiento limitado por deficiencias de nutrientes (Grubb 1977), experimentos de fertilización con N y P en una selva nublada andina (La Montaña, 2.450–2.650 msnm) mostraron mayores tasas de crecimiento de los troncos de árboles y mayor producción de hojarasca con respecto a los controles, concluyendo que el N es más limitante que el P en esta selva (Tanner *et al.* 1992). Por otra parte, en La Carbonera, Grimm & Fassbender (1981) destacaron la importancia del régimen hídrico del suelo, influenciado por la posición topográfica, como determinante en la productividad del bosque y de las reservas de materia orgánica e inorgánicas del suelo (N, P, K), encontrándose que la acumulación de materia orgánica tanto en la vegetación como en el suelo es marcadamente reducida en los suelos de pendientes ligeras con marcado hidromorfismo. De igual modo, para esta localidad, se ha descrito una estrecha relación entre la estructura de la comunidad (composición florística y área basal) y el régimen hídrico del suelo (Quiroz 2010).

En cuanto al índice de área foliar, algunos estudios realizados en selvas nubladas andinas muestran valores más bajos (1,6–5,9; Ataroff & Rada 2000; Quevedo *et al.* 2011; Schwarzkopf *et al.* 2011) que las selvas húmedas de tierras bajas (6,9–12,0; Grubb 1977).

Respuestas ecofisiológicas

Los estudios de la ecofisiología de plantas en las selvas nubladas de Venezuela se han realizado principalmente en tres áreas: en la cordillera de la Costa (selva nublada de «Rancho Grande», estado Aragua), en la serranía del Interior Central (selva nublada de Los Altos de Pipe, estado Miranda) y en la cordillera de Mérida (Bosque Universitario «San Eusebio» en La Carbonera; La Mucuy y La Montaña en el Parque Nacional Sierra Nevada; y páramo del Zumbador). También se han realizado algunos trabajos en la sierra de San Luis (serranías de Falcón y Lara) y en montañas costeras aisladas (cerro Copey, isla de Margarita) y en el cerro Santa Ana (península de Paraguaná).

Los trabajos se han enfocado, por un lado, a nivel ecosistémico, al estudio de la productividad vegetal y aspectos nutricionales (Medina 1968; Steinhardt 1979; Fassbender & Grimm 1981; Grimm & Fassbender 1981; Arends *et al.* 1991–1992; Tanner *et al.* 1992; Monedero & González 1995; Ramírez & Ataroff 2004). A nivel de individuos, los trabajos se han concentrado mayormente al estudio de la fotosíntesis y su relación con el contenido nutricional foliar (contenido de nitrógeno) y con el ambiente de luz (plantas de sol y sombra, capacidad de aclimatación fotosintética) (Huber 1986; Medina 1986; Cavelier 1986; Añez 1987; Rada & Jaimez 1992; Hernández & Medina 1995; García-Núñez *et al.* 1995; Anten *et al.* 1996; Vilanova 1996; Quilici & Medina 1998; Cabrera 1999; Cavieres *et al.* 2000; Dávila 2009; Rada *et al.* 2009), relaciones hídricas y regulación del intercambio de gases (Cavelier 1986;

Rada & Jaimez 1992; García-Núñez *et al.* 1995; Vilanova 1996; Cabrera 1999; Dávila 2009; Rada *et al.* 2009), metabolismo CAM en especies del género *Clusia* (Franco *et al.* 1994; Olivares 1997; Grams *et al.* 1997), morfología y anatomía foliar (Quintero 1981; Roth *et al.* 1986; Napp-Zinn & Franz 1986; Ricardi *et al.* 1987; García-Núñez 1992), propiedades espectrales de las hojas (Poorter *et al.* 2000; Acevedo & Ataroff 2012), adaptaciones fisiológicas y estructurales en epífitas (Medina *et al.* 1977), y adaptaciones a las condiciones químicas de los suelos, tales como asociaciones micorrícicas, que permiten la obtención de fósforo de suelos ácidos y la tolerancia a la elevada movilidad de aluminio y manganeso (Cuenca *et al.* 1990; Cuenca *et al.* 1991; Izaguirre-Mayoral & Flores 1995; Haag-Kerwer *et al.* 1996; Grams *et al.* 1997; Olivares 1997; Chacón *et al.* 1998; Olivares & Aguiar 1999; Cuenca *et al.* 2001; Olivares *et al.* 2002).

Conductancia estomática y potenciales hídricos

Las selvas nubladas tropicales se caracterizan, entre otras cosas, por condiciones ambientales muy húmedas, que incluyen entrada «extra» de agua por interceptación de neblina (precipitación horizontal), bajas temperaturas y alta humedad relativa del aire durante todo el año. Mediciones de intercambio de gases en plantas de diferentes formas de vida (árboles del dosel, plántulas e individuos juveniles de árboles en el sotobosque, sufrutíctes, arbustos, palmas, helechos y epífitas del sotobosque) en selvas nubladas andinas, muestran que durante los períodos de iluminación directa, las plantas transpiran a tasas comparables a las registradas en bosques húmedos de menor altitud, pudiendo ocurrir una disminución significativa de la conductancia estomática (G_s) durante los breves períodos secos. Esta disminución de la G_s no siempre conlleva a una disminución de E , debido al concomitante aumento de la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) que ocurre durante la sequía (Cavelier 1986; Rada & Jaimez 1992; García-Núñez *et al.* 1995; Vilanova 1996; Cabrera 1999; Dávila 2009; Rada *et al.* 2009). Aunque se considera que las selvas nubladas experimentan precipitación constante, se pueden presentar variaciones estacionales que pueden inducir cortos períodos de estrés hídrico (Bruijnzeel & Veneklass 1998) con efectos adversos en la ganancia de carbono, crecimiento y supervivencia de las plantas. Por ejemplo, mediciones del intercambio de gases en *Alchornea triplinervia*, especie arbórea de la sucesión temprana, muestran que no existen cambios significativos estacionales (período lluvioso-sequía) en individuos juveniles localizados en claros pequeños ($< 100 \text{ m}^2$) dentro de la selva (Bosque Universitario «San Eusebio», 2.200 msnm), mientras que individuos localizados en el interior y en los bordes de un fragmento pequeño de selva ($< 10 \text{ ha}$; fragmento rodeado por pastizal) mostraron disminuciones significativas en la conductancia estomática y supervivencia durante la sequía (García-Núñez *et al.* 1995; Dávila 2009). Las hojas del dosel pueden estar sujetas a condiciones hídricamente desfavorables, debido a un mayor déficit de saturación del aire en días despejados que no necesariamente determinen una disminución en la disponibilidad hídrica del suelo y por consiguiente del potencial hídrico de la planta. Para diferentes especies en el dosel (Monterrey, cordillera de Mérida, 2.400 msnm), se encontraron diferentes respuestas al incremento del DPV que ocurre diariamente en los períodos de iluminación directa, por lo general al mediodía, y en la época seca, habiendo especies muy sensibles como *Clusia multiflora* en términos de la G_s (46 % de reducción de la G_s entre épocas), que determinaron restricciones a la ganancia de carbono (A), hasta especies

como *Miconia resinoides*, en las que hubo un incremento de la Gs y A durante la época seca (Rada *et al.* 2009). La respuesta directa de los estomas al incremento del DPV determinando una disminución de la Gs, constituye una estrategia conservadora que evita un mayor déficit hídrico para la planta (Schulze *et al.* 1972) y ha sido encontrada en diferentes especies de la selva nublada andina, en Venezuela (Meinzer *et al.* 1984; Cavelier 1986; García-Núñez *et al.* 1995).

Con relación al estatus hídrico de las hojas medido a través del potencial hídrico, en general, los valores del potencial mínimo y promedio en diferentes especies arbóreas de selvas nubladas de la cordillera de Mérida y de la Serranía del Interior Central, muestran valores mayores (menos negativos) y con menor fluctuación a lo largo del año debido a la estacionalidad de las precipitaciones que los bosques húmedos tropicales de tierras bajas (Cavelier 1986, 1996; Añez 1987; Rada & Jaimez 1992; García-Núñez *et al.* 1995, Vilanova 1996; Cabrera 1999; Dávila 2009; Rada *et al.* 2009).

Respuesta fotosintética

El factor principal que impone limitaciones a la ganancia de carbono para las plantas de diferentes tipos de bosques, es la baja irradiación solar que se recibe en sotobosque, siendo aproximadamente menos del 2 % de la densidad de flujo de fotones (DFF) incidente sobre el dosel (Percy 1983; Chazdon & Fetcher 1984) (ver Radiación).

A pesar de que pueden ocurrir períodos breves de sequía que eventualmente podrían determinar limitaciones para la ganancia de CO₂, el ambiente húmedo y fresco del sotobosque de las selvas nubladas establece que la disponibilidad de luz sea el factor determinante de la capacidad fotosintética de las plantas. Bajo estas condiciones de umbría, una alta eficiencia en la captación de la luz, bajas tasas de respiración en la oscuridad y bajos puntos de compensación de luz son esenciales para mantener un balance de carbono positivo en el piso del bosque. Estudios ecofisiológicos pioneros en Venezuela sobre las características adaptativas del aparato fotosintético en plantas de diferentes formas de vida del sotobosque de la selva nublada de Rancho Grande (cordillera de la Costa), muestran bajos puntos de compensación de luz (1-1,5 μmol m⁻² s⁻¹), bajas tasas de respiración en la oscuridad (0,15-0,50 mg CO₂ g⁻¹ p. seco h⁻¹) y una alta relación clorofila/nitrógeno en las plantas de sombra (0,41-0,75), en concordancia con los bajos niveles de radiación recibidos en el piso del bosque (Huber 1986; Medina 1986). En un estudio sobre la capacidad de aclimatación fotosintética a cambios repentinos en el ambiente de luz en individuos juveniles de una especie arbórea tolerante a la sombra (*Retrophyllum rospigliosii* = *Decussocarpus rospigliosii*) y una especie colonizadora de claros (*Alchornea triplinervia*), se encontró para individuos de sol y sombra de ambas especies, igualmente, bajos puntos de compensación de luz (1,7-7,5 μmol m⁻² s⁻¹), bajas tasas de respiración en la oscuridad (-0,1 a -0,7 μmol m⁻² s⁻¹) y una alta relación clorofila/nitrógeno en las plantas de sombra (0,39-0,85) (García-Núñez *et al.* 1995).

Debido a la alta correlación entre la tasa de fotosíntesis (A) y el contenido de nitrógeno foliar (N) (Medina 1984; Field & Mooney 1986, Evans 1989), y tomando en cuenta que la disponibilidad del N puede ser limitante en las selvas nubladas (Grubb 1977; Vitousek 1984; Tanner *et al.* 1992), es de esperarse tasas bajas de fotosíntesis en las plantas de este ecosistema. Comparativamente las tasas máximas de asimilación de CO₂ (A_{max}) reportadas para plantas de la selva nublada en Venezuela (Huber 1986; Medina 1986; Cavelier 1986; Rada & Jaimez 1992; Hernández & Medina 1995; Gar-

cía-Núñez *et al.* 1995; Anten *et al.* 1996; Vilanova 1996; Cabrera 1999; Cavieres *et al.* 2000; Dávila 2009; Rada *et al.* 2009) son bajas ($1,6-7,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), particularmente las reportadas en plantas en el sotobosque y también en árboles maduros en el dosel, encontrándose dentro del rango medido en diversas especies de la sucesión tardía (hojas de sol) de bosques húmedos tropicales, que muestran valores alrededor de $1,4-9,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1996). Sin embargo, tasas máximas de fotosíntesis relativamente altas ($11,6-20,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) han sido encontradas (Quilici & Medina 1998; Cabrera 1999) para especies arbustivas y arbóreas pioneras en áreas perturbadas abiertas del bosque nublado del IVIC, estado Miranda (*Verbesina turbacensis* y *Crotalaria micans* = *C. anagyroides*), y en claros en la selva nublada de La Mucuy, estado Mérida (*Montanoa quadrangularis*), estando en el rango de las tasas registradas (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1996) para hojas de sol de especies sucesionales tempranas de bosques húmedos de tierras bajas ($5-27,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Diferentes estudios en plantas de la selva nublada (García-Núñez *et al.* 1995; Hernández & Medina 1995; Anten *et al.* 1996; Quilici & Medina 1998) muestran una alta correlación entre A_{max} y N, encontrándose, generalmente, una mayor eficiencia instantánea en el uso del nitrógeno ($\text{EIUN} = A_{\text{max}}/\text{N}$) en plantas de sol, características de la sucesión temprana (Añez 1987; García-Núñez *et al.* 1995; Quilici & Medina 1998), lo cual debe estar relacionado a una mayor inversión del carbono en la formación de hojas (alta área foliar específica) y del nitrógeno en la capacidad de carboxilación y transporte de electrones (Evans 1989). Por otra parte, en la sombra, las plantas están más limitadas por la capacidad de captación de la luz (mayor inversión del nitrógeno en pigmentos), encontrándose que los cambios (plasticidad) en la morfología de la hoja hacia una mayor expansión foliar (mayor área foliar específica) son importantes para la sobrevivencia en el piso del bosque (García-Núñez *et al.* 1995; Hernández & Medina 1995; Anten *et al.* 1996; Evans & Poorter 2001). En un trabajo sobre la capacidad fotosintética y la utilización del nitrógeno en relación al ambiente de luz en *Tetrorchidium rubrivenium*, una especie arbórea del sotobosque, se encontró que el contenido de nitrógeno foliar fue mayor que el contenido óptimo al cual la fotosíntesis por unidad de nitrógeno es maximizada, concluyendo que el crecimiento de esta especie está mayormente limitado por la disponibilidad de luz (Anten *et al.* 1996). Sin embargo, en las selvas nubladas donde las hojas comúnmente son esclerófilas siempreverdes (Grubb 1977), la maximización de la relación A_{max}/N no siempre ocurre, lo cual puede ser el producto de una mayor asignación del nitrógeno a compuestos no relacionados con el aparato fotosintético (Field & Mooney 1986; Hernández & Medina 1995), tal como compuestos requeridos para una mayor longevidad de las hojas (por ejemplo, compuestos antiherbívoros como alcaloides).

Del pasado y hacia el futuro

A lo largo de la historia de Venezuela, son muy pocos los pueblos que se han asentado en zonas de selva nublada, y en consecuencia, éstos han sido los ecosistemas forestales de montaña menos alterados desde épocas prehispánicas hasta comienzos del siglo XX. En la cordillera de Mérida, los estudios arqueológicos revelan una importante ocupación humana en los valles altos secos, pero los registros para las selvas nubladas no son claros (Monasterio 1980; Wagner 1993). Tal vez las investigaciones arqueológicas no sean suficientes o quizás la población prehispánica sólo utilizó estos

ambientes húmedos y con problemas energéticos para la extracción de ciertos productos, como por ejemplo carne de cacería.

Igualmente, para la cordillera de la Costa, no se conocen evidencias de ocupación humana prehispánica importante en áreas de selva nublada. Las evidencias arqueológicas de grupos como los valencioides, asentados en los valles intramontanos, muestran que entre los restos de animales dejados en montículos, algunos pertenecen a fauna que puede ser de la selva nublada de esa cordillera, como paují (*Pauxi pauxi* = *Crax pauxi*), venado matacán (*Mazama americana*) y danta (*Tapirus terrestris*), lo que indicaría un posible uso de las selvas para cacería (Fernández-Badillo & Sykora 1998). Luego, hasta finales del siglo XIX, no hay evidencias de asentamientos importantes.

Entre finales del siglo XIX y mediados del siglo XX ocurrió una importante tala de las selvas nubladas andinas, mayormente para la obtención de carbón, dejando luego el terreno para ganadería extensiva. Algunos intentos de colonización para desarrollo agrícola a comienzos del siglo XX, como por ejemplo en la cuenca alta del río El Molino (cordillera de Mérida), fracasaron aparentemente por probar cultivos como el trigo, no aptos para ambientes tan húmedos; sin embargo, la selva ya había sido talada y finalmente quedó para ganadería extensiva de vacunos (Tulet & Ataroff 1986).

La apertura o mejoramiento de vías de comunicación para vehículos automotores permitió a lo largo del siglo XX la introducción de cultivos mejor adaptados a las condiciones ambientales de estas zonas de selva nublada, mayormente hortalizas, flores y ciertos frutales (duraznos, manzanas, moras, fresas, etc.) que no eran posibles cuando productos como éstos (de corta duración, no almacenables) no podían llegar en buenas condiciones a los grandes mercados (Tulet & Ataroff 1986), pero que ahora son comunes sobre los depósitos aluviales y coluviales en la cuenca alta de muchos valles andinos, como por ejemplo en la cuenca alta de los ríos La Grita, Mocotíes, Río Negro y Mucujún. También se ha desarrollado este tipo de agricultura en la cordillera de la Costa en ciertos centros como La Colonia Tovar y Galipán.

Desde mediados del siglo XX, la ganadería es el tipo de manejo que ha causado la tala de mayor superficie de selva. Principalmente ganadería de vacunos para obtención de leche y en menor grado ganadería para lidia, la cual ha venido disminuyendo entrando el siglo XXI, mientras la ganadería lechera ha ocupado sus espacios. Sin embargo, se trata en su mayoría de ganadería extensiva, puesto que la intensiva tiene muchos requerimientos de insumos que no pueden ser afrontados por la mayor parte de los productores. En la mayoría de los casos, se han implantado los pastos africanos kikuyo (*Pennisetum clandestinum*) y capín melado (*Melinis minutiflora*), que cubren grandes extensiones, por ejemplo, entre 30 y 38 % en la cuenca alta del río Capaz (cordillera de Mérida; Rodríguez *et al.* 2009). Sin embargo, el impacto ecológico de este manejo sólo comienza a estudiarse, revelando consecuencias importantes en los flujos hídricos (Ataroff & Naranjo 2009; Ataroff & Rada 2000; Ataroff & Sánchez 2000; Rincón *et al.* 2005) y procesos erosivos (Forti 1999; Montilla 2009; Sánchez *et al.* 2002). Sin embargo, hay que considerar que las selvas nubladas, en particular las altas, están bien representadas en Áreas Bajo Régimen de Administración Especial (ABRAE) del Gobierno Nacional, generalmente dentro de Parques Nacionales y Monumentos Naturales, siendo los más conocidos:

Cordillera de Mérida: P.N. General Cruz Carrillo, P.N. Dinira, P.N. Yacambú, P.N. Sierra Nevada, P.N. Sierra de La Culata, P.N. General Juan Pablo Peñalosa y M.N. Chorreras Las González;

Macizo de El Tamá: P. N. El Tamá;
 Sierra de Perijá: P.N. Sierra de Perijá;
 Cordillera de la Costa: P.N. Henri Pittier, P.N. Waraira Repano, P.N. Macarao,
 P.N. Yurubí; M.N. Pico Codazzi;
 Serranía del Interior Central: P.N. Guatopo;
 Serranías de Falcón y Lara: P. N. Sierra de San Luis;
 Cordillera Araya-Paria: P. N. Península de Paria;
 Escudo Guayanés: P.N. Serranía de La Neblina, P.N. Duida-Marahuaca, P.N. Pari-
 ma-Tapirapécó, P.N. Yapacana; M.N. Cerro Yaví, M.N. Serranía Yutajé-Coro-
 coro, M.N. Cerro Guanay, M.N. Cerro Cuao-Sipapo, M.N. Sierra Maigualida;
 P.N. Jaua-Sarisariñama, P.N. Canaima; M.N. Guanacoco, M.N. Ichúm, M.N.
 Cerro Guaiquinima, M.N. Marutaní, M.N. Cadena de Tepuyes Orientales,
 M.N. Cerro Venamo;
 Montañas aisladas costeras: P. N. Cerro Copey (isla Margarita) y M. N. Cerro Santa
 Ana (península de Paraguaná).

A comienzos del siglo XXI, la presión por actividades humanas que podría generarse sobre lo que queda de estas selvas no es bien conocida; sin embargo, en la segunda mitad del siglo XX, en la cordillera de Mérida se midió una tasa de desaparición promedio de 1,1 % anual entre 1952-1997, con tendencia a disminuir hacia finales de siglo (Rodríguez *et al.* 2009). Se trata de una tasa relativamente alta considerando que la global para América del Sur (1.990-2.100) es de 0,45 % (FAO 2011).

El hecho de que la mayor parte de las selvas nubladas remanentes están en zonas protegidas debería ilusionarnos con la idea de estar llegando al punto en que las nuevas tasas de tala tiendan a cero; sin embargo, parecen acercarse nuevos impactos sobre estos sistemas como consecuencia de cambios climáticos que están en progreso. Los escenarios más difundidos sobre las tendencias de cambios climáticos son demasiado generales para predecir cambios a determinadas altitudes sobre las montañas. Sin embargo, parecen apuntar hacia un incremento en altitud del nivel de condensación orográfica que provocaría un movimiento hacia arriba de las condiciones atmosféricas de selva nublada, en particular reduciendo los montos y frecuencia de ingresos por intercepción de neblina y aumentando la evapotranspiración (Still *et al.* 1999; Pounds *et al.* 1999; Schar & Frei 2005). Bajo esos escenarios, varios grupos de vertebrados han sido señalados como sensibles a las variaciones, pero en la vegetación las epífitas serían posiblemente el primer grupo de plantas de selva nublada en ser afectadas, por lo que han sido propuestas como indicadores biológicos de cambio climático (Pounds *et al.* 1999; Nadkarni & Solano 2002; La Val 2004).

Bibliografía

- Acevedo MF & M Ataroff (2012) Leaf spectra and weight of species in canopy, sub-canopy, and understory layers in a Venezuelan Andean Cloud Forest. *Scientifica*, Article ID 839584, 14 pp. doi:10.6064/2012/839584.
- Acevedo MF, Monteleone S, Ataroff M & C Estrada (2001) Aberturas del dosel y espectro de la luz en el sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Ciencia* 9(2):165-183.

- Acevedo MF, Ataroff M, Monteleone S & C Estrada (2003) Heterogeneidad estructural y lumínica del sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Interciencia* 28(7):394-403.
- Acosta C (1986) *Análisis geográfico del Parque Nacional Sierra de Perijá con fines de determinar zonas de manejo y dirección*. Tesis. Escuela de Geografía, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela, 104 pp.
- Añez MA (1987) *Relaciones hídricas y nutricionales en especies arbóreas de un bosque nublado a lo largo de un gradiente sucesional*. Tesis Magister Scientiarum. IVIC. 205 pp.
- Anten NPR, Hernández R & E Medina (1996) The photosynthetic capacity and leaf nitrogen concentration as related to light regime in shade leaves of a montane tropical forest tree, *Tetrorchidium rubrivenium*. *Functional Ecology* 10:491-500.
- Arends E, Villaquiran A & O Calderón (1991-1992) Caracterización de la vegetación secundaria en un área talada de la selva nublada, estado Mérida. *Revista Forestal Venezolana* 15-16(35-36):13-22.
- Ataroff M (2003) Selvas y bosques de montaña. En: Aguilera M, Azócar A & E González-Jiménez (Eds.) *Biodiversidad en Venezuela*. Capítulo 48. Ediciones Conicit-Fundación Polar. Caracas. Pp 762-811.
- Ataroff M (2001) Venezuela. En: Kappelle M & AD Brown (Eds.) *Bosques nublados del neotrópico*. Editorial INBIO. Sto. Domingo de Heredia, Costa Rica. Pp. 397-442.
- Ataroff M, Márquez NJ, Méndez Z, Naranjo ME, Guillén F & A Felicien (2005) Intercepción en sistemas naturales y agroecosistemas en un gradiente altitudinal en los Andes venezolanos. *Resúmenes del VI Congreso Venezolano de Ecología*. Maracaibo. 223 pp.
- Ataroff M & M Monasterio (1987) Ecología y desarrollo en los Andes tropicales: pisos de vegetación y asentamientos humanos. En: *Anales IV Congreso Latinoamericano de Botánica, Simposio Ecología de Tierras Altas*. Medellín, Colombia. Pp. 65-81,
- Ataroff M & ME Naranjo (2007) Atmospheric water inputs in a cloud forest fragment in El Cañadón, Andes of Venezuela. *Proceedings of the Fourth International Conference on Fog, Fog Collection and Dew*. La Serena, Chile. Pp. 367-370.
- Ataroff M & ME Naranjo (2009) Interception of water by pastures of *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov. and *Melinis minutiflora* Beauv. *Agricultural and Forest Meteorology* 149:1616-1620.
- Ataroff M & F Rada (2000) Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *Ambio* 29(7):438-442.
- Ataroff M & LA Sánchez (2000) Precipitación, intercepción y escorrentía en cuatro ambientes de la cuenca media del río El Valle, estado Táchira, Venezuela. *Revista Geográfica Venezolana* 41(1):11-30.
- Ataroff M & L Sarmiento (2003) Diversidad en los Andes de Venezuela. I. Mapa de unidades ecológicas del estado Mérida. CD-ROM, ICAE, Mérida, Venezuela
- Ataroff M & L Sarmiento (2004) Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. En: La Marca E & P Soriano (Eds.) *Reptiles de los Andes de Venezuela*. Fundación Polar, Codepre-ULA, Fundacite-Mérida, Biogeos. Mérida, Venezuela. Pp. 9-26.
- Ataroff M & T Schwarzkopf (1992) Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia* (Berlin) 92:250-256.
- Beebe W & J Crane (1948) Ecología de Rancho Grande, una selva nublada subtropical en el norte de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 73:217-256.

- Bisbal F (1998) Mamíferos de la península de Paria, estado Sucre, Venezuela, y sus Relaciones Biogeográficas. *Interciencia* 23(3):176-181.
- Bono G (1996) *Flora y vegetación del estado Táchira, Venezuela*. Monografía XX, Museo Regionale Scienze Naturali. Torino. 951 pp.
- Bruinjzeel LA & J Proctor (1995) Hydrology and biochemistry of tropical cloud forests: what do we really know? En: Hamilton LS, Juvik JO & F Scatena (Eds.) *Tropical Montane Cloud Forests*. Ecological Studies 110, Springer Verlag. New York. Pp 38-78.
- Bruinjzeel LA & EJ Veneklass (1998) Climatic conditions and tropical montane forest productivity: The fog has not lifted yet. *Ecology* 79:3-9.
- Brun R (1976) Methodik und Ergebnisse zur Biomassenbestimmung eines Nebelwaldökosystems in den venezolanischen Anden. XVI IUFRO World Congr., Div. I, Oslo. Pp. 490-499.
- Cabrera HM (1999) *Mecanismos de aclimatación a la luz en especies de la sucesión de bosques tropicales montanos*. Tesis Doctoral en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 171 pp.
- Cardozo A & D Conde (2011) Estructura y florística de un bosque ribereño de montaña, Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua. *Ernstia* 17(2):85-110.
- Cardozo A (2012) Lista de familias, géneros y especies presentes en la cumbre y laderas del pico Guacamaya, parque nacional Henri Pittier, estado Aragua, Venezuela. *Ernstia* 22(2):79-99.
- Cavelier J (1986) *Relaciones hídricas y de nutrientes en bosques enanos nublados*. Trabajo de Magister Scientiae en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 273 pp.
- Cavelier J (1996) Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. En: Mulkey SS, Chazdon RL & APSmith (Eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York. Pp. 399-439.
- Cavelier J & G Goldstein (1989) Mist and fog interception in elfin cloud forests in Colombia and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 5:309-322.
- Cavieres LA, Rada F, Azócar A, García-Núñez C & HM 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.
- Chacón N, Aguiar G & E Olivares (1998) Manganese tolerance in *Clusia multiflora* (H.B.K.). *Journal of Plant Physiology* 153:167-173.
- Chazdon RL & N Fetcher (1984) Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553-564.
- Cuello NL (2002) Altitudinal changes of forest diversity and composition in the Ramal de Garamacal in the Venezuelan Andes. *Ecotropicos* 15(2):160-176.
- Cuenca G, Herrera R & E Medina (1990) Aluminium tolerance in trees of a tropical cloud forest. *Plant and Soil* 125:169-175.
- Cuenca G, Herrera R & T Mérida (1991) Distribution of aluminium in accumulator plants by X-ray microanalysis in *Richeria grandis* Vahl leaves from a cloud forest in Venezuela. *Plant, Cell & Environment* 14:437-441.
- Cuenca G, De Andrade Z & E Meneses (2001) The presence of aluminium in arbuscular mycorrhizas of *Clusia multiflora* exposed to increased acidity. *Plant and Soil* 231:233-241.
- Cuevas E & E Medina (1986) Nutrient dynamics within Amazonian forest: II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia* 76:222-235.

- Dávila Y (2009) *Efecto de borde y respuestas funcionales durante el establecimiento de Alchornea triplinervia y Myrcia acuminata en un fragmento de selva nublada andina*. Trabajo de Grado de Maestría en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 80 pp.
- Delaney M, Brown S, Lugo AE, Torres-Lezama A & N Bello (1997) The distribution of organic carbon in major components of forests located in five life zones of Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 13:697-708.
- Delaney M, Brown S, Lugo AE, Torres-Lezama A & N Bello (1998) The quantity and turnover of dead wood in permanent forest plots in six life zones of Venezuela. *Biotropica* 30(1):2-11.
- Engwald S (1999) *Diversität und Ökologie der vaskulären Epiphyten in einem Berg- und einem Tieflandregenwald in Venezuela*. Tesis Doctoral. (Libri-Books on Demand). Bonn.
- Evans JR (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78:9-19.
- Evans JR & H Poorter (2001) Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment* 24:755-767.
- FAO (2003) *State of the World's Forests*. Roma.
- FAO (2011) *State of the World's Forests*. Roma.
- Fassbender H & U Grimm (1981) Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes occidentales de Venezuela. II. Producción y descomposición de los residuos vegetales. *Turrialba* 31(1):39-47.
- Fernández-Badillo A (2000) El Parque Nacional Henri Pittier. Facultad de Agronomía, UCV, Maracay. *Revista Alcance* 60:284 pp.
- Fernández-Badillo A & A Sykora (1998) Hombres y ciencias, en la selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. En: Michelangeli F (Ed.) *La selva nublada: Rancho Grande*. Armitano Editores, Caracas. Pp.173-184.
- Field C & HA Mooney (1986) The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En: Givnish TJ (Ed.) *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press. Pp. 25-49.
- Flores S (1992) Growth and seasonality of seedlings and juveniles of primary species of a cloud forest in northern Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 8:299-305.
- Franco AC, Olivares E, Ball E, Lüttge U & A Haag-Kerwer (1994) *In situ* studies of Crassulacean acid metabolism in several sympatric species of tropical trees of the genus *Clusia*. *New Phytologist* 126:203-211.
- Forti A (1999) *Escorrentía y erosión bajo diferentes grados de cobertura y sistemas de siembra en suelos de ladera*. Trabajo de Grado *Magister Scientiae* Manejo de Cuencas. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- García-Núñez C (1992) *Efectos del ambiente de luz en la respuesta fotosintética, anatomía foliar y relaciones hídricas en plántulas de dos especies arbóreas de la selva nublada de la Carbonera*. Trabajo de Grado de Maestría en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 164 pp.
- García-Núñez C, Azócar A & F Rada (1995) Photosynthetic acclimation to light in juveniles of two cloud forest tree species. *Trees* 10:114-124.
- Grams TEE, Haag-Kerwer A, Olivares E, Ball E, Arndt S, Popp M, Medina E & U Lüttge (1997) Comparative measurements of chlorophyll α fluorescence, acid accumulation

- and gas exchange in exposed and shaded plants of *Clusia minor* L. and *Clusia multiflora* H.B.K. in the field. *Trees* 11:240-247.
- Ginés Hno. & E Foldats (1953) Aspectos geobotánicos de la región. En: Sociedad de Ciencias Naturales La Salle (Eds.) *La región de Perijá y su habitantes*. Cuaderno 6. Caracas. Pp. 327-340.
- Ginés Hno., Foldats E & F Matos (1953) Flórula de la cuenca del Río Negro, Perijá. En: Sociedad de Ciencias Naturales La Salle (Eds.) *La región de Perijá y su habitantes*. Cuaderno 6. Caracas. Pp. 345-551.
- Golley FB, Mcginnis JT & RG Claments (1971) La biomasa y la estructura mineral de algunos bosques de Darién, Panamá. *Turrialba* 21(2):186-196.
- Gordon CA, Herrera R & TC Hutchinson (1994) Studies of fog events at two cloud forests near Caracas, Venezuela. I. Frequency and duration of fog. *Atmospheric Environment* 28(2):317-322.
- Grimm U & H Fassbender (1981) Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes occidentales de Venezuela. I. Inventario de las reservas orgánicas y minerales (N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Al, Na). *Turrialba* 31(1):27-37.
- Grubb PJ (1977) Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematic* 8:83-107.
- Grubb PJ & EVJ Tanner (1976) The montane forests and soils of Jamaica: a reassessment. *Journal of Arnold Arboretum* 57:313-368.
- Haag-Kerwer A, Grams TEE, Olivares E, Ball E, Arndt S, Popp M, Medina E & U Lüttge (1996) Comparative measurements of gas exchange, acid accumulation and chlorophyll a fluorescence of different *Clusia* species showing C3 photosynthesis, or crassulacean acid metabolism at the same field site in Venezuela. *New Phytologist* 134:215-226.
- Hamilton LS, Juvik JO & F Scatena (Eds.) (1995) *Tropical Montane Cloud Forests*. Ecological Studies 110, Springer Verlag. New York. 407 pp.
- Hernández R & E Medina (1995) Nitrogen content and photosynthesis of trees in a tropical cloud forest as affected by light climate. En: Mathis P (Ed.) *Photosynthesis: from Light to Biosphere*. Vol. V. Kluwer Academic Publ. Pp. 671-674.
- Hetsch W & H Hoheisel (1976) Standorts- und Vegetationsgliederung in einem tropischen Nebelwald. *Allgemeine Forst- und Jagd Zeitung* 147(10/11):200-209.
- Hoyos J (1985) Flora de la isla de Margarita, Venezuela. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Monografía 34. Caracas. 927 pp.
- Huber O (1986a) El clima. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas. Pp. 17-30.
- Huber O (1986b) Las selvas nubladas de Rancho Grande: observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas. Pp. 131-170.
- Huber O (1992) Consideraciones fitogeográficas sobre la flora del Chimantá. En: Huber O (Ed.) *El Macizo de Chimantá*. Oscar Todtmann Editores, Caracas. Pp. 189-218.
- Huber O (1995a) Geographical and physical features. En: Berry PE, Holst BK & K Yatskievych (Eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1. Missouri Botanical Garden. St. Louis & Timber Press. Portland. Pp. 1-62.
- Huber O (1995b) Vegetation. En: Berry PE, Holst BK & K Yatskievych (Eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1. Missouri Botanical Garden, St. Louis & Timber Press. Portland. Pp. 97-160.

- Huber O & C Alarcón (1988) *Mapa de Vegetación de Venezuela*. The Nature Conservancy. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR). Caracas.
- Izaguirre-Mayoral ML & S Flores (1995) Symbiotic nitrogen fixation in *Dioclea guianensis* Benth., a shade-tolerant and aluminium-accumulator legume species native of tropical cloud forests. *Symbiosis* 19:65-83.
- Kira T (1977) Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forest of southwest Asia, with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. En: Tomlinson PB & MH Zimmermann (Eds.) *Tropical Trees as Living Systems*. 4th Cabot Symposium, Harvard, Cambridge University Press. London. Pp. 561-590.
- Kelly DL, Tanner EVJ, Nic Lughagha EM & V Kapos (1994) Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography* 21:421-440.
- Klinge H (1977) Bilanzierung von Hauptnährstoffen im Ökosystem tropischer Regenwald (Manaus) - vorläufige Daten. *Biogeographica* 7:59-77.
- LaMarca E (1998) Biodiversidad de anfibios en los Andes de Venezuela: análisis preliminar por pisos de vegetación. En: Halffter G (Ed.) *La diversidad biológica de Iberoamérica*. III. Volumen Especial, Acta Zoológica Mexicana, nueva serie. Instituto de Ecología. Xalapa, México. Pp. 199-210.
- Lamprecht H (1954) *Estudios silviculturales en los bosques del Valle de La Mucuy, cerca de Mérida*. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 130 pp.
- Lamprecht H (1980) *Silvicultura en los Trópicos*. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH. 335 pp.
- La Val R (2004) Impact of global warming and locally changing climate on tropical cloud forest bats. *Journal of Mammalogy* 85(2):237-244.
- Lisanewski N & A Michelsen (1994) Litterfall and nutrient release by decomposition in three plantations compared with a natural forest in the Ethiopian highland. *Forest Ecology and Management* 65:149-464.
- Marcano V (1994) *Flora líquénica de los Andes*. Volumen I. Ediciones Fundacite-Mérida, Colección Museo de Ciencia, Tecnología, Arte y Oficios. Mérida, Venezuela. 338 pp.
- Matteucci S (1987) The vegetation of Falcon state, Venezuela. *Vegetatio* 7:67-91.
- Medina E (1968) Bodenatmung und Streuproduktion verschiedener tropischer Pflanzengemeinschaften. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft* 81:159-168.
- Medina E (1984) Nutrient balance and physiological processes at leaf level. En: Medina E, Mooney HA & C Vazquez-Yanes (Eds.) *Physiology of Plants of the Wet Tropics*. W. Junk. The Hague. Pp. 139-154.
- Medina E (1986) Aspectos ecofisiológicos de plantas de bosques nublados tropicales: el bosque nublado de Rancho Grande. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Seguros Anaco, C.A. Caracas. Pp. 189-196.
- Medina E, Delgado M, Troughton JH & JD Medina (1977) Physiological ecology of CO₂ fixation in Bromeliaceae. *Flora* 116:137-152.
- Medina E & O Huber (1998) Bosques nublados tropicales, el hábitat óptimo de las epífitas vasculares. En: Michelangeli F (Ed.) *La selva nublada: Rancho Grande*. Armitano Editores. Caracas. Pp. 103-121.

- Meinzer F, Goldstein G & M Jaimes (1984) The effect of atmospheric humidity on stomatal control of gas exchange in two tropical coniferous species. *Canadian Journal of Botany* 62:591-595.
- Michelangeli F (Ed.) (1998) *La selva nublada: Rancho Grande*. Armitano Editores. Caracas.
- Monasterio M (1980) Poblamiento humano y uso de la tierra en los altos Andes de Venezuela. En: Monasterio M (Ed.). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Pp. 170-198.
- Monasterio M & M Ataroff (1994) *Las cuencas de los ríos Nuestra Señora y Aricagua, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Mapa de diversidad*. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales (CIELAT) de Universidad de Los Andes- CYTED- IUBS-UNESCO. Mérida, Venezuela.
- Monasterio M & S Reyes (1980) Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes venezolanos. En: Monasterio M (Ed.) *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Pp. 47-92.
- Monedero C & V González (1994) Análisis cuantitativo de la estructura arbórea en una selva nublada del ramal interior de la cordillera Caribe. Loma de Hierro (Edo. Aragua), Venezuela. I. Características estructurales generales de la comunidad. *Acta Biologica Venezuelica* 15(1):51-62.
- Monedero C & V González (1995) Producción de hojarasca y descomposición en una selva nublada del ramal interior de la cordillera de la Costa, Venezuela. *Ecotropicos* 8(1-2):1-14.
- Montilla F (2009) *La hojarasca y su papel en la erosión hídrica en tres ecosistemas y agroecosistemas de los Andes venezolanos*. Trabajo de Maestría en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 130 pp.
- Nadkarni NM & R Solano (2002) Potential effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: an experimental approach. *Oecologia* 131:580-586.
- Napp-Zinn K & A Franz (1986) Estudios anatómicos comparativos sobre nomófilos y brácteas petaloides de algunas Heliconiáceas de Rancho Grande. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Seguros Anauco, C.A. Caracas. Pp. 253-288.
- Olivares E (1997) Prolonged leaf senescence in *Clusia multiflora* H.B.K. *Trees* 11:370-377.
- Olivares E & G Aguiar (1999) Total and water-soluble calcium in six species of Clusiaceae. *Flora* 194:179-188.
- Olivares E, Peña E & G Aguiar (2002) Metals and oxalate in *Tithonia diversifolia* (Asteraceae): concentrations in plants growing in contrasting soils, and Al induction of oxalate exudation by roots. *Journal of Plant Physiology* 159:743-749.
- Ortega F, Aymard G & B Stergios (1987) Aproximación al conocimiento de la flora de las montañas de Guaramacal, estado Trujillo, Venezuela. *Biollania* 5:1-60.
- Pacheco E & M Ataroff (2005) Dinámica ec hidrológica en una selva nublada andina venezolana. En: Ataroff M & JF Silva (Eds.) *Dinámica hídrica en sistemas neotropicales*. Investigaciones en Dinámica Hídrica de la red RICAS. ICAE. Mérida, Venezuela. Pp. 25-30.
- Pearcy RW (1983) The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58:19-25.
- Pendry C & J Proctor (1996) The causes of altitudinal zonation of rain forest on Bukit Belalong, Brunei. *Journal of Ecology* 84:407-418.
- Pietrangeli MA (1997) *Caracterización florística y ecológica de la cuenca del río El Valle, estado Táchira*. Tesis doctoral, Postgrado en Ecología. Universidad Central de Venezuela. Caracas.

- Poorter L, Kwant R, Hernández R, Medina E & MJA Werger (2000) Leaf optical properties in Venezuelan cloud forest. *Tree Physiology* 20:519-526.
- Pounds JA, Fogden MPL & JH Campbell (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:611-615.
- Quevedo AM, Schwarzkopf T, García-Núñez C & M Jerez (2011) Estimación de la variabilidad del índice de área foliar de una selva nublada mediante fotografías hemisféricas. *IX Congreso Venezolano de Ecología*. Isla de Margarita, Venezuela.
- Quilici A & E Medina (1998) Photosynthesis-nitrogen relationships in pioneer plants of disturbed tropical montane forest sites. *Photosynthetica* 35(4):525-534.
- Quintero RD (1981) Morfología de hojas y yemas en: *Decussocarpus rospigliosii*, *Podocarpus oleifolius* y *Prumnopitys montana*. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 56 pp.
- Quiroz L (2010) *Definición de comunidades arbóreas asociadas a sitios específicos en una selva nublada de los Andes venezolanos*. Trabajo de Grado de Maestría en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 164 pp.
- Rada F & R Jaimez (1992) Comparative ecophysiology and anatomy of terrestrial and epiphytic *Anthurium bredemeyeri* Schott in a tropical Andean cloud forest. *Journal of Experimental Botany* 43(250):723-727.
- Rada F, García-Núñez C & M Ataroff (2009) Leaf gas exchange in canopy species of a Venezuelan Cloud Forest. *Biotropica* 41(6):679-778.
- Ramírez ME & M Ataroff (2004) Producción de hojarasca en una selva nublada andina: estacionalidad, descomposición y nitrógeno. En: Monasterio M & R Andressen (Eds.) *Desarrollo sustentable en Los Andes: estrategia andina para el siglo XXI*. Memorias del IV Simposio Internacional, CD-ROM, AMA. Mérida, Venezuela.
- Ramírez-Angulo H, Torres-Lezama A & J Serrano (2002) Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque nublado de la cordillera de los Andes, Mérida. *Ecotropicos* 15(2):177-184.
- Ramírez N & A Seres (1994) Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Plant Systematics and Evolution* 190:129-142.
- Ramos MC & M Plonczak (2007) Dinámica sucesional del componente arbóreo luego de un disturbio destructivo de biomasa en el Bosque Universitario San Eusebio, Mérida-Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 51(1):35-46.
- Ricardi M, Hernández C & F Torres (1987) *Morfología de plántulas de bosques del estado Mérida*. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, Venezuela. 423 pp.
- Rincón YA, Ataroff A & F Rada (2005) Dinámica hídrica de un pastizal de *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov. (pasto kikuyo) bajos distintos niveles de corte. En: Ataroff M & JF Silva (Eds.). *Dinámica hídrica en sistemas neotropicales*. Investigaciones en Dinámica Hídrica de la red RICAS. ICAE. Mérida, Venezuela. Pp. 19-24.
- Rodríguez H & G De Martino (1997) Inventario florístico de angiospermas y pteridofitas en la selva nublada cercana al edificio de la Estación Biológica de Rancho Grande del Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua, Venezuela. *Ernstia* 7(1-4):7-151.
- Rodríguez-Morales M, Chacón-Moreno E & M Ataroff (2009) Transformación del paisaje de selvas de montaña en la cuenca del río Capaz, Andes venezolanos. *Ecotropicos* 22(2):64-82.
- Roth I, Mérida T & H Lindorf (1986) Morfología y anatomía foliar de plantas de la selva nublada. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas. Pp. 205-241.

- Sánchez LA & M Ataroff (1997) Pérdidas de suelo en cultivos hortícolas, río Arriba, El Cobre, Edo. Táchira, Venezuela. Memorias XIV Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo, edición electrónica D.L. FR 2529710, Biblioteca Nacional de Venezuela.
- Sánchez LA, Ataroff M & R López (2002) Soil erosion under different vegetation covers in the Venezuelan Andes. *The Environmentalist* 22:161-172.
- Sarmiento G (1986) Ecological features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier F & M Monasterio (Eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. New York. Pp 11-45.
- Sarmiento G, Monasterio M, Azócar A, Castellano E & J Silva (1971) *Vegetación natural. Estudio integral de la cuenca de los ríos Chama y Capazón*. Sub-proyecto N° III. Oficina de Publicaciones Geográficas, Instituto de Geografía. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 63 pp.
- Schar C & C Frei (2005) Orographic precipitation and climate change. En: Huber UM, Bugmann HKM & MA Reasoner (Eds.) *Global Change and Mountain Regions*. Springer. Netherlands. Pp. 255-266.
- Schneider J (2001) Diversity, structure, and biogeography of a successional and mature upper montane rain forest of the Venezuelan Andes (la Caña, Valle de San Javier, Mérida State). Doctoral Dissertation J W Goethe University. Frankfurt.
- Schulze ED, Lange OL, Buschbom U, Kappen L & M Evenari (1972) Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta* 108:259-270.
- Schwarzkopf T, Ataroff M & M Fariñas (1985) Una solución objetiva a la interpretación del método de la Cascada de Información. Resúmenes de XXXV Convención Anual de la Asociación Venezolana para el Avance de la Ciencia, Mérida, Venezuela.
- Schwarzkopf T, Fariñas M & M Ataroff (2004) Análisis de la vegetación de sotobosque de una selva nublada en los Andes venezolanos. En: Monasterio M & R Andressen (Eds.) *Desarrollo sustentable en los Andes: estrategia andina para el siglo XXI*. Memorias del IV Simposio Internacional, CD-ROM, AMA. Mérida, Venezuela
- Schwarzkopf T, Susan Jr, Fahey TJ & S Degloria (2011) Are cloud forest tree structure and environment related in the Venezuelan Andes? *Austral Ecology* 36:280-289.
- Scott DA, Proctor J & J Thompson (1992) Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maraca island, Roraima, Brazil. II. Litter and nutrient cycling. *Journal of Ecology* 80:705-717.
- Seres A & N Ramírez (1990) Fenología vegetativa de monocotiledóneas del bosque nublado de Rancho Grande (Parque Nacional Henry Pittier, Venezuela). *Ecotropicos* 3(1):1-11.
- Smith R (1985) La vegetación de las cuencas de los ríos Guasare, Socuy y Cachirí, estado Zulia. *Boletín de Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* XL (143):295-325.
- Sobrevila C (1978) *Ecología reproductiva de un bosque montañoso siempreverde de Venezuela*. Trabajo de Licenciatura Biología, Universidad Central de Venezuela. Caracas, 204 pp.
- Sobrevila C & MTK Arroyo (1982) Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Plant Systematics and Evolution* 140:19-37.
- Sobrevila C, Ramírez N & N Xena De Enrech (1983) Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae) heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. *Biotropica* 15(3):161-169.
- Soriano P (1983) *La comunidad de quirópteros de las selvas nubladas de los Andes de Mérida. Patrón reproductivo de los frugívoros y las estrategias fenológicas de las plantas*. Trabajo de Magister Scientiae en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela, 113 pp.

- Stadtmüller T (1987) *Los bosques nublados en el trópico húmedo*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Costa Rica. 85 pp.
- Steinhardt U (1979) Untersuchungen über den Wasser- und Nährstoffhaushalt eines Andinen Wolkenwaldes in Venezuela. *Göttinger Bodenkundliche Berichte* 56:1-185.
- Still CJ, Foster PN & SH Schneider (1999) Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature* 398:608-610.
- Strauss-Debenedetti S & F Bazzaz (1996) Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. En: Mulkey SS, Chazdon RL & AP Smith (Eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall. New York. Pp. 162-186.
- Steyermark J (1975) Flora de la sierra de San Luis (estado Falcón, Venezuela) y sus afinidades fitogeográficas. *Acta Botanica Venezuelica* 10(1-4):131-218.
- Steyermark J (1979) El cerro Turimiquire y la región oriental adyacente. *Acta Botanica Venezuelica* 1(3-4):104-168.
- Steyermark J & G Agostini (1966) Exploración botánica del cerro Patao y zonas adyacentes Pto. Hierro, en la península de Paria, Edo. Sucre. *Acta Botanica Venezuelica* 2(2):7-80.
- Steyermark J & F Delascio (1985) Contribuciones a la flora de la cordillera de Perijá, estado Zulia, Venezuela. *Boletín de Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* XL(143):153-179.
- Steyermark J & O Huber (1978) *Flora del Ávila*. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas, 971 pp.
- Sugden A (1986) The montane vegetation and flora of Margarita Island, Venezuela. *Journal of the Arnold Arboretum* 67:187-232.
- Swift MJ, Heal OW & JM Anderson (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell. Oxford. 372 pp.
- Tamayo F (1941) Exploraciones botánicas en la península de Paraguaná, estado Falcón. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* VII(47):1-90.
- Tanner EV, Kapos V & W Franco (1992) Nitrogen and phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology* 73(1):78-86.
- Tulet JC & M Ataroff (1986) Le renforcement de la petite paysannerie dans une vallée andine. Venezuela, Environnements et Changements. CEGENET-CNRS, Bordeaux. Serie: *Travaux et Documents de Géographie Tropicale* 57:47-62.
- Vareschi V (1986) Cinco breves ensayos ecológicos acerca de la selva virgen de Rancho Grande. En: O Huber (Ed.) *La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas. Pp. 171-187.
- Vareschi V (1992a) *Ecología de la vegetación tropical*. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas. 306 pp.
- Vareschi V (1992b) Observaciones sobre la dinámica vegetal en el Macizo de Chimantá. En: Huber O (Ed.) *El Macizo de Chimantá*. Oscar Todtmann Editores. Caracas. Pp. 179-188.
- Veillon JP (1965) Variación altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente nor-occidental de la cordillera de Los Andes, Venezuela. *Turrialba* 15(3):216-224.
- Veillon JP (1985) El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Revista Forestal Venezolana* 29:1-122.
- Veillon JP (1989) *Los bosques naturales de Venezuela. Parte I. El medio ambiente*. Instituto de Silvicultura, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela, 118 pp.
- Veillon JP (1994) *Especies forestales autóctonas de los bosques naturales de Venezuela*. Instituto Forestal Latinoamericano. Mérida, Venezuela. 226 pp.

- Vilanova I (1996) *Intercambio de gases y relaciones hídricas en plantas del sotobosque de la selva nublada de La Mucuy, estado Mérida, Venezuela*. Trabajo de Grado, Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 113 pp.
- Vitousek P (1984) Litterfall, nutrient, cycling and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65:285-298.
- Walker R & M Ataroff (2002) Biomasa epífita y su contenido de nutrientes en una selva nublada andina, Venezuela. *Ecotropicos* 15(2):203-210.
- Wagner E (1993) La prehistoria de la cordillera de Mérida. En: Schubert C & L Vivas (Eds.) *El Cuaternario de la cordillera de Mérida, Andes venezolanos*. Universidad de Los Andes-Fundación Polar. Mérida, Venezuela. Pp. 271-305.
- Whitmore TC (1984) *Tropical Rain Forest of the Far East*. Clarendon Press. Oxford. 352 pp.