



UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLÓGICAS

Estructura de la vegetación en la zona de transición entre el bosque y el páramo en la Sierra Nevada de Mérida

Autor: Br. Lirey Aysen Ramírez Ramírez

Tutor: Dr. Luís Daniel Llambí

Co-Tutora: Dra Teresa Schwarzkopf

Mérida, Septiembre de 2008

INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DE LA BACHILLER

LIREY AYSEN RAMÍREZ RAMÍREZ

En Mérida a los 25 días del mes de septiembre del 2008, a las 4:00 p.m. se reunieron los Profesores: Luis Daniel Llambí, Francisca Ely Bali y Mario Fariñas, de la Facultad de Ciencias, miembros del jurado nombrado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el Trabajo Especial de Grado que sobre el tema: **“Estructura de la vegetación en la zona de transición entre el bosque y el páramo en la Sierra Nevada de Mérida”** presentado por la Bachiller **LIREY AYSEN RAMÍREZ RAMÍREZ**, titular de la Cédula de Identidad N° V- 17.323.288 para optar al título de:

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

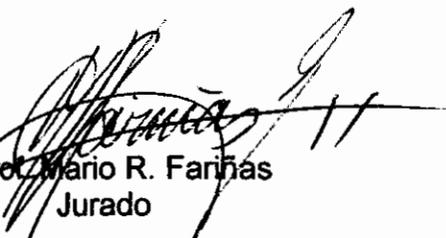
en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó la Bachiller **LIREY AYSEN RAMÍREZ RAMÍREZ**.

Después del correspondiente interrogatorio, el Jurado procedió a deliberar sobre la calificación del trabajo sometido a su consideración.

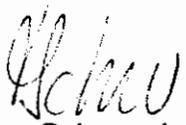
Finalmente el Jurado lo declaró aprobado con la calificación de VEINTE (20) puntos. Recomendado para su publicación.


Prof. Luis Daniel Llambí
Tutor


Prof. Francisca Ely Bali
Jurado


Prof. Mario R. Fariñas
Jurado




Prof. Teresa Schwarzkopf
Co-tutora

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

A la Sierra Nevada, por brindarme sus montañas y toda su magia...

A mi sobrino Chris, gracias por llenar de amor mi vida... Te amo

Agradecimientos

A lo largo de nuestro camino nos encontramos con seres que de una u otra manera cambian nuestras vidas... Este trabajo no habría sido posible sin la presencia de todas esas personas que con palabras, conocimientos, sonrisas o un cafecito me han ayudado a transitar por el arduo camino del vivir... Aquí nombro algunos, espero no se me escape nadie... desde ya: ¡ un millón de Gracias!!!

A Dios, fuente de amor y de vida, a su hijo Jesucristo y a la Virgen del Carmen. Creo que la fe mueve montañas.... Gracias por ayudarme en esos momentos en que no encontraba la salida.

A mi madre y mi padre: Justina y Vicente. Gracias por darme la vida y todo lo demás. Mami, sin tu amor y apoyo no seria nadie en la vida. Papi, tu construiste las bases de mi ser, gracias por el apoyo, la paciencia y por regalarme el don de la música. No hay palabras para expresar tanto... los Amo!!!!

A mi Nonita María, a pesar que te fuiste de este mundo vives en mi corazón. Gracias por enseñarme que con paciencia y trabajo todo es posible, tu cariño me llenó el alma. Te extraño!

A mi hermana Noelia, gracias por creer en mi y apoyar mis decisiones... te quiero hermana! A mi sobrino Christopher. Tu llegada cambio mi vida, contigo vuelvo a ser una niña. Gracias por el amor tan puro que me das. Espero esto te sirva de ejemplo. Te Amo.

A toda mi familia en especial a mi tío Lauterino... esto también es tuyo... y a Karina, más que mi prima mi compañera de juegos, de estudios, de travesuras.

Eres como una hermana para mí y lo sabes. Ahora es cuando nos esperan logros en el camino!!

Al Dr. Luís Daniel Llambí, tutor de este trabajo. Conchale Luís, sin ti aún estaría en uno de esos bosques muestreando... te agradezco la paciencia (después de mi ningún tesista te parecerá necio), la confianza en mi como pichón de investigadora, tantas horas invertidas discutiendo, las infinitas correcciones (jeje!) la amistad, en fin... espero te guste el resultado final! Fue un honor haber sido tu primera tesista!

A la Dra Teresa Schwarzkopf, mi cotutora, gracias por la preocupación y el apoyo, por todas las enseñanzas en la carrera... por la comida en las salidas de campo.... mil Gracias

A mis amigas: Maria de los Ángeles y Emma, mugres... las quiero!!!. Gracias por estar justo donde las necesitaba... aguantarse el mal humor, las lloraderas, y por compartir tantos momentos juntas, las llevo en mi corazón...

A Baba Huber, Patty Lopez, Gaby Condezo, Yiyi Gomez, gracias por todo, ustedes fueron el mejor árbol al que me pude arrimar (por aquello de "el que a buen árbol se arrima... buena suerte lo acobija"), por compartir conmigo una de las mejores etapas de mi vida de universitaria... siempre serán importantes para mí! Éxitos infinitos en sus vidas!! Las quiero muchísimo!! A mis amigos ecólogos animales Yely, Raquel, William, Daniela, Adriana, Atilio... por los trasnochos, las estudiadas, las salidas de campo... de verdad que con ustedes esa opción fue lo mejor de mi carrera. A los ecólogos vegetales Alberto, Manuel, gracias por hacerme reír y no dejarme botada en campo...en especial a Patricia Suárez , mi compañera de preparaduría y pana.. un millón por los momentos de catarsis en el banquito... A todos ellos mil gracias!!!

A Maricef.. negra por fin! Espero ver pronto la tuya!! Te quiero mucho! A Erika, Nora, Arelis, Miguel Angel, Luís Carlos, Yasmín gracias por ser mis amigos... A

los que están del otro lado del charco... Chief, gracias por enseñarme el valor de una verdadera amistad... a Patricia Molina, por estar siempre allí para escucharme Los quiero muchísimo...

A las familias Dávila Sulbarán, Huber Baur, Castillo Felizola, López Calcagno y Condezo Castro... por darme techo y comida cuando había que estudiar o resolver asuntos del alma... Y a todas esas personas que me han abierto las puertas de sus casas (me he mudado como cinco veces) en especial a la Familia Vergara Rubio.. Sra Alicia, Maricef, Lichin y Franco... los quiero!! Mil Gracias!

Al Coro de Ciencias, en especial a su Director Luís Fernandez. Gracias por enseñarme a querer el canto... estar en sus filas fue una etapa muy importante en mi vida... siempre los recordaré.

A la Cantoría del Estado Mérida, su director Geraldo Arrieche, Elsa Rodríguez, Luís Romero y todos sus integrantes... gracias por abrirme las puertas y transformarme en parte de esta familia tan talentosa... qué orgullosa me siento de ser una cantora!. A la persona que me llevó a este grupo, Charmell...tú eres el responsable , gracias por eso y por tu amistad.. Reysi, Fabi y Rosa... por estar siempre pendiente y compartir tantos ratos juntas... amigas las quiero un montón! Luigui... gracias por el apoyo, escucharme y ayudarme en malos momentos... te quiero!

A los chicos del grupo de salsa Ad. Lib Salsa, en especial a Virginia y Roberto llegaron hace poco a mi vida pero igual son muy especiales!. Gracias!

A los profesores: Mariana Muñoz, Malena Naranjo, Eulogio Chacón, Raphael Dulhoste, Jaime Pefaur, por tantos conocimientos, por confiar en mí, por todos los consejos... los admiro y los quiero mucho! Mil Gracias...

A las personas que me ayudaron en mis muestreos de campo... Jhonny Márquez, Muuuuuchas gracias! Eloy, Williams, Johanna Puentes... de verdad que sin ustedes este trabajo no estaría aquí... gracias por la compañía y el apoyo... Al prof Luís Gamez (Kicke Gamez)... por la invaluable ayuda en la determinación de las muestras vegetales... gracias por hacer más sencillo ese tortuoso camino de la botánica... te veo en el artículo! Un millón!

A los profesores Mario Fariñas y Francisca Ely, jurados del trabajo. Gracias por sus comentarios y observaciones.

Al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, por brindarme sus espacios y encaminarme en el mundo de la ecología. A todo su personal, cuánto orgullo formar parte de esa familia... en especial a Nancy... por la sonrisa de cada día y la ayuda en todo momento!.

Al departamento de Biología de la Facultad de Ciencias por brindarme la formación académica a lo largo de mi carrera. En especial a Sioly... por ser siempre atenta y estar tan pendiente de cada uno de nosotros... despistados estudiantes... gracias!! A la ilustre Universidad de los Andes, por abrirme sus puertas, a todos mis profes! Por enseñarme lo que sé.

Al Herbario MER "Carlos Liscano" de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, por la facilitación de los herbarios en la determinación de las especies. Al sistema Teleférico de Mérida y al Instituto Nacional de Parques (INPARQUES) por facilitar el acceso al área de estudio.

AL IAI (Interamerican Institute for Global Change Research), a través del proyecto From Landscape to Ecosystem: Across-scales functioning in changing environments (LEAF), por el financiamiento de este trabajo.

Al CDCHT por el financiamiento de este trabajo bajo el código C-1554-08-01-F.

Resumen

El límite de bosque continuo se encuentra en la transición entre el bosque paramero y el páramo en los Andes del norte. Esta zona de transición, poco estudiada en los trópicos, es considerada clave en el contexto del monitoreo de los efectos del cambio climático global. En este trabajo se analizó el cambio en la estructura y composición de la vegetación en la transición bosque paramero-páramo con el fin de aportar información sobre la dinámica de la vegetación en la alta montaña tropical. Para esto se realizaron muestreos de vegetación herbácea y arbórea en zonas de bosque, borde del bosque y páramo en una transecta altitudinal desde los 3260 m hasta los 3550 m al Sur de la Estación la Aguada del Sistema Teleférico de Mérida, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Se encontró una composición florística similar a la reportada para otros límites de bosque continuo en el trópico; la diversidad y la riqueza de las especies del estrato arbóreo disminuyeron con el aumento de la altitud mientras que en el estrato herbáceo sucedió lo contrario. Entre las especies leñosas presentes en los bosques a mayor altitud dominan arbustos propios del páramo, mientras que en los bosques por debajo de los 3300 m predominan elementos propios de la selva nublada montana alta y el bosque paramero. Las zonas de borde tienen una estructura de la comunidad diferente del bosque continuo y las de páramo, es decir que funcionan como zonas de transición en una misma altitud desde un ecosistema cerrado a un ecosistema abierto. Así mismo, las pequeñas islas de bosque, ubicadas por encima del límite continuo del bosque, tienen muchas especies en común con estas zonas ecotonales. Las especies leñosas *Diplostegium venezuelense* y *Cybianthus marginatus*, dominantes en los bosques y bordes a mayores altitudes, presentan también altos porcentajes de cobertura en los páramos más bajos, lo que las señala como posibles especies pioneras en escenarios de avance altitudinal del límite continuo de los bosques, como los planteados en el contexto del calentamiento global.

Abstract

The treeline in the Northern Andes lies between the low stature forest called bosque paramero and the páramo. This transition zone, although it has become little attention so far, it has been considered key to monitoring the effects of global climate change. This investigation analyzed the spatial structure and composition of the vegetation in the transition zone to provide information on the vegetation dynamics at high tropical mountains. In order to achieve this purpose, woody and herbaceous vegetation was sampled in areas of forest, forest edge, and páramo along a transect between 3250 and 3550 m elevation south of the Estación La Aguada of the Sistema Teleférico de Mérida, Sierra Nevada de Mérida, Estado Mérida, Venezuela. Floristic composition was similar to those reported for other tropical treelines. Species richness and diversity of the woody stratum decreased with altitude, while the opposite was found in the herbaceous stratum. Páramo shrub species were dominant among the woody species in the forests at higher elevations, while in the forests at lower elevation, species of the mountain cloud forest and the bosque paramero were dominant. The edges between forest and páramo have a different community structure than their adjacent communities, representing a transition zone or ecotone between an open and a closed ecosystem at the same elevation. Species composition of small forest islands found above the continuous treeline is similar to the composition at the edges. The woody species *Diplosteghium venezuelense* and *Cybianthus marginatus* are dominant in the forest and edges at higher elevations and have also high percentage cover in the páramos at lower elevations. These species may be regarded as possible pioneer species in upward advances of the treeline as a result of the suggested global warming scenarios.

Tabla de contenido

	Pag
1 INTRODUCCION	
<u>1.1 Discusión del concepto de Límite de Bosque</u>	1
<u>1.2 Dinámica de la Vegetación en el Límite de Bosque</u>	2
<u>1.3 Hipótesis acerca de la ocurrencia del Límite de Bosque</u>	4
<u>1.4 Estructura de la vegetación en el Limite de bosque de Alta Montaña Tropical</u>	8
2 OBJETIVOS, JUSTIFICACION E HIPÓTESIS	
<u>2.1 Objetivos</u>	14
<u>2.2 Justificación</u>	14
<u>2.3 Hipótesis de trabajo</u>	16
3 METODOLOGIA	
<u>3.1 Ecosistemas en estudio</u>	19
<u>3.2 Área de estudio</u>	20
3.2.1 <i>Clima</i>	21
3.2.2 <i>Suelo</i>	23
3.2.3 <i>Vegetación</i>	23
3.2.4 <i>Uso de la tierra</i>	24
<u>3.3 Métodos de muestreo</u>	24
3.3.1 <i>Ubicación de las parcelas</i>	24
3.3.2 <i>Estrato Arbóreo</i>	26
3.3.3 <i>Estrato Herbáceo</i>	26

<u>3.4 Análisis de datos</u>	27
3.4.1 <i>Cálculos de Abundancia</i>	27
3.4.2 <i>Histogramas de rangos de abundancia</i>	29
3.4.3 <i>Riqueza y diversidad de especies</i>	30
3.4.4 <i>Análisis multivariado</i>	31
3.4.5 <i>Pruebas estadísticas</i>	32
3.4.6 <i>Correlaciones</i>	33
4 RESULTADOS	
<u>4.1 Estrato Arbóreo</u>	34
4.1.1 <i>Histogramas de rango de abundancia</i>	36
4.1.2 <i>Riqueza y diversidad</i>	42
4.1.3 <i>Densidad de individuos</i>	45
4.1.4 <i>Área basal de las especies</i>	48
4.1.5 <i>Correlaciones</i>	50
4.1.6 <i>Análisis multivariados</i>	51
<u>4.2 Estrato Herbáceo</u>	57
4.2.1 <i>Histogramas de rango de abundancia</i>	60
4.2.2 <i>Riqueza y diversidad</i>	66
4.2.3 <i>Análisis multivariados</i>	51
5 DISCUSIÓN	
<u>5.1 Composición florística, riqueza y diversidad de especies</u>	71
<u>5.2 Estructura de las comunidades y patrones de abundancia de las especies</u>	73
<u>5.3 Implicaciones para el estudio de la dinámica de la vegetación en el límite bosque- paramo</u>	84
<u>5.4 Recomendaciones</u>	87
<u>5.5 Conclusiones</u>	88
6 BIBLIOGRAFÍA	90
7 ANEXOS	96

Índice de Figuras

Fig. 1: Representación esquemática de la ubicación de Timberline, Treeline y Tree species line	1
Fig. 2: Ubicación relativa del área de estudio	21
Fig. 3: Climadiagrama de la estación la Aguada	22
Fig. 4: Representación esquemática de la distribución espacial de los ecosistemas en estudio	26
Fig. 5: Histogramas de Rango de Abundancia para las especies del estrato arbóreo en los Bosques	38/39
Fig. 6: Histogramas de Rango de Abundancia para las especies del estrato arbóreo en los Bordes	40
Fig. 7: Histogramas de Rango de Abundancia para las especies del estrato arbóreo en los Páramos	41
Fig. 8: Variación de la densidad total de leñosas (ind/m^2) a lo largo del gradiente altitudinal	45
Fig. 9: Variación de la densidad total de leñosas (ind/m^2) en las diferentes situaciones en estudio	46

Fig.10: Variación de la densidad total de leñosas (ind/m ²) en las diferentes situaciones en estudio para las altitudes intermedias	47
Fig. 11: Variación del Área Basal (cm ² /m ²) a lo largo del gradiente altitudinal	48
Fig. 12: Variación del Área Basal (cm ² /m ²) en las diferentes situaciones en estudio	49
Fig.13: Variación del área basal (cm ² /m ²) en las diferentes situaciones en estudio para las altitudes intermedias	50
Fig. 14: Diagrama de ordenación de las 32 parcelas (ACL) a partir de los valores de densidad de leñosas por especie (ind/m ²)	52
Fig. 15: Diagrama de ordenación de las especies (ACL) para los valores de Densidad de Leñosas por especie (ind/m ²)	53
Fig. 16: Diagrama de ordenación de las 32 parcelas (ACL) a partir de los valores de Área Basal de leñosas por especie (cm ² /m ²)	55
Fig. 17: Diagrama de ordenación de las especies (ACL) a partir de los valores de Área Basal de leñosas por especie (cm ² /m ²)	56
Fig. 18: Histogramas de Rango de Abundancia para las especies del estrato herbáceo de los Bosques	61/62
Fig.19: Histogramas de rango de abundancia para las especies del estrato herbáceo en los Bordes	63

Fig. 20: Histograma de Rangos de Abundancia para las especies del estrato herbáceo en los Páramos	64/65
Fig. 21: Diagrama de ordenación de las 32 parcelas (ACL) a partir de los valores de porcentaje de cobertura de las especies del estrato herbáceo.	69
Fig. 22: Diagrama de ordenación de las especies del estrato herbáceo (ACL) para los valores de porcentaje de cobertura	70
Fig. 23: Distribución de las especies más abundantes del estrato arbóreo a lo largo de la transecta altitudinal estudiada en las distintas situaciones fisionómicas muestreadas	81
Figura 24: Distribución de las especies más abundantes del estrato herbáceo a lo largo de la transecta altitudinal estudiada, en las distintas situaciones fisionómicas muestreadas	84

Índice de Tablas

Tabla 1: Distribución de las parcelas de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal.	25
Tabla 2: % Densidad relativa de las especies leñosas exclusivas para cada situación de muestreo.	35
Tabla 3: Listado de especies leñosas restringidas a cada situación fisionómica	36
Tabla 4: Índice de diversidad de Shannon y Número de especies por parcela para las comunidades del estrato arbóreo	42
Tabla 5: Riqueza de Especies, Índice de diversidad de Shannon y Número de especies del estrato arbóreo por parcelas en cada situación de muestreo	44
Tabla 6: Correlaciones de Pearson para los valores de Densidad y Área basal de los individuos con la altitud	51
Tabla 7: Porcentaje de Cobertura de especies exclusivas por situación de muestreo pertenecientes al estrato herbáceo.	58
Tabla 8: Listado de especies herbáceas restringidas a cada situación de muestreo	59
Tabla 9: Índice de diversidad Shannon y Número de especies por parcela para las comunidades del estrato herbáceo	67

Tabla 10: Riqueza de Especies, Índice de diversidad de Shannon
y Número de especies herbáceas por parcelas
en cada situación de muestreo

1. INTRODUCCIÓN

Este trabajo presenta un análisis de los cambios en la estructura de la vegetación en el límite de bosque continuo en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela, en las cercanías de la Laguna La Fría, ubicada al Sur de la estación la Aguada del Sistema Teleférico de Mérida. En este capítulo presentamos una discusión del concepto de límite de bosque o *treeline* (como se denomina en zonas extratropicales), la dinámica de la vegetación en esta zona a distintas escalas temporales y las hipótesis que se han planteado acerca de la ocurrencia de este límite de bosque en la alta montaña. Finalmente, discutimos los estudios previos sobre el tema que se han realizado en el trópico y en el área de interés, enfatizando el aporte del presente estudio, en cuanto a la comparación explícita entre las diferentes comunidades de transición presentes en esta compleja zona de contacto entre ecosistemas boscosos y abiertos de la alta montaña tropical.

1.1 Discusión de concepto de Límite de Bosque

El uso de terminología y definiciones relacionadas con el límite de bosque o

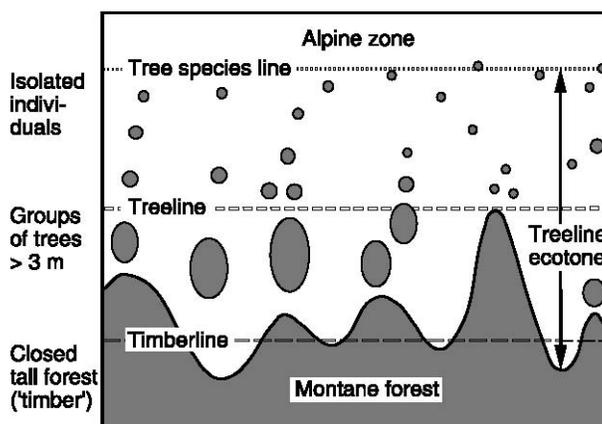


Figura 1: Representación esquemática de la ubicación de Timberline, Treeline y Tree species line.

(Tomado de Körner y Paulsen 2004)

treeline; incluyendo los conceptos línea de bosque continuo (*timberline*) y línea de especies arbóreas (*tree species line*); dependen de preferencias regionales o personales. Grace *et al* (2002) indican: “el límite de crecimiento de árboles en

formaciones boscosas en la montaña se denomina *tree line*. Esta no es una línea claramente definida, ya que comúnmente se pueden encontrar sobre este límite arbustos de baja estatura y árboles jóvenes”. Bader *et al* (2007a) la define como la transición existente entre el bosque montano superior continuo y la vegetación alpina continua. Körner (1998) por su parte se refiere al límite de bosque como una línea que conecta los parches altos de bosque (Figura 1). El límite superior de este ecotono está definido por el límite inferior de la vegetación alpina o páramo en los Andes Tropicales. El límite inferior se define por el límite superior del bosque continuo llamado bosque paramero, subpáramo o ceja andina (Luteyn, 1999)

1.2 Dinámica de la Vegetación en el Límite de Bosque

El límite de bosque puede ser definido, demarcado y evaluado en términos de sus dinámicas espaciales y temporales (Young y León, 2006). Sabemos que los árboles se encuentran excluidos de las zonas más elevadas del planeta, donde se transforman gradualmente en arbustos achaparrados hasta que desaparecen para dar paso a ecosistemas abiertos. En general, las regiones montañosas están caracterizadas por variaciones climáticas en todas las escalas temporales; los cambios climáticos debido a la combinación de fuerzas externas con la dinámica interna de los sistemas ocurren en escalas de tiempo desde décadas, años hasta miles o millones de años (Alverson *et al*, 2005). No es de extrañar entonces, que el ecotono entre el bosque y la vegetación alpina sea una zona de constante dinamismo. En el trópico por ejemplo, existen evidencias palinológicas que indican eventos de descenso y ascenso altitudinal del límite de bosque a lo largo de los ciclos climáticos que ha presenciado el planeta. Gracias a datos palinológicos de Bogotá, Colombia, se sabe que durante la última glaciación en la cordillera de los Andes, el límite inferior del páramo descendió a 2000 msnm, es decir 1200 a 1500 m menos que hoy en día. Esto está directamente relacionado con cambios en el clima que, durante este periodo de 21000 a 13000 años A.P, fue mucho más frío y seco que el actual. Estos movimientos de los pisos ecológicos en los Andes permitieron contactos directos entre grupos de islas de

Páramo y la posibilidad de intercambio de especies en periodos glaciares, mientras que en periodos interglaciares, como el actual, las poblaciones han permanecido aisladas, favoreciendo así fenómenos de especiación y desarrollo de endemismos (Van der Hammen, 1974). En el páramo ecuatoriano, se han realizado análisis de polen para documentar la migración altitudinal y la composición florística de la línea de bosque previo a la deforestación de esta zona, encontrando el rango altitudinal actual de esta línea de bosque entre los 3500-3600 m de altitud, unos doscientos metros por debajo de la posible posición original que se ubicó los 3700-3800 aprox (según datos de polen correspondientes al año 1750 D.C) (Wille *et al*, 2002).

En Venezuela, específicamente en la Cordillera de Santo Domingo en los Andes Venezolanos, Graf 1996 realizó análisis palinológicos para determinar el paleoclima de este lugar hace 13000 años. Comparando sus datos con los de otros autores como Rull, *et al* (1987); Salgado-Labouriau y Shubert, (1977) entre otros, encontró que existe contraste entre el periodo Tardiglaciario y el Holoceno, según la palinología del lugar, la cual revela un cambio en la dominancia de pólenes de gramíneas (en el Tardiglaciario) a dominancia de polen de compuestas, umbelíferas, cariofiláceas y otras plantas de páramo (en el Holoceno). A su vez, en el análisis de polen de especies arbóreas, encuentra un predominio de *Alnus* en el Tardiglaciario, y de *Podocarpus* en el Holoceno.

En zonas extratropicales también se han evidenciado movimientos del límite de bosque continuo. Por ejemplo, en Escocia, la presencia de trozos fosilizados de pino en la turba ubicados a elevaciones mayores que el actual límite de bosque indican que este estuvo ubicada unos 200 m más arriba durante el periodo boreal (5000-9000 años A.P). Asumiendo que la temperatura aumenta entre 6 y 7°C cada 1000 mts de altitud, se estima que la temperatura en el periodo boreal fue 1,4°C más alta que la actual; comparando esto con las variaciones de temperatura en el último siglo, la cual incrementó en unos 0,6°C (y de la que se espera un aumento de 1 a 5°C para este siglo), se sugiere la posibilidad de un avance vertical de dicho límite de 140 a 700 m (Grace *et al*. 2002). En Rusia, en las Montañas Khibiny, dataciones de fósiles de *Pinus sylvestris* indicaron que el bosque crecía

por lo menos 100-140 m por encima de su límite actual hace 1000 a 1300 años (Solomina, 2005). Evidencias como estas son las que permiten considerar a las zonas de límite de bosque con vegetación alpina como zonas dinámicas potencialmente sensibles para monitorear los efectos del cambio climático (Camarero *et al.* 2000)

En escalas temporales más cortas, se han estudiado variaciones en la dinámica del límite de bosque, sobre todo en las zonas extratropicales; por ejemplo en Francia, se hicieron comparaciones de fotos aéreas de diferentes décadas encontrando que, en zonas con predominio de herbáceas (usadas antiguamente para pastoreo y que ahora son terrenos abandonados) existe un desplazamiento importante del límite de bosque con densos parches de colonización de plántulas y juveniles de *Pinus cembra* (Didier, 2001). Por otro lado, en las montañas Cairngorm en Escocia, en donde el ecotono entre el bosque y la zona alpina prácticamente había desaparecido debido a la destrucción ocasionada por quemas y pastoreo intensivo, se ha observado recientemente una regeneración de la zona por la colonización de especies como *Pinus sylvestris* y otras leñosas (French *et al.*, 1997).

1.3 Hipótesis acerca de la ocurrencia del Límite de Bosque

Se ha discutido ampliamente las causas y mecanismos de la formación del límite de bosque. Una de las primeras hipótesis fue propuesta por Tranquillini en 1979, quien dice que la corta estación de crecimiento no es suficiente para el completo desarrollo de la cutícula de la hoja y, debido a esto, las hojas son más susceptibles a la desecación durante el invierno y la primavera, momentos en los cuales el agua contenida en el suelo se encuentra congelada. Actualmente, la evidencia disponible sugiere una combinación del límite térmico, como limitante del crecimiento arbóreo, con “fuerzas moduladoras” que varían dependiendo de la región del planeta (Körner, 1998). Este límite térmico ha sido relacionado con la

ubicación de la isoterma de temperatura de aire en el mes de Julio (10° C para las zonas extratropicales y entre 3°-6° C para la zona tropical) (Grace *et al*, 2002).

Un gran número de publicaciones han enumerado hipótesis acerca de la formación del Límite de bosque, pero generalmente, estas son aplicables en límites de bosque ubicados en ambientes específicos, es decir, no pueden explicar la ocurrencia del límite de bosque de manera global (Bader *et al*, 2007a).

Körner (1998) ha propuesto cinco hipótesis que pretenden explicar la ocurrencia del límite de bosque:

Hipótesis del stress: daños por heladas recurrentes, desecación producida por congelamiento o efectos fototóxicos luego de las heladas pueden impedir el crecimiento arbóreo.

Hipótesis del disturbio: daños mecánicos por viento, rupturas por nieve y avalanchas, daños producidos por herbívoros y hongos patógenos pueden remover biomasa o parte del meristema disminuyendo la capacidad de crecimiento en la planta.

Hipótesis de la reproducción: la polinización, crecimiento del tubo polínico, desarrollo de la semilla, dispersión de la semilla, germinación y establecimiento de plántulas pueden estar limitando el crecimiento o la aparición de árboles en altitudes mayores.

Hipótesis del balance de carbono: la absorción de carbono o el equilibrio entre absorción y pérdida de carbono es insuficiente para mantener el crecimiento de los árboles.

Hipótesis de la limitación de crecimiento: los procesos de síntesis de azúcares y aminoácidos que el cuerpo de la planta necesita, pueden tener tasas mínimas o menores a las requeridas para el crecimiento y renovación de tejidos, independientemente del suplemento de materia prima, tales como fotoasimilados.

Ahondando un poco más dentro de cada una de estas hipótesis se puede decir, por ejemplo, que procesos como el daño por congelamiento podría contribuir potencialmente a la formación del límite de bosque. Sin embargo, Tranquilini

(1979) y Larcher (1985) concluyen que este no amenaza la sobrevivencia de los árboles en el límite de bosque de la zona templada, pero puede contribuir a distorsionar el crecimiento por lesiones parciales. Por su parte, en el límite de bosque tropical el daño por congelamiento puede ocurrir teóricamente durante las noches claras, de hecho Sarmiento 1986, indica que el límite entre el páramo y el bosque paramero en alta montaña parece estar relacionado con las heladas, que se presentan unas pocas veces al año y, sin embargo es suficiente para permitir el establecimiento de la vegetación de páramo en vez de una de la vegetación de bosque (Sarmiento, 1986). No obstante, los datos de Goldstein *et al* (1994) para Venezuela, indican que es poco probable que el daño por congelamiento juegue un rol decisivo en la formación del límite de bosque. De igual forma, la desecación en invierno, es unas de las causas más usadas para explicar la formación del límite de bosque, ya que daños en las ramas y tallo de los árboles pueden ser causa de las pérdidas de agua al final del invierno, debido al congelamiento del agua disponible en el suelo, sin embargo como el daño por congelamiento es visible pasado el invierno (Körner, 1998) y además, como este fenómeno no ocurre en el trópico donde no existe un periodo de invierno como tal, sino que las variaciones térmicas ocurren diariamente, esta hipótesis se pone en duda. Factores como pérdidas de tejido por disturbio, igualmente han sido ampliamente discutidos, aunque raramente es considerado como crítico para el establecimiento de los árboles en la alta montaña. El establecimiento de plántulas es otro de los factores que se ha relacionado con la formación del límite de bosque; sin embargo, no es obvio como las plantas alpinas, incluyendo arbustos leñosos, pueden establecer plántulas, y los árboles del bosque montano, no lo pueden hacer (aunque la semilla sea producida localmente o traída por dispersores). Dada la baja frecuencia de eventos positivos de establecimiento de semillas requerido para la formación de un bosque y a la corta distancia de la fuente de semillas de los árboles del bosque, la disponibilidad de semillas no parece ser el factor limitante, aunque esté documentado que los eventos de reproducción de árboles disminuyan con la altitud y la competencia con la vegetación abierta de zonas

alpinas juegue un papel importante en el establecimiento de árboles sobre el límite altitudinal de los bosques (Körner, 1998).

Con respecto a la hipótesis del balance de carbono, en el último siglo se ha estudiado el intercambio gaseoso en hojas en árboles del límite de bosque, los cuales revelaron que no existe una desventaja en particular al comparar los árboles de altura con los de zonas bajas excepto por la duración del periodo activo en áreas extratropicales. Muchos estudios han demostrado la relativa insensibilidad de la fotosíntesis en los árboles del límite de bosque a las temperaturas predominantes en esta zona, debido a una aclimatación térmica de la temperatura de fotosíntesis (Körner, 1998). Es bien conocido que las plantas en ambientes fríos acumulan carbohidratos en las hojas y en tejidos leñosos, simplemente porque la tasa a la que la glucosa puede ser usada en procesos biosintéticos está generalmente más restringida por las bajas temperaturas que la tasa neta de fotosíntesis. La acumulación de carbohidratos en las zonas de límite ha sido demostrada en diversos estudios (Skre, 1993, Rada, 1996 entre otros). Dicha acumulación de carbohidratos demuestra que no es la toma de CO₂ el limitante de crecimiento, sino la tasa a la cual la glucosa puede ser utilizada (Grace *et al.* 2002). Esta es la base de la hipótesis de crecimiento y desarrollo propuesta por Körner 1998, en la cual indica que existe una temperatura mínima que permite la buena producción de nuevas células y el desarrollo y diferenciación de tejidos funcionales en las plantas de mayor estatura, lo cual no está relacionado con el balance de carbono. La razón por la que la limitación de crecimiento afecta principalmente a los árboles, y a arbustos y hierbas solo a altitudes mayores, está relacionada con el efecto de la retroalimentación entre microclima y cada forma de vida (Körner, 1998).

1.4 Estructura de la Vegetación en el Límite del Bosque en la Alta Montaña Tropical

El Límite de Bosque en las montañas tropicales ha sido poco explorado, si se compara con el de las zonas extratropicales. Sin embargo, se han realizado estudios en campos como la botánica, ecofisiología y ecología de comunidades; de estos últimos se hará un breve resumen de los relacionados con estructura de la vegetación en el límite del bosque en la zona tropical.

Bader *et al* (2007a) encontró transiciones abruptas en varios lugares a lo largo de los Andes entre el bosque y el páramo abierto. Estas zonas abruptas de transición estaban a menudo formadas por franjas de bosque usualmente compuestas por arboles pequeños, arbustos, helechos del género *Blechnum sp*, especies de la familia Poaceae como *Neurolepis sp* (en los Andes del Norte), o árboles con doseles bajos (Argentina). Se encontraron varios tipos de transiciones (basadas principalmente en la altura de la vegetación y en la disminución de la altura del dosel con la altitud): a) abrupta y con bordes (en Keara, Bolivia), b) medio abrupta (en Boca de Monte, Venezuela), c) gradual (en La Libertad, Ecuador) y d) en parches (en Keara, Bolivia). Además encontró una estructura vertical de bosques y de páramo sorprendentemente similar a lo largo de todo el rango geográfico muestreado. Así, los límites de bosque de los Andes Tropicales, desde Bolivia a Venezuela, coinciden, en buena parte, no solo en estructura sino también en composición florística a nivel de género. En cuanto a clima, Bader *et al* (2007a) encuentra en el límite de bosque de los Andes tropicales, temperaturas de suelo superiores a las temperaturas promedio de la estación de crecimiento medidas en límites de bosque de todo el planeta, hecho que podría indicar que el límite de bosque en las zonas muestreadas se encuentran por debajo de su altitud climática potencial (Bader *et al*, 2007). Este fenómeno ha sido asociado al impacto humano, relacionado con el fuego sobre algunos páramos sobre todo los páramos de Ecuador. Luego de realizar análisis de carbón recuperado del suelo en el norte de Ecuador, Di Pasquale *et al* (2008) mostraron que el avance del límite de bosque

durante el Holoceno ha sido lento y que el fuego ha sido parte de este ecosistema desde hace por lo menos 13.000 años. El fuego puede ser una de las causas del lento avance del límite del bosque, mientras que limitaciones en la dispersión y limitaciones microclimáticas para el establecimiento de árboles pueden ser causas adicionales, al menos para el caso de Ecuador. Por otro lado, en esta misma zona Bader et al (2007b) realizaron estudios de los patrones de establecimiento de propágulos y sus causas, encontrando que en el páramo abierto solo dos especies logran establecerse naturalmente (*Gaiadendron punctatum* y *Weinmannia cochensis*) haciendo transplantes experimentales de estas especies en bosque y páramo encontrando que para el páramo la sobrevivencia de plántulas sin sombreado es mucho menor que la sobrevivencia en bosque o en páramo con sombra artificial. En base a sus resultados, estos autores sugieren que “el establecimiento de árboles encima del límite de bosque se limita a causa de la fuerte radiación solar.... Este efecto se empeora con el frío de las noches de páramo, causando fotoinhibición por baja temperatura”.

Dos estudios realizados en Ecuador reportan información acerca de la estructura de la zona de contacto bosque paramero- páramo en este país; en el norte, en Pantano de Pecho se encontró que la estructura de la zona de transición estaba conformada por: a) lenguas de bosque interdigitadas con el páramo que ascienden en valles protegidos: b) parches aislados de bosques que probablemente estuvieron conectados al bosque continuo en el pasado (entre los 3800-3900 m) y parches aislados de bosque sobre los 4000 m que probablemente nunca formaron parte del bosque continuo (Will et al, 2002). En el sur de Ecuador, Cajanuma, Parque Nacional Podocarpus, Keating (1999) estudió los cambios de la vegetación de páramo a lo largo de un gradiente altitudinal desde los 3250 m a los 3385 m en donde reconoció tres asociaciones de plantas basadas en diferencias composicionales: páramo arbustivo, páramo herbáceo y páramo herbáceo con arbustos. En cuanto a composición florística las familias Ericaceae, Asteraceae y Poaceae abarcan más del 10% de importancia en el páramo herbáceo, mientras

que en el páramo arbustivo las familias más importantes son Ericaceae y Melastomataceae (Keating, 1999)

Para Venezuela, específicamente en la Sierra Nevada de Mérida se han realizado algunos trabajos sobre la estructura de la vegetación en el límite entre el páramo y el bosque. Tirado 1997, realizó un estudio florístico de las comunidades vegetales en la zona de La Aguada, del Parque Nacional Sierra Nevada, estudiando la composición florística y la fisionomía de la zona de contacto bosque-páramo mediante la determinación de la estructura vegetal de la comunidad escandente. En dicho estudio se propone una comunidad vegetal denominada “bosque enano micrófilo preparamero” (equivalente al término bosque paramero mencionado en este trabajo) constituido por 3 estratos: un primer estrato conformado por las especies: *Ruilopezia atropurpurea*, *Calamagrostis vulcanica*, *Lomaria loxensis* y *Scleria bracteata*, un segundo estrato formado por árboles y arbustos menores de 8 m (con *Vaccinium meridionale*, *Chaetolepis lindeana*, *Gaultheria erecta* entre otras) y un tercer estrato con especies arbóreas menores de 12 m de altura con especies como *Weinmannia fagaroides* y *Libanothamnus lucidus* entre otra. En cuanto a composición florística, para la franja altitudinal entre los 3270-3450 m, encuentra 154 especies de plantas vasculares distribuidas en 115 géneros y 52 familias. Se encontró que las subclases predominantes son Asteridae y Lilidae con el 52%. Con respecto a la forma de vida reporta: 23% reptantes, 19% cespitosos, 12% escandentes, 10% arrosados, 9% epifitos y otras nueve formas de vida que suman 26%. (Tirado, 1997)

Yáñez (1998) realizó la caracterización florística de un sector de transición selva nublada- páramo en una zona cercana a la estación La Aguada (Sierra Nevada de Mérida). Según este autor, se puede observar para este sector una interdigitación de vegetación de páramo y de bosque en el mismo piso transicional, a manera de islas de vegetación y/o de “lenguas” que siendo prolongaciones de uno de los dos sistemas se adentran hacia el otro. Se observa un cambio en la estructura de la vegetación relacionado directamente con la altitud; apreciando

una zona dominada por gramíneas a los 3600 m., un arbustal bajo con árboles pequeños dispersos y con especies de bosque y de páramo entremezclados a los 3200 m. y un bosque típico de la selva nublada con árboles de hasta 30 m de alto a los 2850 m.

En la zona de transición Páramo – Selva Nublada, según Yánez (1998) se puede observar una estratificación vertical incipiente de la vegetación con tres estratos diferenciables:

1. El Sotobosque: de 0 a 0,7 m de alto, formado por herbáceas terrestres, algunas de las cuales pueden también mostrar formas de vida epífita y hemiepífita, tales como: *Elaphoglossum lindenii*, *Grammitis moniliformis*, *Elaphoglossum engelii*, etc.
2. Los arbustos: de 0,7 a 2 m de alto, entre los que se destacan: *Myrsine dependens*, *Macleania rupestris*, *Gaultheria buxifolia*, *Hesperomeles ferruginea*, *Gaiadendron tagua*, *Vaccinium meridionale*, *Senecio magnicalyculatus*, *Cestrum parvifolium*, *Monnina coriacea*.
3. Los árboles del estrato superior: de 2 a 10 m de alto, cuyas especies más frecuentes son: *Libanothamnus lucidus*, *Vallea stipularis*, *Grammadenia alpina*, *Oreopanax chrysoleucus*, *Podocarpus oleifolius*, entre otras.

El páramo andino por su parte está compuesto por comunidades arbustivas y de gramíneas y las especies más representativas de este ecosistema, atendiendo a las formas de vida propuestas por Hedberg (1964), podrían agruparse, según Yánez (1998) en:

1. Rosetas gigantes: *Espeletia schultzei*, *Ruilopezia atropurpurea*, *Espeletia weddellii*, *Blechnum loxense*.
2. Formadoras de penachos: *Carex jamesonii*, *Calamagrostis effusa*, *Cortaderia hapalotricha*, *Agrostis pittieri*.
3. Rosetas acaulescentes: *Moritzia lindenii*, *Gnaphalium paramorum*, *Acaena cylindrostachya*, *Chaptalia meridensis*.

4. Arbustos xerófilos y arbustos enanos: *Diplostegium venezuelense*, *Pernettya prostrata*, *Chaetolepis lindeniana*, *Hypericum caracasenum*, *Hesperomeles pernettyoides*, *Hypericum brathys*, *Gaultheria cordifolia*, *Hypericum laricifolium*.

5. Herbáceas no clasificables: *Orthrosanthus chimboracensis*, *Lachemilla verticillata*, *Jamesonia imbricata*, *Lycopodium clavatum*. (Yáñez, 1998)

Arzac (2008) estudió la distribución de las formas de vida en un gradiente altotermico entre los 3200 m y los 3600 m de altitud considerando variaciones en la altitud, pendiente y exposición. Este trabajo se llevó a cabo en áreas de páramo abierto inmediatamente por encima del límite del bosque al sur de la Estación la Aguada del Sistema Teleférico de Mérida en el Parque Nacional Sierra Nevada. Dentro de sus resultados indica que existen patrones claros de distribución de la mayoría de las formas de vida del páramo y una asociación entre las adaptaciones de las formas de vida al ambiente y las características climáticas de cada exposición. Dentro de estos patrones de distribución encuentra que la forma de vida helechos y afines mesófilos están restringidos a la zona más baja del gradiente, mientras que la forma de vida arbórea se extiende hasta los 3450 m, y disminuyen su abundancia por encima de esta altitud; otras formas de vida como rosetas caulescentes pubescentes y rosetas acaules están restringidas a las mayores altitudes del gradiente (Arzac, 2008). Por otro lado, Arzac (2008) realizó modelos estadísticos de distribución espacial de formas de vida bajo posibles escenarios de cambio climático, encontrando que el posible efecto sobre la distribución será distinto dependiendo de la forma de vida. Por ejemplo, para la forma de vida arbórea, estos modelos fenomenológicos predicen un incremento en su abundancia y área de distribución bajo un escenario de aumento de la temperatura, lo que implicaría un desplazamiento hacia mayores elevaciones en la franja que existe entre el bosque paramero y el páramo andino (Arzac, 2008).

Además de estos trabajos, se han realizado algunos de carácter netamente botánico; Kelly y colaboradores (1994), realizaron un estudio florístico y biogeográfico de la selva nublada en Los Andes Venezolanos, haciendo un

inventario de la flora vascular del bosque pluvial montano en los alrededores de la estación La Montaña del sistema teleférico de Mérida, entre 2550-2650 m., encontrando una altura de dosel entre 10 y 22 m y tamaños de los árboles relativamente pequeños. En cuanto a la biogeografía de la flora se encontró que 44% está restringida al norte de Venezuela y Colombia, 25% es endémica de Venezuela y 7% es endémica del estado Mérida (Kelly *et al*, 1994)

Berg y Suchi (2001) realizaron una descripción de las comunidades vegetales de los páramos de La Aguada, La Fría y El Espejo, del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida, con base en la composición florística y estructura de la vegetación, encontrando 19 comunidades de vegetación zonal y 4 de vegetación azonal. En cuanto a la zonificación altitudinal, ellos afirman que el bosque de *Podocarpus oleifolius* llega hasta 3100 m, mientras que arbustales altos con árboles pueden alcanzar los 3400 m. Así mismo, sugieren que la comunidad de *Blechnum ioxense* y *Vaccinium meridionale* presenta la estructura de una comunidad del subpáramo superior, pero es de origen secundario. Entre 3400 y 3900 m dominan varias comunidades con *Calamagrostis effusa*, *Espeletia schultzii*, *Espeletiopsis pannosa* y/o *Chaetolepis lindeana*, entre otras comunidades pertenecientes al piso altiandino (Berg & Suchi, 2001).

El presente trabajo se realizó en un gradiente altitudinal de 290 m, desde los 3260 m de altitud en donde se desarrolla el bosque paramero continuo, hasta la altitud de 3550 m donde domina el ecosistema de páramo andino. Este pretende realizar un aporte a las investigaciones en el límite de bosque continuo en la Sierra Nevada de Mérida con la caracterización de sus comunidades vegetales en bosque paramero, en las zonas de bordes de lenguas de bosque paramero y en las islas de bosque que se encuentran por encima del límite de bosque continuo. Igualmente propone estudiar las comunidades de herbáceas presentes a lo largo de la franja altitudinal estudiada y determinar el comportamiento de la densidad de individuos leñosos, su área basal, así como la composición y diversidad de ambos estratos.

2. OBJETIVOS, JUSTIFICACIÓN E HIPÓTESIS

2.1 Objetivos

2.1.1 Objetivo General

Analizar los cambios de la composición y estructura de la vegetación en un gradiente altitudinal a lo largo de la transición entre el bosque paramero y el páramo en un sector de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.

2.2.2 Objetivos Específicos

- ✓ Determinar la variación de la composición florística en las comunidades vegetales en la transición entre el bosque paramero y el páramo.
- ✓ Determinar los cambios en la abundancia de las diferentes especies de plantas, su riqueza y diversidad en la transición entre el bosque paramero y el páramo.
- ✓ Analizar los cambios en la densidad y el área basal del componente leñoso de la vegetación a lo largo de la transecta altitudinal en estudio
- ✓ Caracterizar las zonas de transición o ecotono entre las islas de bosque que ocurren dentro del páramo y las zonas de páramo que ocurren dentro del bosque a una misma altitud.

2.2 Justificación

La temperatura constituye un factor determinante en la distribución de especies en el planeta, incluidos los ambientes montañosos (Bolliger, *et al* 2000). En los últimos años, se han reportado una serie de rápidos aumentos de temperatura en el planeta, la media global de temperatura ha incrementado en el último siglo aproximadamente 0.6° C y se espera que continúe aumentando rápidamente en

las siguientes décadas (Walther, 2003). Estudios recientes en esta temática concuerdan con el hecho de que el incremento de la temperatura del planeta afecta la biodiversidad en diferentes escalas y formas, tales como: a) variaciones en los rangos de distribución de las especies y en la composición de las comunidades, b) desplazamientos altimétricos y/o latitudinales de comunidades vegetales o ecosistemas, y c) cambios en el funcionamiento de los ecosistemas (Cuesta- Camacho, F. *et al* 2007). Si nos situamos en un escenario de cambio global en el cual exista un incremento en la temperatura, como se ha pronosticado, es de esperar que existan desplazamientos entre los límites de los ecosistemas en el planeta, reduciéndose la extensión y el tamaño de ecosistemas como el páramo, en el caso de la alta montaña tropical. Un desplazamiento vertical de la vegetación podría traer como consecuencia pérdidas de la biodiversidad vegetal en los ecosistemas. Esto se apreciará particularmente en el páramo, el cual se encuentra restringido a las regiones de mayor altura, y donde el porcentaje de especies endémicas es alto (Hofstede, 2003). En este sentido se hace importante comprender la dinámica del límite entre este ecosistema con el bosque paramero, y desde este punto de vista, es necesario conocer la variación de la estructura de la vegetación entre estos dos ecosistemas.

Además, se sabe muy poco sobre la dinámica del límite de bosque continuo en los trópicos y nuestro país no es la excepción. En particular, no se cuenta con estudios previos sobre cómo cambia la abundancia de las especies considerando la estructura espacial del límite, con lenguas en que se interdigitan el bosque y el páramo e islas de bosque a mayores altitudes. Analizar aspectos como cuáles son las especies de leñosas que son abundantes en los bordes o zonas de contacto entre ambos tipos de ecosistema y que son capaces de establecerse más allá del bosque en zonas de páramo abierto, permitirá plantear futuros estudios en estas especies como potenciales pioneras del avance del bosque sobre el páramo bajo escenarios de cambio climático.

Es necesario resaltar que este trabajo se encuentra enmarcado dentro del proyecto internacional "From Landscape to Ecosystem: Across-scales Functioning in Changing Environments" (conocido como LEAF por sus siglas en inglés y financiado por el Instituto Interamericano de Cambio Climático, IAI) el cual tiene como objetivo principal en Venezuela comprender y predecir el comportamiento de dos ecosistemas contrastantes: la selva montana y el páramo, así como el posible desplazamiento de sus límites en diferentes escenarios de cambio climático. Además de este trabajo, actualmente se encuentran en ejecución una serie de estudios dentro del tema de los factores que influyen la dinámica del límite de bosque continuo, integrando enfoques poblacionales, ecofisiológicos y de dinámica ambiental.

2.3 Hipótesis De Trabajo

Según Whitmore (1998) uno de los cambios más obvios que ocurren en la montaña tropical es la disminución gradual del tamaño de los árboles. Además, trabajos realizados en el área de estudio arrojan resultados que indican una disminución de la altura del dosel de los árboles a medida que se asciende en altitud, acompañado de cambios graduales en la composición florística, con comunidades vegetales dominadas por formas de vida arbóreas y/o arbustivas hacia las zonas de menor altitud (cerca de la selva nublada) y comunidades con dominancia de herbáceas en las áreas de mayor altitud (en páramo abierto) (Tirado, 1997; Yáñez, 1998; Berg & Suchi, 2001). Este fenómeno ha sido relacionado con el efecto de la altitud sobre variables ambientales principalmente sobre la temperatura; ya que según varios autores (Körner, 1998; Grace *et al* 2002 entre otros), es la temperatura la que define la posición del límite de crecimiento arbóreo como una faja continua en la montaña, influyendo negativamente en fenómenos como: establecimiento- colonización, desarrollo y crecimiento de la forma de vida arbórea a mayores altitudes. Otra de las variables ambientales corresponde a la humedad de aire y suelo; ya que a medida que la altitud aumenta, ésta tiende a disminuir, ocasionando problemas de estrés hídrico en las

especies que colonizan estos ambientes, por lo cual sólo las especies capaces de responder de manera evasiva o resistir dicho estrés serán capaces de crecer y desarrollarse en estas altitudes.

Aunado al hecho de las restricciones desde el punto de vista adaptativo de las especies de selva nublada y/o bosque paramero a las condiciones de páramo abierto, se encuentran los problemas de dispersión de semillas de las especies arbóreas hacia zonas de mayor altitud. Esto, junto a las limitantes abióticas podría influir en la disminución del número de especies propias de la selva nublada y el bosque paramero en el páramo abierto. Por otro lado la competencia que ejercen las formas de vida arbóreas dominantes hacia las zonas de menor altitud podría afectar de manera negativa el establecimiento y desarrollo de formas de vida herbáceas y arrosetadas que dominan en las áreas de páramo abierto. Otro factor que podría estar relacionado con la pérdida de especies arbóreas en zonas altas es el uso de la tierra en zonas de páramo. Este aspecto, aunque no ha sido investigado en el área de estudio, se ha evidenciado en páramo, principalmente en Ecuador, donde actividades como la quema, han provocado un avance lento o una estabilización del límite de bosque sobre las zonas de páramo.

Partiendo de estas bases teóricas y de los antecedentes de investigaciones realizadas en el área de estudio se plantearon las siguientes hipótesis de trabajo:

1.- *La abundancia de las especies leñosas disminuye a lo largo de la transición bosque- páramo.*

2.- *La composición florística de las comunidades de leñosas de bosque a lo largo de la transición bosque paramero- páramo presenta alta dominancia de elementos florísticos del bosque paramero y la selva nublada en su parte más baja, y de arbustos propios del páramo abierto y/o árboles de los bosques altoandinos en su parte más alta.*

3.- *En zonas de páramo abierto ubicadas a menor altitud (interdigitadas dentro del bosque paramero) existe una mayor abundancia de especies leñosas que en zonas de páramo a mayores altitudes.*

4.- *En zonas de transición a una misma altitud, entre los parches de bosque ubicados dentro de la matriz de páramo abierto o viceversa, existen especies de plantas propias de la zona de borde o ecotono.* Estas especies características de los bordes pudieran presentar adaptaciones a condiciones ambientales menos favorables (más similares a las del páramo abierto) que no presentan las especies colonizadoras del bosque cerrado, dominantes dentro del parche de bosque; a su vez, las especies de borde podrían, al establecerse en esta zona, verse favorecidas por una menor intensidad de competencia por factores como la luz y nutrientes producida por las especies que crecen dentro del bosque.

3. METODOLOGÍA

3.1 Ecosistemas en estudio

Los páramos son regiones de la alta montaña tropical con una marcada alternancia térmica diaria que se desarrollan en climas húmedos principalmente. Se extienden en los Andes sudamericanos a las regiones altas entre 3200 y 4700 msnm, desde Costa Rica hasta el norte de Perú; el piso altitudinal de los páramos permite también una división vertical interna (Lauer, 1980). No existe unanimidad en la nomenclatura de zonas de páramo. Sin embargo, para la zonificación altitudinal, la división más aceptada es la de Cuatrecasas en subpáramo, páramo y superpáramo (Hofstede, 2003) y la de Monasterio (1980) de bosque paramero, páramo andino, páramo altiandino y desierto periglacial (la cual es la más utilizada en Venezuela). La extensión altitudinal de las diferentes franjas de los páramos varía intensamente entre las exposiciones secas y aquellas húmedas dentro de las regiones que ocupan. El límite entre el bosque y el páramo andino se encuentra generalmente a menor altitud en las vertientes secas y también en estas vertientes el bosque paramero ocupa una mayor superficie. Por otra parte, los páramos de pajonal (la formación vegetal dominante de páramo en la zona de estudio) presentan una distribución aproximada entre los 3400 y 4000 m. Climáticamente se encuentran en zonas con precipitación entre 1000 y 1800 mm, distribuidas en patrones con tendencia biestacional (Monasterio y Molinillo 2003).

El bosque paramero o subpáramo es una zona de transición dominada por árboles de bajo porte y arbustos ubicada entre los 2500- 3500 msnm. Presenta elementos de selva nublada montana alta ubicada en la zona inmediatamente inferior, así como del páramo andino ubicado por encima del límite altitudinal de bosques. Es a menudo un mosaico de arbustos y árboles pequeños dispersos, gradualmente reducidos en tamaño, tendiendo hacia una vegetación baja típicamente paramera de arbustos enanos, gramíneas, hierbas y rosetas caulescentes. Algunas veces cambios locales de topografía, suelo o exposición pueden crear condiciones

microambientales que permiten la formación de pequeños parches de bosque por encima de su límite continuo.

En términos generales, el bosque paramero o subpáramo es la zona más difícil de definir: según Luteyn (1999) el límite superior de estos bosques se ha desplazado altitudinalmente en algunas zonas hacia abajo por disturbios antrópicos y destrucción de hábitat durante cientos de años (esto debido principalmente a efectos de quema y tala en el límite superior del bosque para disponer de terrenos para la agricultura y/o para la ganadería). Así pues, la línea de bosque parece haber bajado decenas a cientos de metros por interferencia humana, y muchas especies de páramo que fueron restringidas a altitudes mayores, aparecen colonizando zonas de vida más bajas. Muchas zonas de páramos bajos aparecen actualmente, sobre todo en Ecuador, en áreas que el pasado fueron cubiertas probablemente por bosques (Luteyn, 1999).

3.2 Área de estudio

El trabajo se realizó en un sector cercano a la estación La Aguada (8°35`N, 71°09`W) del Sistema Teleférico de Mérida, en la Sierra Nevada, que constituye uno de los dos ramales de la Cordillera de Mérida en los Andes Venezolanos, conformados por la Cordillera de Mérida y la Sierra de Perijá (Vivas, 1992). En este ramal se encuentran los picos de mayor altura de los Andes Venezolanos. El área está comprendida dentro del Parque Nacional Sierra Nevada.

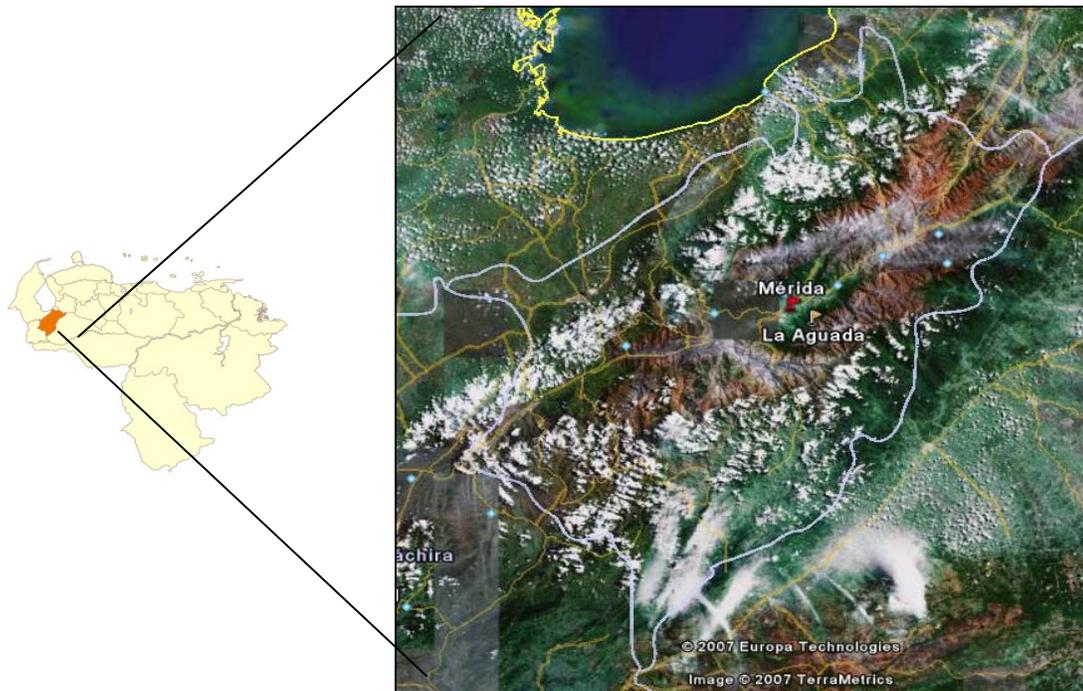


Figura 2: Ubicación relativa del Área de Estudio.

(Tomado de ©2008 Google Earth)

3.2.1 Clima

La estación La Aguada está ubicada a una altitud de 3452 m, presenta una precipitación de 1811 mm anuales y una temperatura promedio de 7,1°C, con un clima H según la clasificación de Köppen y como “clima de páramo muy húmedo” según Andressen y Ponte (1973). Esta zona es considerada como el sector más húmedo de los Andes de Venezuela. Además se ve influenciada por masas de aire húmedo que provienen del Valle del Río Chama y atraviesan la selva nublada en las partes más bajas (Yáñez, 1998). El clima en general está condicionado por la orografía y su influencia sobre la radiación incidente, la nubosidad, los vientos locales y el gradiente altitudinal térmico y de precipitación (Monasterio y Molinillo, 2003); en el área de estudio se observa una disminución de 0.57°C /100 m de altitud y de 46.4 mm/100 m en la precipitación (calculado en base a los datos climáticos de las estaciones ubicadas a lo largo del Teleférico de Mérida como parte del monitoreo de clima efectuado por proyecto LEAF).

En la Figura 3 se presenta un climadiagrama de la zona. Como se puede observar el patrón de precipitación es bimodal, con un primer máximo de precipitación en Junio y otro pico en Octubre. Los meses más secos son Diciembre, Enero y Febrero. Este último mes es el único en que llega a ocurrir déficit hídrico.

La Aguada, 8° 35'N, 3452 msnm
1811 mm, 7.1 °C

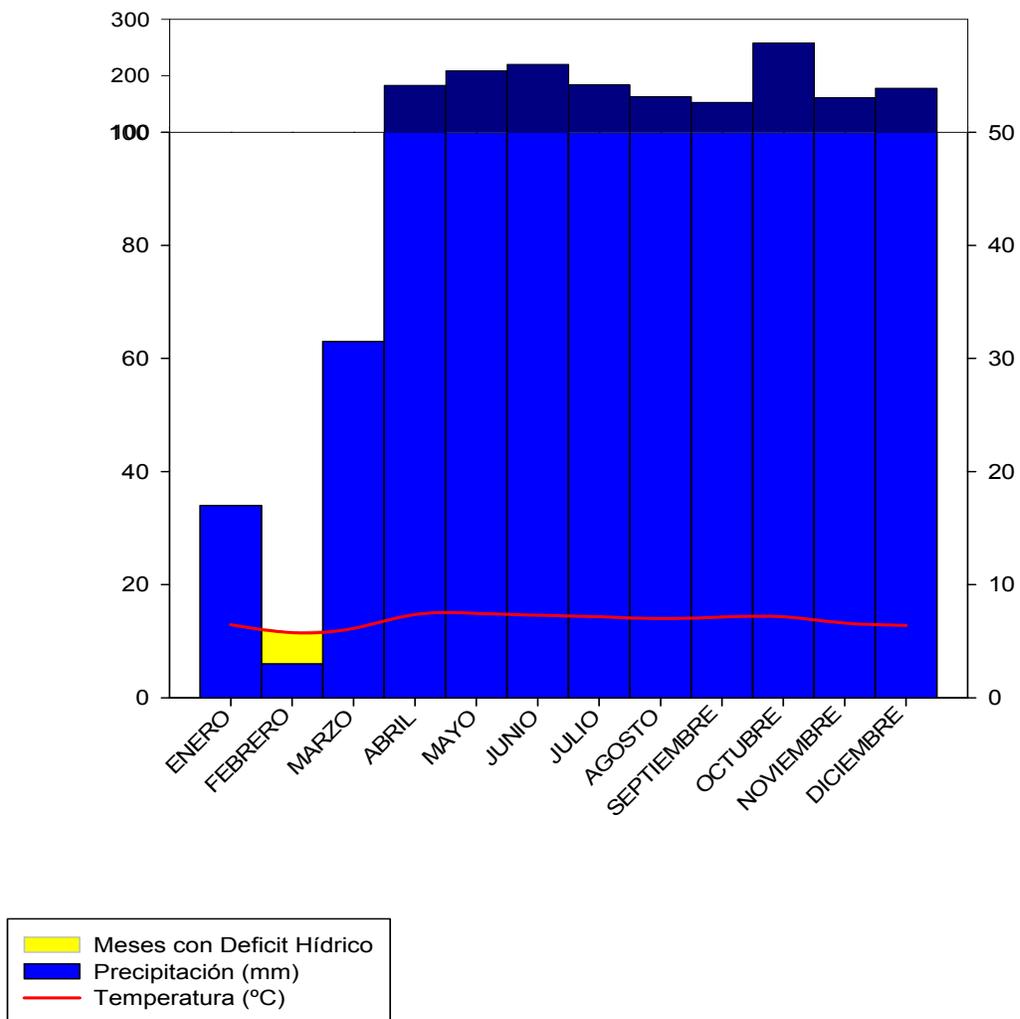


Figura 3: Climadiagrama de la Estación La Aguada (3452 m) Datos: Fuerza Aérea Venezolana. (Año 1980)

3.2.2 Suelo

En el área de estudio se encuentran suelos jóvenes, derivados de rocas ígneas y metamórficas, con una textura franco-arenosa a franca arcillosa. Su profundidad puede variar de acuerdo a las pendientes y características del terreno (Colmenares, 2002). Estos suelos pueden ser agrupados como Entisoles e Inceptisoles (Yáñez, 1998)

3.2.3 Vegetación

La fisionomía de la vegetación en el área de estudio presenta grandes cambios con la altitud. En la zona más baja se encuentra un bosque continuo (el bosque paramero) con un dosel relativamente cerrado, donde crecen árboles de hasta 10 m de altura con especies propias de este ecosistema, el cual limita de manera abrupta con un páramo de pajonal con una vegetación caracterizada por una gran cobertura de gramíneas del género *Calamagrostis*, arbustos esclerófilos y rosetas caulescentes. En la zona de contacto entre el bosque continuo y el páramo abierto, entre los 3200 y los 3400 m aproximadamente, se observa la formación de lenguas de ambos tipos de vegetación que ascienden (en el caso del bosque paramero) y descienden (en el caso del páramo) en función de variaciones locales de topografía, exposición, presencia de cañadas, etc. A partir de los 3300 m aproximadamente, además de las lenguas de vegetación, es posible encontrar pequeñas islas de páramo, las cuales se forman dentro del bosque paramero continuo, e igualmente islas de bosque dentro del páramo continuo (Figura 2). Dichas “islas” son de tamaños variables, aunque en general no exceden de algunos cientos de metros cuadrados de superficie. En cuanto a la fisionomía, en las islas de páramo es posible observar el crecimiento de arbustos propios de páramo y de la transición bosque paramero- páramo, mientras que los árboles alcanzan alturas de hasta 10 m en las islas de bosque.

(Para más detalles sobre la composición florística y estratificación vertical de esta vegetación ver sección 1.4)

3.2.4 *Uso de la tierra*

Dado que el área de estudio está ubicada dentro del Parque Nacional Sierra Nevada, creado en 1952, su uso humano actual está restringido al pastoreo extensivo de ganado vacuno y, en menor grado equino. Las pendientes abruptas sugieren que en términos generales el área no ha estado sometida a uso agrícola. Es posible que antes de la creación del parque la actividad ganadera fuera mayor, pero actualmente existe muy poca evidencia de pastoreo, ya que la cobertura de gramíneas es muy densa y hay poca evidencia de ramoneo, pisoteo y presencia de bosta de ganado. Por otro lado, no se observan evidencias de fuegos recientes o de una actividad importante de extracción de leña (ambas actividades pudieran haber sido más importantes antes de la creación del parque). En cuanto a la actividad turística, la zona está ubicada sobre el camino que comunica la estación La Aguada con la Laguna La Fría. Sin embargo, esta es una ruta utilizada sólo ocasionalmente por excursionistas y no existen paseos guiados con bestias. La posición de los sitios de muestreo, alejados del camino, sugiere una influencia mínima de los excursionistas en el área de trabajo.

3.3 Métodos de muestreo

Los muestreos se realizaron entre Noviembre de 2007 y Abril de 2008, esta temporada en particular presentó precipitaciones regulares lo cual no concuerda con lo expresado en el climadiagrama típico del área de estudio.

3.3.1 *Ubicación de las Parcelas*

Las parcelas se ubicaron a lo largo de una transecta altitudinal de aproximadamente 300 m, en la vía hacia la laguna “La Fría”. Esta transecta corresponde a la segunda de las tres transectas establecidas por el proyecto LEAF en el área de estudio (ver descripción de Proyecto LEAF en sección 2.2)

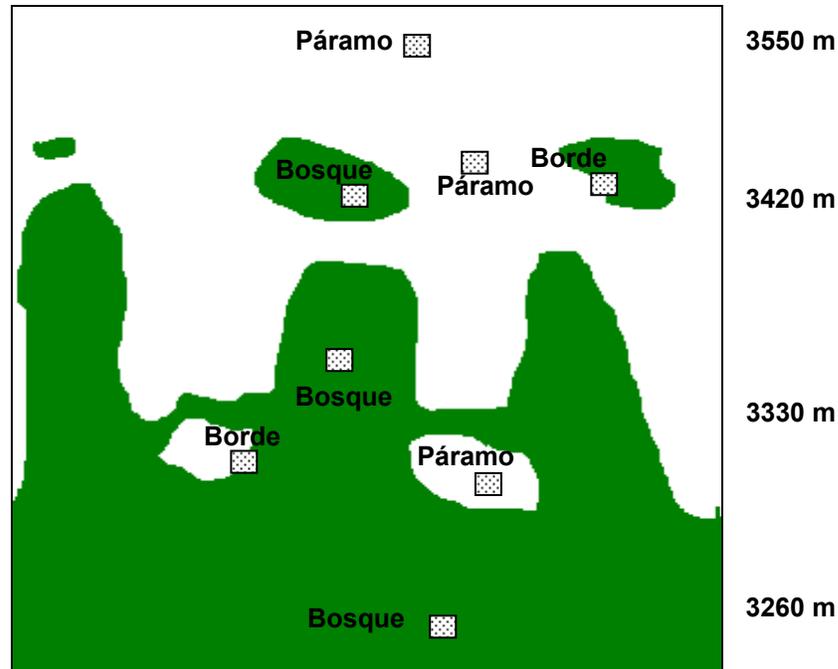
Las parcelas se ubicaron al azar dentro de cada una de las 4 altitudes (tabla 1), sobre zonas de ladera con una exposición Suroeste en zonas con pendientes entre los 10° y 30° aproximadamente, cuidando siempre mantener la misma

exposición y de ubicarlas alejadas de zonas de cañadas o crestas. Las réplicas fueron dispuestas de la siguiente manera:

Punto	Altitud (m)	Ecosistema	Nro de Réplicas
1	3260	Bosque paramero continuo	4
2	3330	Lenguas de Bosque paramero y Páramo en islas	12
3	3420	Lenguas de Páramo e Islas de Bosque paramero	12
4	3550	Páramo	4

Tabla 1: Distribución de las parcelas de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal.

En vista de que las dos altitudes intermedias presentaron mosaicos de diferentes comunidades, cada una fue objeto de muestreos separados. En consecuencia, estas se distribuyeron en diferentes situaciones de muestreo: bosque, bordes y páramo; debido a la distribución espacial de la vegetación para estas altitudes, en donde existe una interdigitación entre lenguas de bosque y de páramo y donde además se encuentran situaciones de “islas”. En la Figura 4 presentada a continuación se muestra esquemáticamente la distribución espacial de las comunidades en el área de estudio.



El cuadrado punteado representa la ubicación relativa de cada grupo de réplicas realizadas en cada situación de muestreo

Figura 4: Representación esquemática de la distribución espacial de los ecosistemas en estudio

Para su estudio la vegetación fue dividida en dos estratos: un estrato arbóreo y un estrato herbáceo, para los cuales se diseñaron metodologías diferentes de muestreo, debido a las diferencias de forma de vida y tamaño de cada uno de dichos estratos. A continuación se presenta una descripción detallada de las metodologías usadas.

3.3.2 Estrato Arbóreo

En este trabajo definimos al **estrato arbóreo** como la vegetación de crecimiento leñoso con diámetros basales (a 30 cm del suelo) mayores a 2 cm.

Los muestreos de este estrato se realizaron en parcelas de 2 x 15 m, contando todos los troncos pertenecientes a especies leñosas (incluyendo árboles y arbustos) que tuvieran un diámetro del tronco mayor a 2 cm. Este diámetro se midió a 30 cm, en vez de DAP (diámetro a la altura de pecho) debido a que muchas de las especies que crecen a estas altitudes presentan ramificación del tallo a pocos centímetros del suelo. Así, se midieron todos los troncos de

diámetros mayores a 2 cm. de cada uno de los individuos presentes en la parcela. La medida del diámetro se realizó con una cinta métrica de precisión 0.1 cm.

3.3.3 Estrato Herbáceo

En este estudio el **estrato herbáceo** incluye especies de plantas herbáceas, gramíneas y especies leñosas con alturas menores a 1.50 m, que corresponde a la altura máxima de muestreo para este estrato (la altura de la varilla de muestreo).

Los muestreos del estrato herbáceo se realizaron en parcelas de 2 x 5 mts (incluidas dentro de las mismas parcelas utilizadas para muestrear el estrato arbóreo, de 2x15 mts) aplicando el método del cuadrado puntual (Greig-Smith, 1987) para estimar la cobertura de cada especie. Se utilizaron 100 puntos de muestreo ubicados aleatoriamente dentro de cada parcela. En cada punto se colocó una varilla verticalmente y se registró las especies que hacían contacto con la varilla. Dentro del censo se incluyeron plantas vasculares, musgos y líquenes y se registró el porcentaje de suelo desnudo. Sin embargo para los efectos de los análisis solo fueron incluidas las plantas vasculares.

Para la identificación taxonómica de las especies leñosas y herbáceas se recolectaron especímenes, los cuales fueron clasificadas en el Herbario MER “Carlos Liscano” de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales por el Prof. Luis E. Gámez. Algunas de las especies herbáceas fueron identificadas en campo por el Asistente de Investigación del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE) Lic. Nelson Márquez. De las 74 especies encontradas 49 fueron clasificadas hasta el nivel de especie, 19 hasta género y 6 hasta familia.

3.4 Análisis de Datos

3.4.1 Cálculos de abundancia

Para el **estrato arbóreo** los cálculos de abundancia se realizaron de la siguiente manera:

- ✓ Área basal (cm^2/m^2): fue calculada el área basal por especie sumando las áreas basales de cada individuo de la misma especie (en la mayoría de los casos esta se calculó sumando las áreas basales de cada tronco correspondientes al mismo individuo), aplicando la ecuación 3.1.

Ecuación 3.1

$$AB_s = \sum_{i=1}^n \pi \left(\frac{d_s}{2} \right)^2$$

Donde $\pi = 3.14159$ y $d =$ diámetro de individuo de la especie s .

Una vez calculada el área basal por especie se procedió a calcular el área basal total por parcela a partir de la ecuación 3. 2.

Ecuación 3.2

$$AB_T = \sum_{i=1}^n AB_s / 30 \text{ m}^2$$

Sabiendo que 30 m^2 corresponde al tamaño de cada parcela de muestreo.

- ✓ Densidad absoluta (individuos/ m^2): fue calculada la densidad absoluta de cada especie a partir de la ecuación 3.3.

Ecuación 3.3

$$D_s = N_s / 30 \text{ m}^2$$

Donde N_s es el número de individuos de la especie s y 30 m^2 corresponde al tamaño de la parcela de muestreo.

Una vez realizado esto, se procedió a calcular la densidad absoluta por parcela, sumando las densidades absolutas por especie, aplicando la ecuación 3.4.

Ecuación 3.4

$$D_p = \sum_{s=1}^s D_s$$

Finamente se calculó la densidad relativa de cada especie aplicando la ecuación 3.5.

Ecuación 3.5

$$D_r = D_s / D_p$$

Para el **Estrato Herbáceo** los cálculos de abundancia se realizaron a partir de los datos obtenidos del método del cuadrado puntual, estimando el porcentaje de cobertura de cada especie por parcela, a partir de la ecuación 3.6.

Ecuación 3.6

$$\%Cobertura_s = \frac{\text{Nro de contactos con la varilla}_s}{100}$$

Sabiendo que 100 corresponde al número total puntos de muestreo en cada parcela.

3.4.2 Histogramas de Rangos de Abundancia

Para las especies pertenecientes al **Estrato Arbóreo** se realizaron gráficas del porcentaje de densidad relativa de cada especie, a partir del promedio de densidad relativa de la especie en las parcelas réplicas para cada una de las situaciones muestreadas en el gradiente altitudinal. En el caso de las especies del

Estrato Herbáceo se realizaron graficas de la abundancia relativa por especie para cada situación de muestreo, a partir del porcentaje de cobertura por especie. En cada caso se ordenaron las especies de mayor a menor en función de la abundancia relativa de cada especie. Esto permitió visualizar los patrones de cambio en la abundancia de las especies en cada una de las situaciones estudiadas, incluyendo la equitabilidad en su distribución de abundancias así como permitiendo identificar las especies dominantes y raras.

3.4.3 Riqueza y diversidad de especies

✓ Riqueza de especies

La riqueza de especies corresponde al número total de especies presentes en cada sitio de muestreo. Esta se calculó en forma independiente para las especies del estrato herbáceo y para las especies contabilizadas en el estrato arbóreo. Se calculó la riqueza en cada parcela y la mediana y desviación estándar de las réplicas para cada situación. Además se calculó la mediana y desviación estándar de la riqueza de especies para cada altitud muestreada.

✓ Diversidad:

La diversidad es una medida del grado de heterogeneidad en término del número de individuos pertenecientes a cada una de las especies que conforman una comunidad. Esta se calculó utilizando el Índice de diversidad de Shannon que mide el grado de incertidumbre que existe para predecir la especie a la cual pertenece un individuo extraído aleatoriamente de una comunidad Este índice relaciona el número de especies con la proporción de individuos pertenecientes a cada especie presente en la muestra. Para dicho cálculo se usó la ecuación 3.7.

Ecuación 3.7

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \log_{10} p_i$$

Sabiendo que

$$p_i = \frac{a_i}{\sum_{j=1}^n a_j}$$

Donde **a** es la abundancia de cada especie y n corresponde al número total de especies en la parcela.

La abundancia corresponde a la densidad de cada especie para el caso del estrato arbóreo y a la cobertura de cada especie para el caso del estrato herbáceo.

3.4.4 Análisis Multivariado

Una vez calculados los valores de abundancia para cada especie, se procedió a construir matrices de parcelas de muestreo vs. abundancia de cada especie, incluyendo todas las parcelas muestreadas a lo largo de la transecta. Los análisis se realizaron por separado para el estrato herbáceo y el estrato arbóreo. En el caso del **estrato arbóreo**, se realizaron dos análisis utilizando los datos de densidad y de área basal de cada especie. Para el **estrato herbáceo** se utilizaron los datos de cobertura de cada especie por parcela (ver matrices en los anexos 5,6 y 7).

Se utilizó la técnica de Análisis de Correspondencia Linearizado (ACL), una técnica de ordenación de gradiente indirecto, que permite la eliminación del efecto arco (que se presenta normalmente en el Análisis de Correspondencia y el Análisis de Componentes Principales). La eliminación del efecto arco se realizó utilizando la técnica de los segmentos, que consiste en dividir el primer eje de ordenamiento en segmentos, y dentro de cada segmento de resultados los puntos se ajustan sobre el segundo eje de ordenamiento realizando una resta de la media de dichos puntos (Jongman *et al*, 1995). Se presentan los resultados para los 2

primeros ejes del ACL, presentando por separado los diagramas de ordenación para los sitios (cada una de las parcelas muestreadas) y para las especies.

Estos análisis fueron realizados con el programa CANOCO for Windows Versión 4.0

3.4.5 Pruebas estadísticas

Estas pruebas se realizaron con el fin de observar si factores como la altitud o la situación de muestreo presentan diferencias significativas con relación a las diferentes variables en estudio. Todas las pruebas fueron realizadas con un $\alpha = 0.05$, usando el paquete estadístico SigmaPlot Versión 10.0. A continuación se desglosan las diferentes pruebas realizadas:

- ✓ Para comparar los valores de densidad de leñosas y de área basal de las especies pertenecientes al **estrato arbóreo** en las cuatro altitudes muestreadas tanto para las unidades en estudio (bosque paramero continuo, islas de páramo en lenguas de bosque, islas de bosque en lenguas de páramo y paramo continuo) como para las diferentes situaciones de muestreo (Bosques, Bordes o Páramos) se usaron Análisis de Varianza (ANDEVA) de una vía.
- ✓ Para comparar los valores de densidad de leñosas y de área basal de las especies pertenecientes al **estrato arbóreo** a la misma altitud en situaciones diferentes de muestreo (Bosque, Borde o Páramo), a la misma situación en dos altitudes diferentes, y observar el grado de interacción entre la altitud y la situación se aplicaron ANDEVA de dos vías.
- ✓ Para determinar si existen diferencias significativas entre los valores de riqueza y diversidad de ambos estratos a lo largo del gradiente altitudinal se usaron ANDEVA de una vía.
- ✓ Para comparar los valores de riqueza y diversidad de ambos estratos a la misma altitud en situaciones diferentes de muestreo (Bosque, Borde o Páramo), a la misma situación en dos altitudes diferentes, y observar el

grado de interacción entre la altitud y la situación se usaron ANDEVA de dos vías.

3.4.6 Correlaciones

Se realizaron correlaciones de Pearson con la finalidad de comprobar si la densidad total de las leñosas (ind/m^2) y el área basal total (cm^2/m^2) están correlacionadas con la altitud. Estas pruebas se realizaron utilizando el programa SigmaPlot Versión 10.0.

4. RESULTADOS

En el gradiente altitudinal estudiado se encontraron para ambos estratos muestreados un total de 74 especies de plantas vasculares distribuidas en 32 familias, de las cuales las más abundantes son Asteraceae (16% del total de las especies), Ericaceae (11%), Poaceae y Rosaceae (con 8% cada una), Ciperaceae (7%) y Melastomataceae (6%). Otras de las familias encontradas, con el 7% cada una: Caryophyllaceae, Geraniaceae, Gentianaceae, Myrsinaceae, Orchidaceae, y en el 9% restante familias como Araliaceae, Hypericaceae, Iridaceae, Valerianaceae entre muchas otras. A continuación se presentan en detalle los resultados obtenidos; separados en dos secciones, una correspondiente al estrato arbóreo y otra al estrato herbáceo.

4.1 Estrato arbóreo

Para el estrato arbóreo fueron encontradas un total de 28 especies distribuidas en 15 familias, dentro de las que se encuentran las familias Asteraceae (21%), Ericaceae (18%) y Melastomataceae (11%) como las de mayor abundancia. Otras de las familias muestreadas en este estrato son Rosaceae, Myrsinaceae, Rubiaceae, Symplocaceae, entre otras (Ver Anexo 1). En cuanto a las especies encontradas, la Tabla 2 presenta un listado de las especies que sólo fueron muestreadas en una situación en particular a lo largo de todo el gradiente altitudinal en estudio (para ver el listado total de las especies ver Anexo 1). Aquí se observa que el bosque paramero continuo (3260 m) presenta la mayor cantidad de especies exclusivas de esa situación (6 especies). Seguidamente, el bosque a 3330 m con 2 especies únicas, y finalmente las islas de bosque a 3420 m con una especie; por su parte los bordes y los páramos no presentan especies leñosas exclusivas a ninguna altitud. Al observar los porcentajes de densidad de cada una de las especies, se nota que en general son bajos, dando a entender que estas especies exclusivas son especies raras, con la excepción de *Libanothamnus neriifolius* (Sch. Bip.) Ernst, con un 18% de abundancia relativa. Así mismo, en la

Tabla 3 se presenta un listado de las especies que se encuentran restringidas a una de las situaciones fisionómicas en particular, es decir, especies que sólo fueron muestreadas en bosques, bordes o páramos. Vemos que el bosque es la situación en la cual existen mayor número de estas especies, mientras que los páramos sólo presentan una especie restringida a ellos y no se muestrearon especies restringidas a los bordes.

Altitud	Situación	Especies exclusivas	Densidad Relativa (%)
3260 m	Bosque	<i>Ageratina aristeguietii</i> R.M. King & H. Rob.	2.0
		<i>Gynoxis aff. meridana</i> Cuatrec.	2.0
		<i>Libanothamnus neriifolius</i> (Sch. Bip.) Ernst	18
		<i>Oreopanax chrysoleucus</i> (Naud.) Triana	4
		<i>Pentacalia sp</i> Cass	2
		<i>Vallea stipularis</i> L. f.	2
3330 m	Bosque	<i>Ilex sp</i> L.	1
		<i>Themistoclesia dependens</i> (Benth.) A.C.Sm	6
3420 m	Bosque	<i>Monnina meridensis</i> Planch. & Lind. ex Wedd	4

Tabla 2: % Densidad relativa de las especies leñosas exclusivas para cada situación de muestreo a lo largo de la transecta altitudinal.

Situación	Especies
Bosques	<i>Ageratina aristeguietii</i> R.M. King & H. Rob.
	<i>Gynoxis aff. meridana</i> Cass
	<i>Ilex</i> sp
	<i>Libanothamnus neriifolius</i> (Sch. Bip.) Ernst
	<i>Macleania rupestris</i> (Kunth) A.C. Sm.
	<i>Miconia latifolia</i> (D. Don) Naudin
	<i>Miconia tinifolia</i> Naudin
	<i>Monnina meridensis</i> Planch. & Lind. ex Wedd
	<i>Oreopanax chrysoleucus</i> (Naud.) Triana
	<i>Pentacalia</i> sp Cass
	<i>Psammisia penduliflora</i> (Dunal) Klotzsch
	<i>Symplocos tamana</i> Steyerm
	<i>Themistoclesia dependens</i> (Benth.) A.C.Sm
	<i>Vallea stipularis</i> L. f.
<i>Wenmania</i> sp L.	
Páramos	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss

Tabla 3: Listado de especies leñosas restringidas a cada situación fisionómica.

4.1.1 Histogramas de Rango de Abundancia

En las Figuras 5-7 se presentan los histogramas de Rango de Abundancia de las especies del estrato arbóreo para todas las situaciones muestreadas, excepto para los Páramos a 3550 m, ya que en este sitio solo se encontró una especie arbustiva (*Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana). La Figura 5 muestra los bosques a las tres altitudes muestreadas. En el caso de los bosques a 3260 m, se observan cuatro especies dominantes: *Psammisia penduliflora* (Dunal) Klotzsch, *Miconia tinifolia* Naudin, *Libanothamnus neriifolius* (Sch. Bip.) Ernst y *Cybianthus marginatus* (Benth.) Pipoly. Dichas especies muestran valores relativamente

similares de densidad de individuos. Seguidamente 4 especies presentan valores menores de densidad y 7 especies presentan valores muy bajos de densidad, lo que puede indicar que son especies raras. En los bosques a 3330 m se observa claramente que *C. marginatus* es el árbol que domina dichos bosques, ya que su densidad es mucho mayor al del resto de las especies encontradas, las cuales, en su mayoría tienen valores de densidad alrededor de 0.05 ind/m², aunque se observan 5 especies raras (con valores muy bajos de densidad). En las islas de bosque a 3420 m, *Diplostephium venezuelense* Cuatrec y *Vaccinium meridionale* Sw. son las especies con mayor densidad de individuos, seguidamente *C. marginatus* y *Hesperomeles ferruginea* (Pers.) Benth. muestran valores intermedios de abundancia (aprox 0.1 ind/ m²) y hay 5 especies con valores muy bajos, que se pueden considerar raras para la comunidad de las islas de bosque. Es interesante notar como varia la identidad de las especies dominantes al cambiar la altitud. Notamos que 3 de las especies dominantes de los bosques a 3260 m disminuyen su densidad en los bosques a 3330 m y para las islas de bosque desaparecen. Así mismo, llama la atención *C. marginatus*, que se transforma en la especie dominante a 3330, sigue estando presente a los 3420 m en las islas de bosque. Por su parte *D. venezuelense*, que aparece como una especie rara en los bosques a 3260 m, es quien domina las islas de bosque a 3420 m.

La Figura 6 presenta los histogramas de rango de abundancia para las comunidades de borde entre bosques y páramos en las altitudes intermedias del gradiente en estudio. Aquí observamos que en ambos casos la especie dominante es *D. venezuelense*, que comparte la dominancia con *C. marginatus* y *H. ferruginea* en los bordes de 3330 m, y con *V. meridionale* en los bordes a 3420 m. Llama la atención la disminución en abundancia de *C. marginatus* en los bordes a mayor altitud, pasando a ser una especie relativamente rara. También es importante hacer notar la similitud en composición florística de estas zonas de ecotono con las islas de bosque a mayor altitud.

En la Figura 7 observamos los histogramas de rango de abundancia para las comunidades de páramo a 3330 m y 3420 m. Los páramos a menor altitud presentan un mayor número de especies leñosas, siendo las dominantes en orden descendente de densidad de individuos *D. venezuelense*, *Gaultheria buxifolia* Willd e *Hypericum laricifolium* Juss. Es interesante la dominancia en zonas abiertas adyacentes al bosque continuo de *D. venezuelense*, ya que es una especie que aparece tanto en bosques como en bordes, siendo la especie más abundante en estos últimos; otra especie abundante en bosques y bordes altitudes intermedias que también se establece en el páramo de menor altitud es *C. marginatus* que en este caso se presenta con densidades intermedias (aprox 0.1 ind/ m²). Finalmente en los páramos a 3420 m se observa la presencia de tres especies, incluyendo a *D. venezuelense* junto con dos especies arbustivas características del páramo andino.

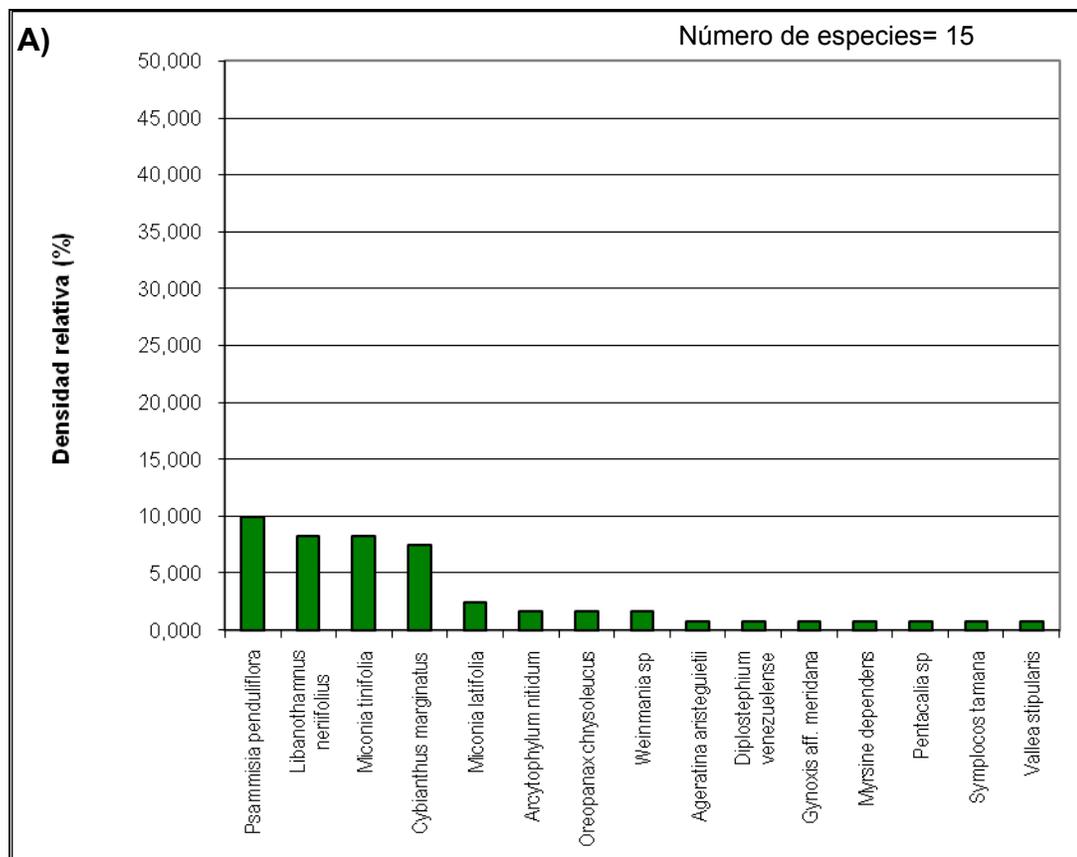


Figura 5A: Histograma de rangos de abundancia para las especies del estrato arbóreo en los Bosques: A) Bosque a 3260 m

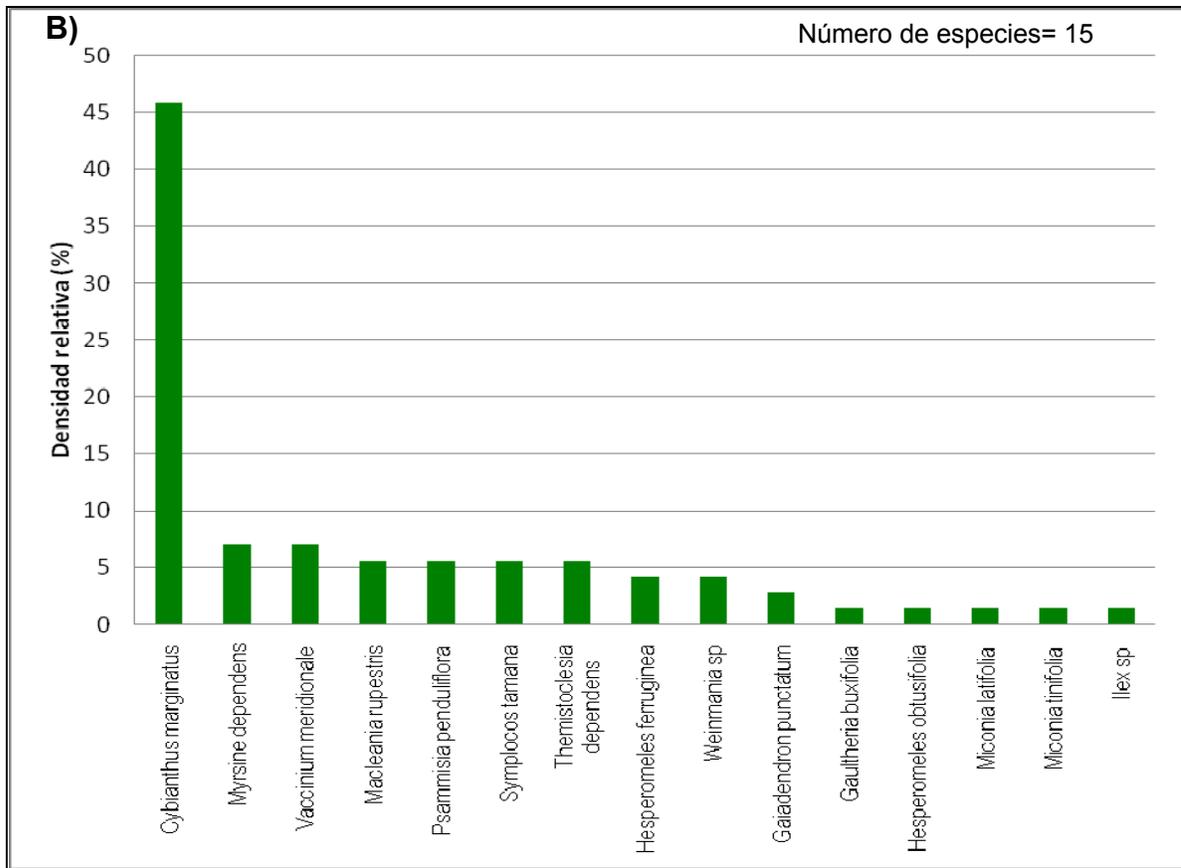


Figura 5B: Histogramas de rangos de abundancia para las especies del estrato arbóreo en los Bosques B) Bosques a 3330 m,

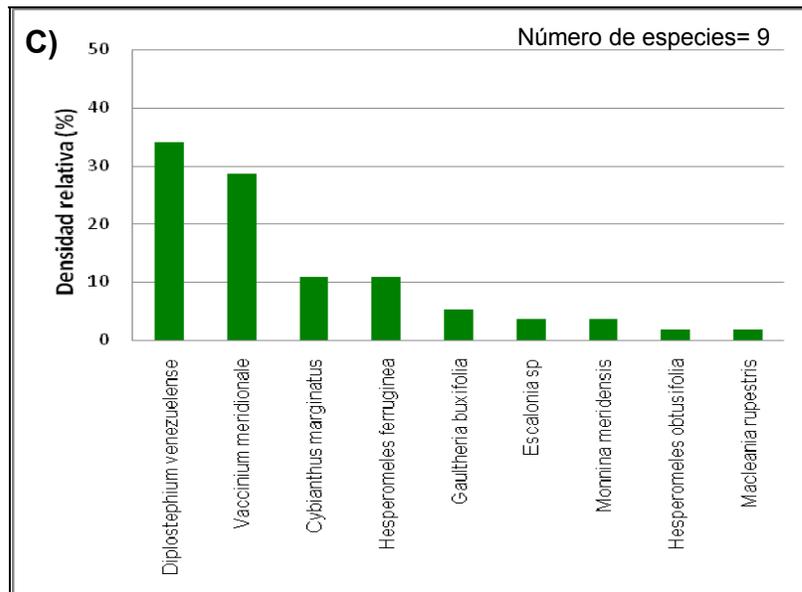


Figura 5C: Histogramas de rangos de abundancia para las especies del estrato arbóreo en los Bosques: C) Islas de Bosque a 3420 m.

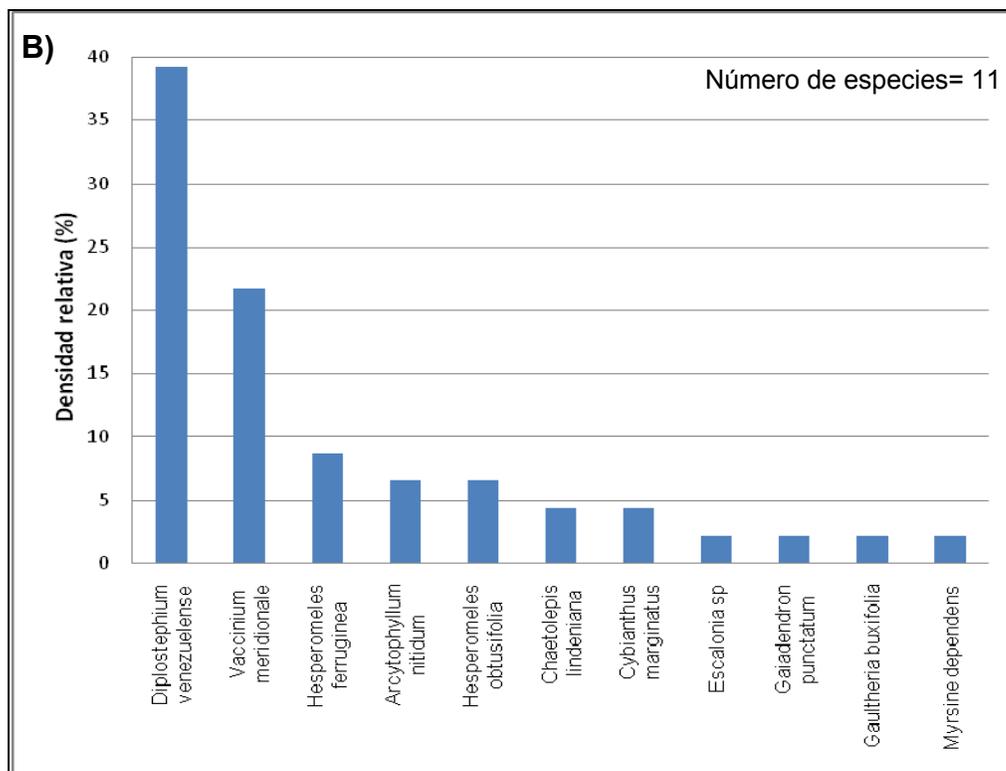
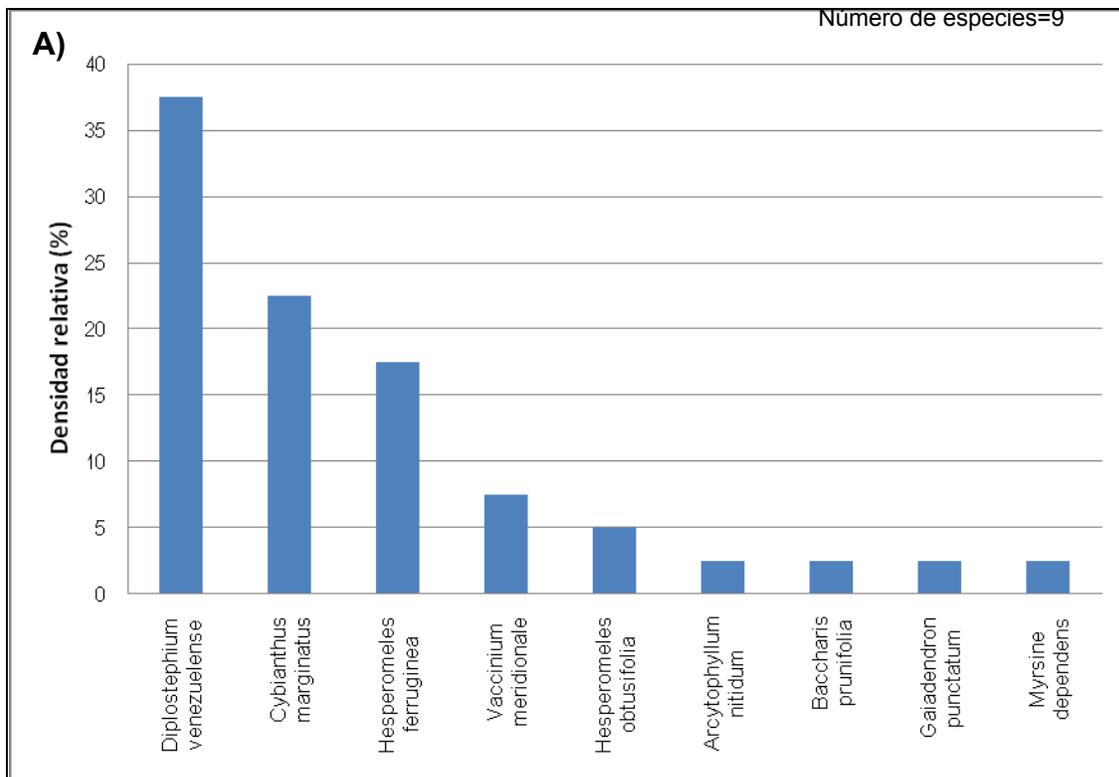


Figura 6: Histogramas de rango de abundancia para las especies del estrato arbóreo en los Bordes de bosque paramero:

A) Bordes de lenguas de bosque a 3330 m, B) Bordes de isla de bosque a 3420 m

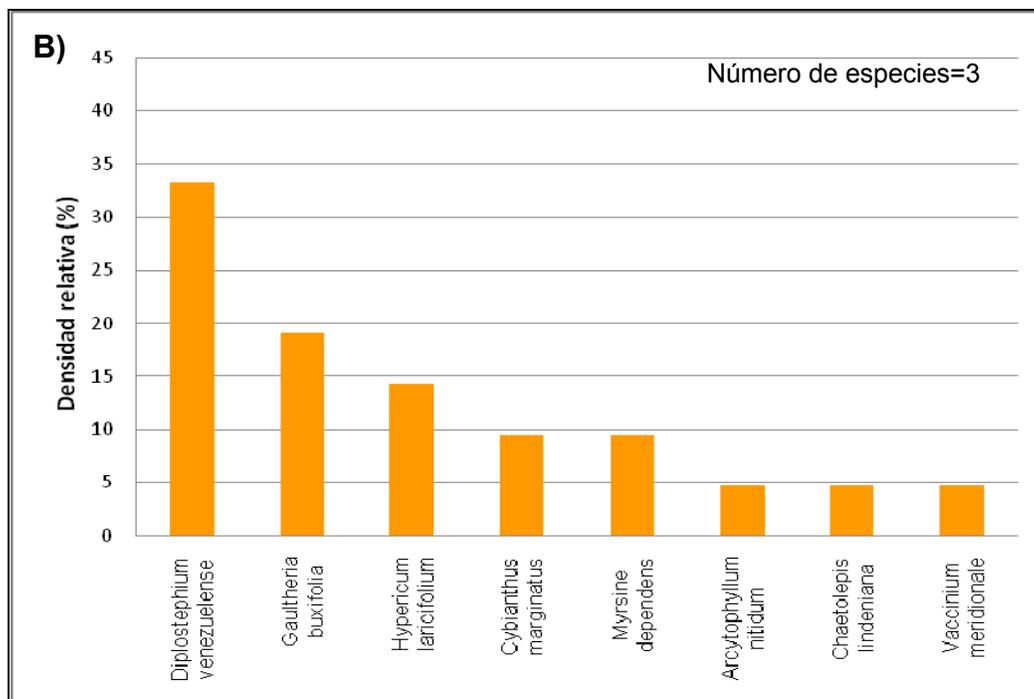
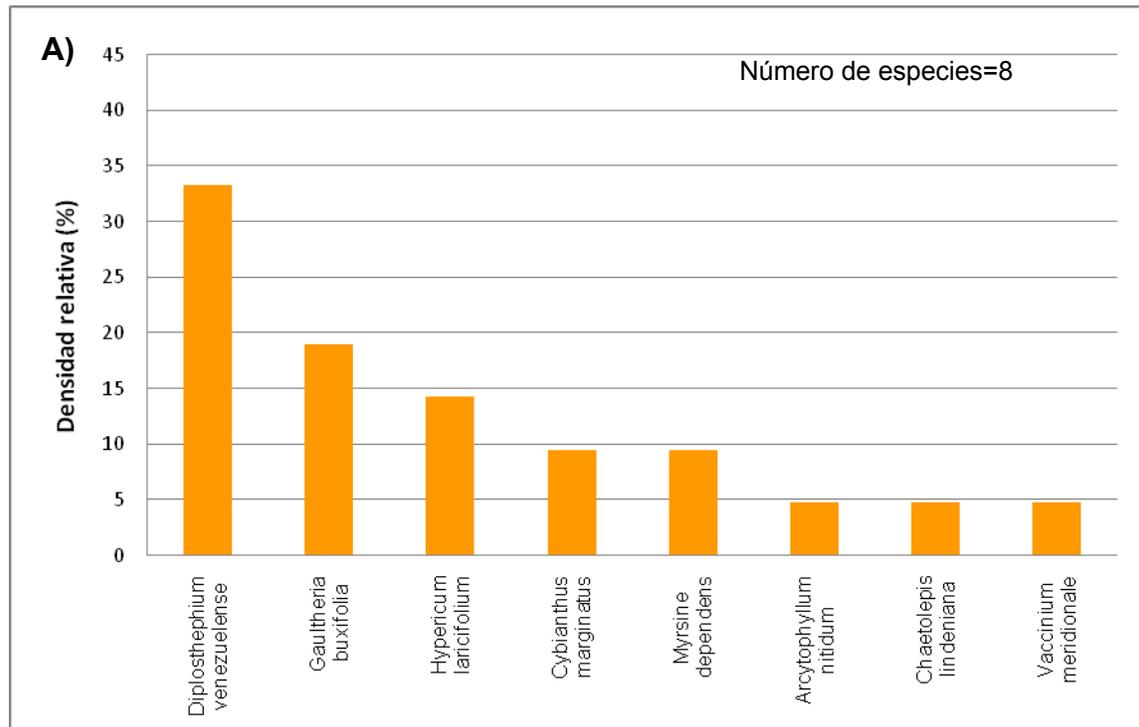


Figura 7: Histogramas de rango de abundancia para las especies del estrato arbóreo en los Páramos: A) Páramos a 3330 m, B) Páramos a 3420 m.

4.1.2 Riqueza y Diversidad

La Tabla 4 muestra la variación del número de especies por parcela (Mediana \pm Desviación Estándar) y la diversidad de especies a lo largo de la transecta altitudinal de 300 mts. Se observa una disminución progresiva del número de especies leñosas a medida que se aumenta en altitud y aún cuando los valores de desviación estándar nos indican una gran variabilidad entre las parcelas de estudio se muestran diferencias significativas entre el páramo continuo con las dos altitudes inferiores (Método de Dunn $\alpha=0.05$). Esta variabilidad es mayor para las altitudes intermedias donde se ubicaron parcelas en situaciones contrastantes, como lo son bosques, bordes de isla y páramos. Igualmente se observa una disminución estadísticamente significativa del índice de diversidad desde los 3260 m hasta los 3550 m, siendo diferente el valor en la posición más alta del gradiente, que en el resto de las situaciones, que no muestran diferencias significativas entre sí (Test de Tukey, $\alpha=0.05$).

ALTITUD (m)	Riqueza parcela*	Índice de Shannon
3260	5 \pm 1.25 ^a	0.61 \pm 0.09 ^a
3330	4 \pm 2.18 ^a	0.54 \pm 0.19 ^a
3420	4 \pm 1.92 ^{a,b}	0.49 \pm 0.22 ^a
3550	1 ^b	0 ^b

*Mediana de las especies por altitud

Índice de Shannon: ($F_{31,30}=10.08$, $P<0.001$) Las letras iguales indican diferencias no significativas (Test de Tukey)

Número de especies: ($H_{31,30}=11.18$, $p=0.011$) Las letras iguales indican diferencias no significativas (Método de Dunn)

Tabla 4: Índice de diversidad de Shannon y Número de especies por parcela para las comunidades del estrato arbóreo a lo largo de la transecta en estudio

La Tabla 5 presenta la variación del número de especies por parcela y el índice de diversidad de Shannon para las situaciones de bosque, borde y páramo en las cuatro altitudes muestreadas. A partir de una ANDEVA de dos vías se determinó

que no existen diferencias significativas de la diversidad de especies entre las dos altitudes intermedias ($F_{23,22}=0.86$, $p=0.365$). Sin embargo, si existen diferencias significativas entre las 3 situaciones, siendo mayor la diversidad en los bosques que en los páramos ($F_{23,22}= 5.874$, $p=0.011$), la interacción entre los dos factores (altitud y situación) no es significativa ($F_{23,22}=0.444$ $p=0.649$).

Igualmente se realizó un ANDEVA de dos vías para el número de especies por parcela en las altitudes intermedias, en donde se determinó que no existen diferencias significativas entre las dos altitudes ($F_{23,22}=1.856$ $p=0.191$); sin embargo, si es posible observar una disminución del número de especies por parcela en las mismas altitudes desde los bosques hacia los páramos, de los cuales resultaron diferentes estadísticamente los bosques y los páramos ($F_{23,22}=8.788$ $p=0.002$), mientras que los bordes no son diferentes ni de los bosques ni de los páramos. Al igual que el caso anterior, la interacción entre ambos factores no es significativa ($F_{23,22}=0.987$ $p=0.393$).

Por otro lado se presentan los valores de riqueza totales para cada situación en las cuatro altitudes, donde se ve que en general los bosques son las áreas con mayor número de leñosas, mientras que los páramos presentan los menores valores. Es importante notar como disminuye la riqueza de estas especies desde los páramos de menor altitud (con 8 especies leñosas) a los páramos más altos (con una sola especie leñosa)

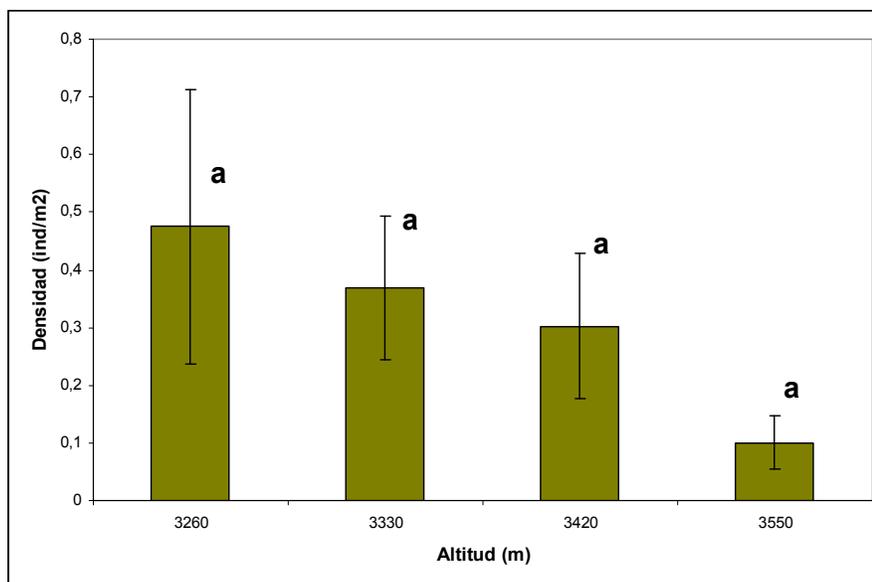
ALTITUD (m)	SITUACION	Riqueza Total	Riqueza por parcela*	Índice de Shannon
3260	Bosque	15	5±1.25	0.61 ± 0.09
3330	Bosque	15	7.5±2.16	0.67 ±0.23
	Borde	9	4±1.26	0.55 ±0.09
	Páramo	8	2.5±1.41	0.41±0.17
3420	Bosque	9	4.5±2.16	0.61 ±0.19
	Borde	11	4.0±1.0	0.56 ±0.11
	Páramo	3	2.0±1.0	0.25 ±0.23
3550	Páramo	1	1.0±0.0	0

*Mediana del número de especies por replica para cada situación

Tabla 5: Riqueza de Especies, Índice de diversidad de Shannon y Número de especies por parcelas para las comunidades del estrato arbóreo en el gradiente altitudinal en estudio

4.1.3 Densidad de Individuos

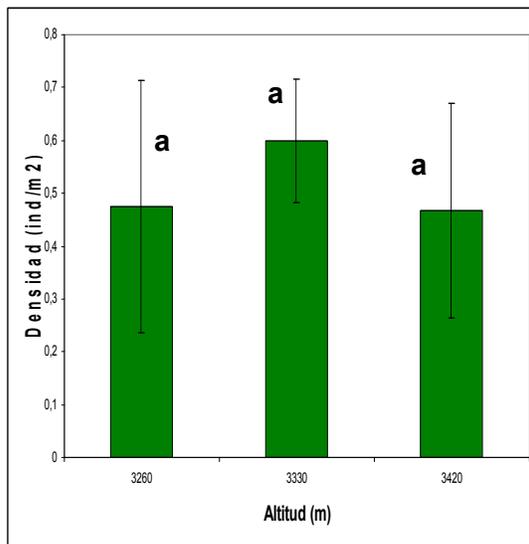
En la Figura 8 se presenta la variación de la **densidad total de leñosas** a lo largo de la transecta altitudinal estudiada. Se observa la disminución de la densidad a medida que se aumenta en altitud, aunque las diferencias no son estadísticamente significativas según el ANDEVA de una vía ($F_{32,31}=2.406$ $p=0.088$). Igualmente se observa una amplia variabilidad entre los datos de cada altitud. La ausencia de diferencias significativas en la densidad de leñosas con la altitud se confirma al analizar separadamente cada situación (bosques, bordes y páramos, ver Figura 9). Sin embargo, al comparar las 3 situaciones de muestreo para las 2 altitudes intermedias con una ANDEVA de 2 vías (ver Figura 10), se observan diferencias significativas ($F= 19.395$ $P<0.001$) entre los bosques, bordes y páramos, disminuyendo la densidad en ese orden. Una vez más, el efecto de la altitud no es significativo ($F=1.477$ $p=0.240$) y la interacción entre altitud y situación de muestreo tampoco ($F= 1,138$ $p=0,342$)



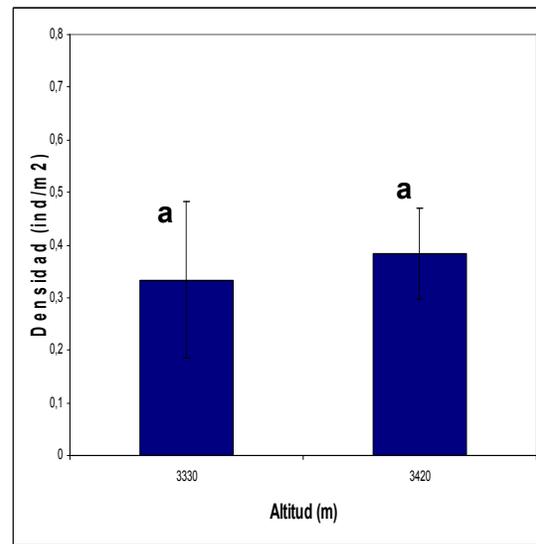
Las letras iguales indican que no hay diferencias estadísticamente significativas

Figura 8: Variación de la densidad total de leñosas (ind/m²) a lo largo del gradiente altitudinal en estudio. Las barras de error corresponden al intervalo de confianza de 95%.

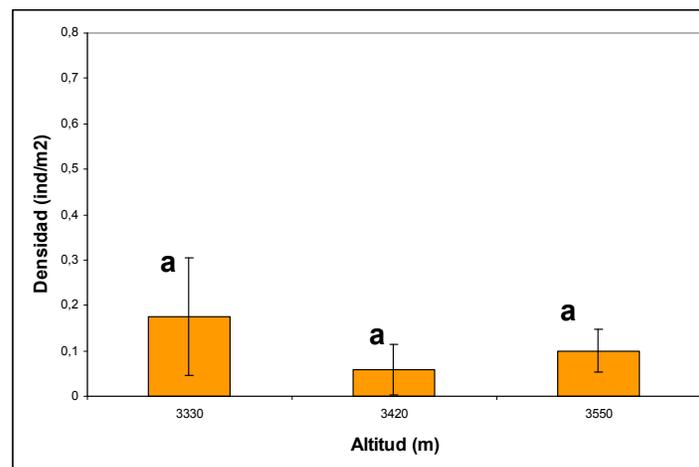
A)



B)

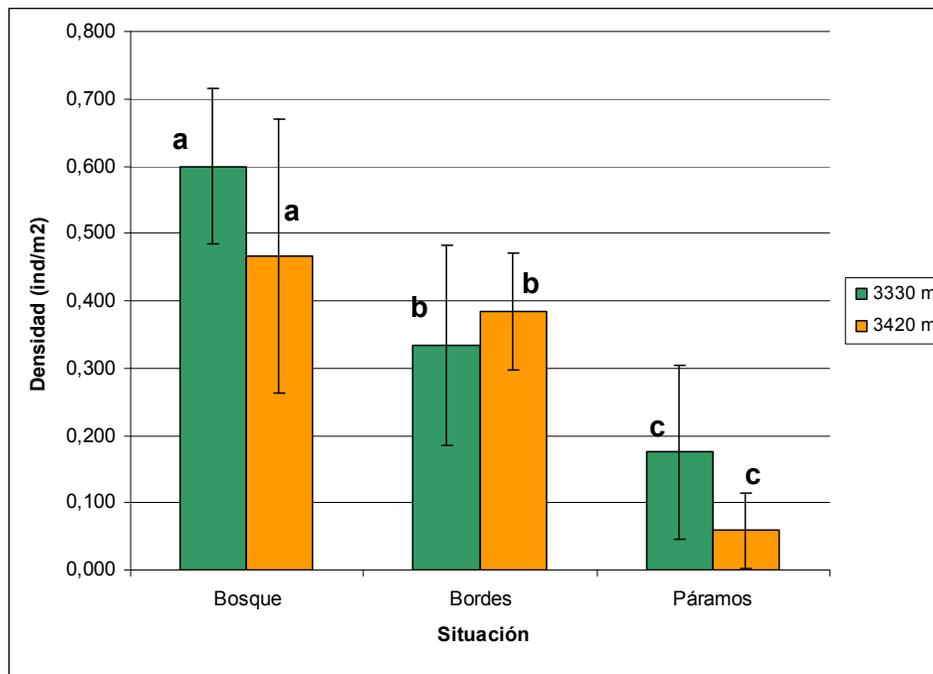


C)



Las letras iguales indican que no hay diferencias estadísticamente significativas

Figura 9: Variación de la densidad total de leñosas (ind/m²) en las diferentes situaciones en estudio: A) Bosque. B) Borde. C) Páramo. Las barras de error corresponden al intervalo de confianza de 95%.



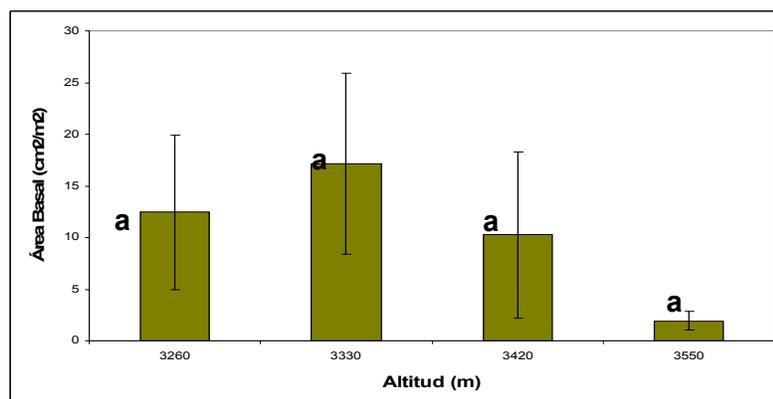
Las letras iguales indican que no hay diferencias estadísticamente significativas
Las letras diferentes indican que si hay diferencias significativas.

Figura 10: Variación de la densidad total de leñosas (ind/m²) en las diferentes situaciones en estudio para las altitudes intermedias.

Las barras de error corresponden al intervalo de confianza de 95%.

4.1.4 Área Basal de las especies

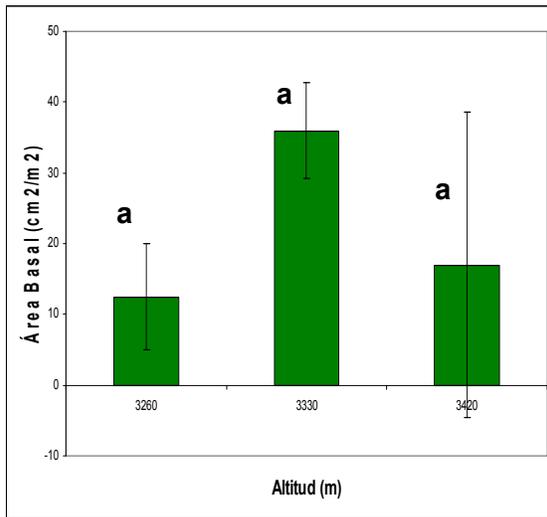
A continuación se muestra la variación del **área basal** de las especies pertenecientes al estrato arbóreo a lo largo del gradiente altitudinal estudiado; en la Figura 11 podemos observar que no existen una tendencia clara de disminución o aumento de esta variable con la altitud, además no existe diferencias significativas ($H_{31,30}=4.939$ $p=0.176$) entre las diferentes altitudes. Sin embargo, notamos que los páramos presentan las áreas basales más pequeñas. Esto se confirma con la Figura 12, la cual presenta la variación del área basal por situación de muestreo, y donde notamos que tampoco existe ninguna tendencia de aumento o disminución del área basal, y que al igual que en el caso anterior no existen diferencias significativas entre las altitudes. En general los resultados indican que los bosques son las situaciones que presentan valores más altos de área basal, luego le siguen los bordes y finalmente los páramos; esto se evidencia en la Figura 13, donde además, gracias al ANDEVA de dos vías se demostró que el área basal de los bosques es estadísticamente diferente de los bordes y los páramos para la misma altitud ($F= 9.763$ $p=0.001$), aunque no existe diferencia significativa entre las mismas situaciones a diferentes altitudes ($F=2.498$ $p=0.135$). En esta prueba la interacción entre la altitud y la situación de muestreo no fue significativa ($F=2.086$ $p=0.153$).



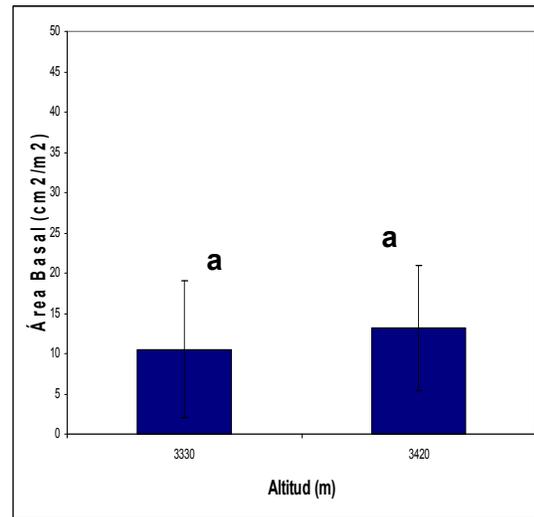
Las letras iguales indican diferencias no significativas

Figura 11: Variación del Área Basal (cm²/m²) a lo largo del gradiente altitudinal en estudio. Las barras de error corresponden al intervalo de confianza de 95%

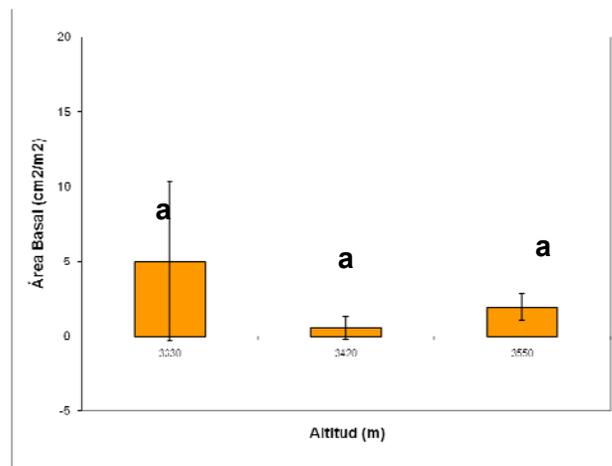
A)



B)

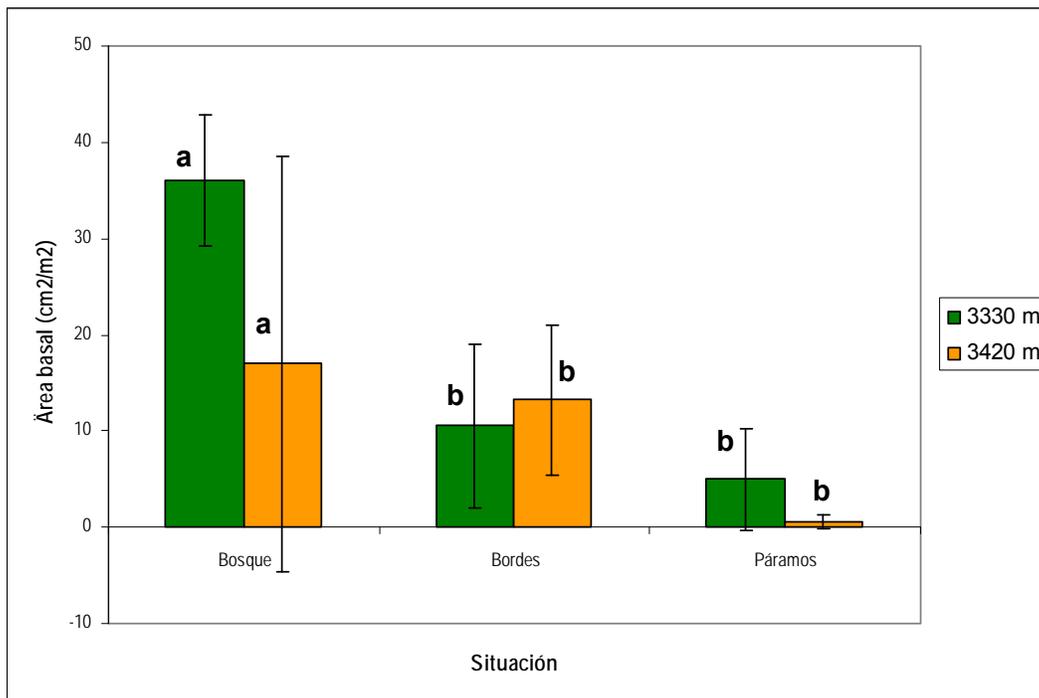


C)



Las letras iguales indican diferencias no significativas.

Figura 12: Variación del Área Basal (cm²/m²) en las diferentes situaciones en estudio: A) Bosque. B) Borde C) Páramo. Las barras de error corresponden al intervalo de confianza de 95%



Las letras iguales indican diferencias no significativas

Las letras diferentes indican diferencias significativas

Figura 13: Variación del área basal (cm^2/m^2) en las diferentes situaciones en estudio para las altitudes intermedias. Las barras de error corresponden al intervalo de confianza de 95%

4.1.5 Correlaciones

La Tabla 5 presenta los resultados de las correlaciones de Pearson realizadas para las variables Altitud- Densidad de individuos y Altitud – Área Basal. Se observa que ambos coeficientes de correlación son negativos y que para el caso de las variables Altitud – Densidad de individuos la correlación es significativa. Esto indica que existe una tendencia general a una disminución de la densidad total de leñosas con el aumento de la altitud. Sin embargo, esto puede estar más relacionado con la fisionomía dominante de la vegetación a cada altitud (bosques cerrados abajo vs. páramos abiertos arriba), ya que como vimos antes, cuando se analiza por separado el cambio en densidad de leñosas en bosques, bordes y páramos, la altitud no tiene un efecto significativo sobre la densidad.

VARIABLES RELACIONADAS	COEFICIENTE DE CORRELACIÓN DE PEARSON	P	SIGNIFICANCIA ($\alpha=0.05$)
Altitud (m) y Densidad (ind/m ²)	-0.444	0.011	Significativo
Altitud (m) y Área Basal (cm ² /m ²)	-0.306	0.088	No significativo

Tabla 6: Correlaciones de Pearson para los valores de Densidad (ind/m²) y Área Basal (cm²/m²) con la altitud

4.1.6 Análisis multivariados

En la Figura 14 se presenta la ordenación de las parcelas muestreadas utilizando un ACL en el gradiente altitudinal estudiado a partir de los datos de densidad de leñosas. Se presenta el primer plano de ordenación. En el diagrama se observa que las parcelas se ordenan a lo largo del 1er eje en función de la altitud, estando las parcelas de bosque paramero a 3260 y 3330 m en el extremo derecho, mientras que todas las parcelas de páramo a 3550 m se ubican en el extremo izquierdo del diagrama. En una posición intermedia a lo largo del 1er eje se ubican las parcelas de páramo a altitudes intermedias, las parcelas de bordes de bosque y las parcelas ubicadas en las islas de bosque a 3420 m. Llama la atención la posición, en el extremo izquierdo del diagrama de una de las réplicas de las parcelas ubicada en una lengua de páramo, lo que sugiere que esta parcela tenía una composición de leñosas muy similar a la de los páramos a mayor altitud (presentando posiblemente una menor colonización de leñosas típicas de los bordes y bosques parameros altos). Por otro lado, llama la atención la menor dispersión de las parcelas a lo largo del 2do eje de ordenación en el caso de los páramos (especialmente de los ubicados a mayor altitud), mientras que las parcelas de bosque continuo a 3260 m muestran una mayor distancia entre réplicas. Esto sugiere una muy alta similaridad en las abundancias relativas y la composición florística de la comunidad de leñosas de los páramos altos, mientras que en los bosques más bajos se observa una mayor disimilaridad entre las réplicas.

En la Figura 15 se presenta la ordenación de las especies utilizando un ACL realizado a partir de los datos de densidad. Es posible asociar las especies en tres grupos diferentes (contornos de colores), separándose en un grupo de especies propias de páramo (color naranja), un grupo de la zona de transición bosque paramero- páramo (color azul) y un grupo de especies de bosque paramero y selva nublada montana alta (color verde).

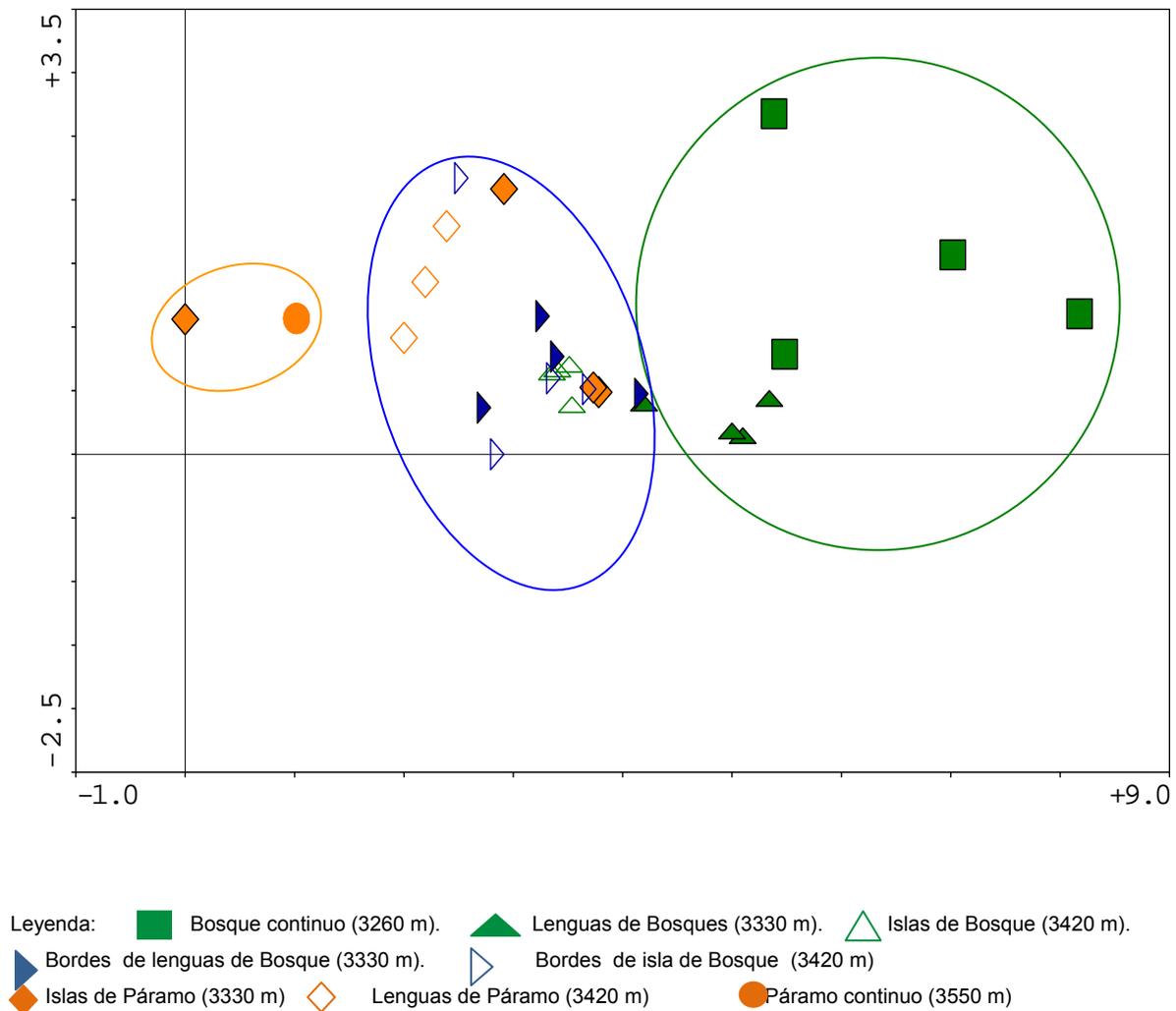


Figura 14: Diagrama de ordenación de las 32 parcelas (ACL) a partir de los valores de densidad de leñosas por especie (ind/m²) a lo largo del gradiente altitudinal en estudio. Se presentan el 1er y 2do componente del análisis que absorben un 17.2 % y 7% de la varianza total. Símbolos verdes: bosques. Símbolos azules: bordes. Símbolos naranja: páramos

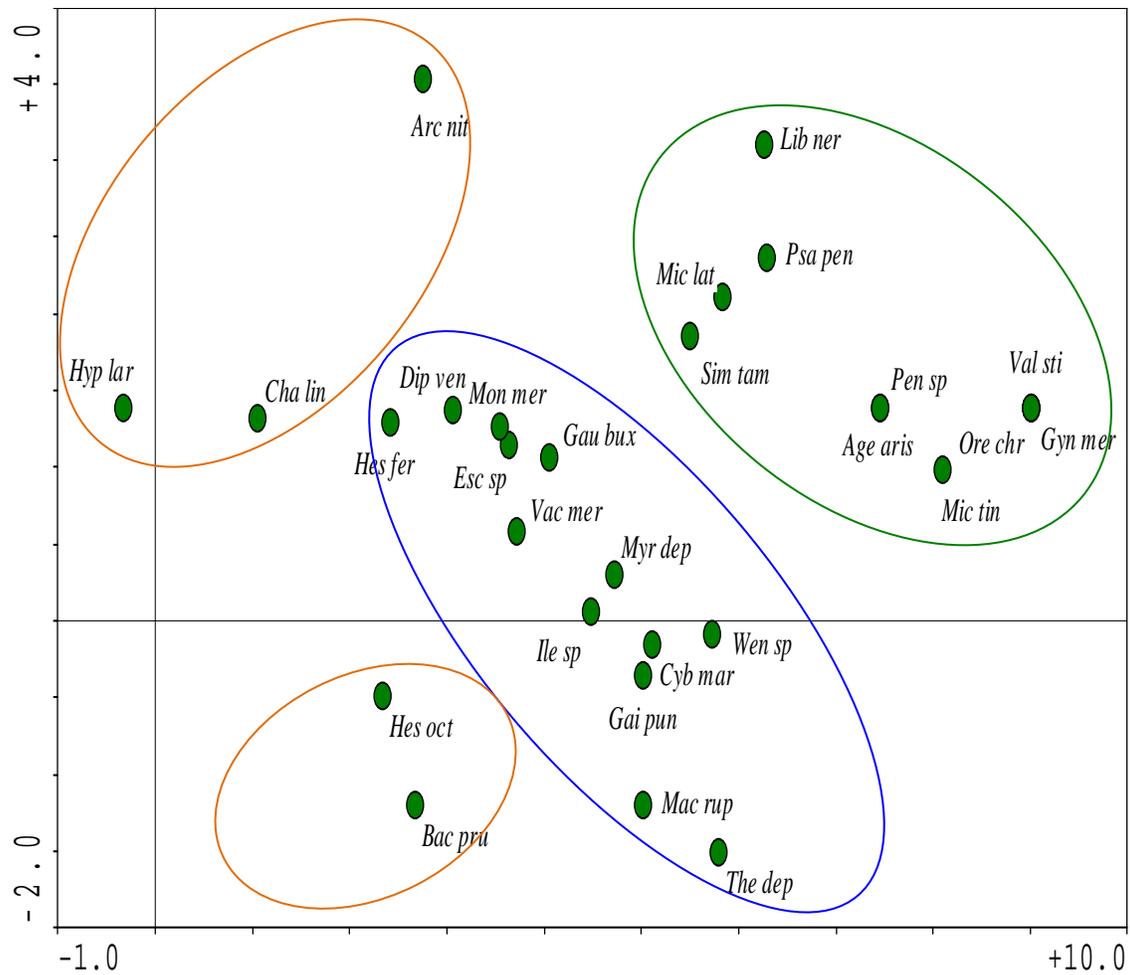
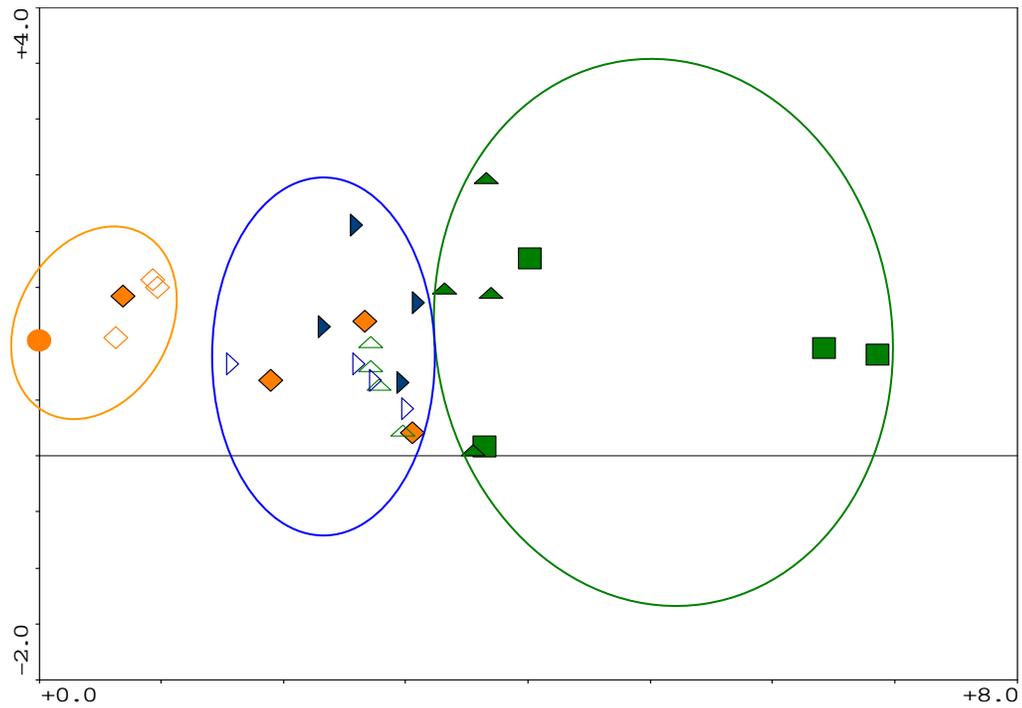


Figura 15: Diagrama de ordenación de las especies (ACL) para los valores de Densidad de Leñosas por especie (ind/m²) a lo largo del gradiente altitudinal en estudio. Se presentan el 1er y 2do componente del análisis que absorben un 17,2% y 7% de la varianza total. Especies de páramo (línea naranja), especies de transición bosque paramero- páramo (línea azul), especies de bosque paramero y selva nublada montana alta (línea verde).

En la Figura 16 se muestra la ordenación de las parcelas de muestreo haciendo uso de un ACL a lo largo de la transecta altitudinal en estudio, a partir de los valores de área basal de las especies leñosas. Se presenta el 1er y el 2do eje de ordenación. En este diagrama se observa que las parcelas se asocian con el primer eje de variación en función de la altitud: de contorno naranja y al extremo izquierdo de este eje un grupo formado por las parcelas de páramo a las altitudes de 3420 m y 3550 m, hacia el centro del eje un grupo (de contorno azul) que incluye las parcelas de bordes a ambas altitudes muestreadas, islas de bosques a 3420 m e islas de páramo a 3330 m, lo cual hace pensar que estas parcelas de páramo poseen una composición florística similar a las zonas de borde. Finalmente, se observa un grupo de contorno verde con las parcelas de bosque a 3260 m y 3330 m. Es importante destacar que las parcelas de páramo a mayores altitudes se encuentran mucho más agregadas según el segundo eje de ordenamiento si se compara con los bosques, lo cual nos indica la mayor variabilidad entre réplicas en cuanto a composición florística y área basal de los bosques en comparación con los páramos.

En la Figura 17 se presenta la ordenación de las especies utilizando un ACL partiendo de los datos de área basal de leñosas; en este caso es posible separar las especies sobre el primer eje de ordenamiento, asociándose a su vez las especies en cuatro grupos representados con contornos de colores: un grupo perteneciente a especies arbustivas propias del páramo o de borde que se caracterizan por troncos de poco diámetro y que ramifican a poca altura (de contorno naranja); dos grupos de especies que aparecen en la zona de contacto bosque paramero- páramo de contorno azul (separados en el segundo eje), y un cuarto grupo formado por especies propias del bosque paramero- selva nublada montana alta en contorno verde, caracterizadas por crecer en un solo tronco y ramificarse a una altura considerable.



Leyenda: ■ Bosque continuo (3260 m). ▲ Lenguas de Bosques (3330 m). △ Islas de Bosque (3420 m).
▶ Bordes de lenguas de Bosque (3330 m). ▷ Bordes de isla de Bosque (3420 m)
◆ Islas de Páramo (3330 m) ◇ Lenguas de Páramo (3420 m) ● Páramo continuo (3550 m)

Figura 16: Diagrama de ordenación de las 32 parcelas (ACL) a partir de los valores de Área Basal de leñosas por especie (cm^2/m^2) a lo largo del gradiente altitudinal en estudio. Se presentan el 1er y 2do componente del análisis que absorben un 20,6 % y 8,1 % de la varianza total. Símbolos verdes: bosques. Símbolos azules: bordes. Símbolos naranja: páramos

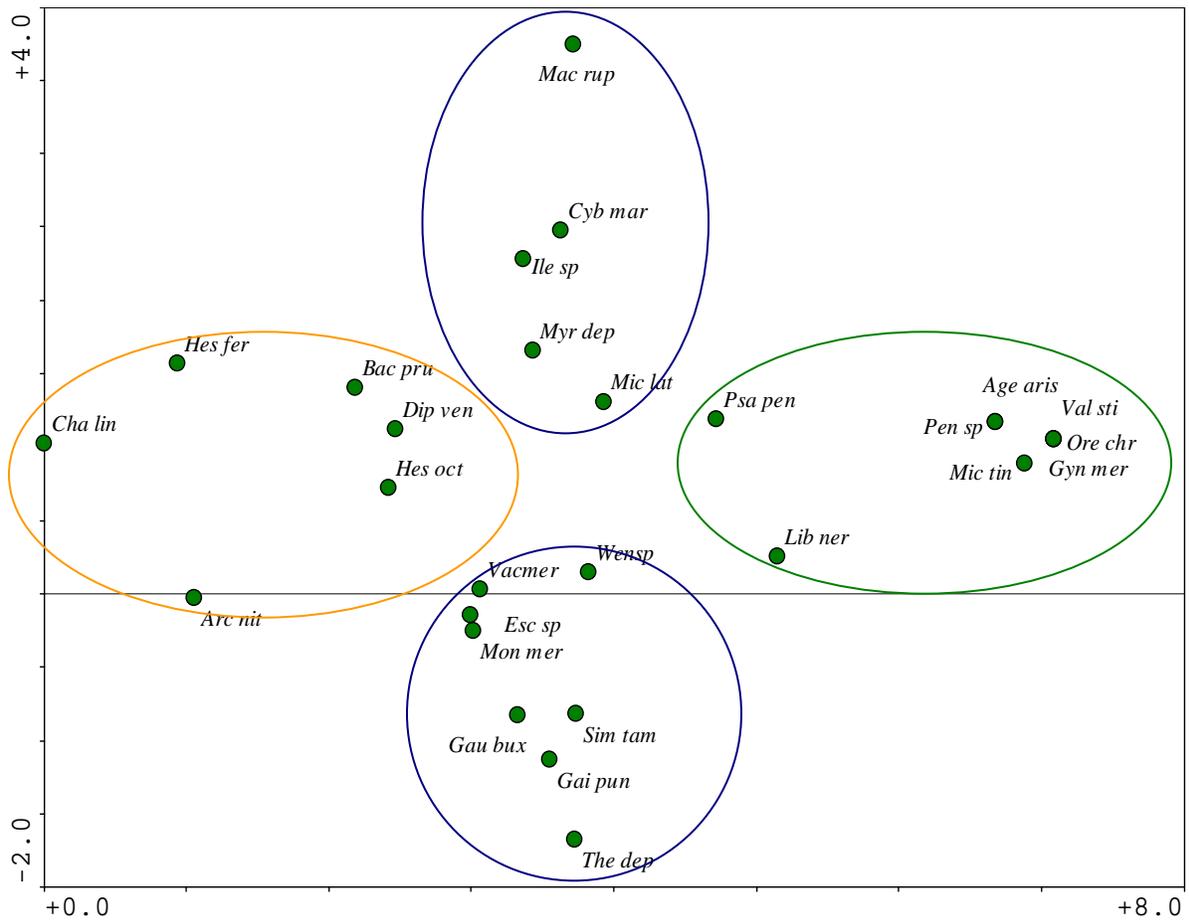


Figura 17: Diagrama de ordenación de las especies (ACL) a partir de los valores de Área Basal de leñosas por especie (cm^2/m^2) a lo largo del gradiente altitudinal en estudio. Se presentan el 1er y 2do componente del análisis que absorben un 20,6 % y 8,1 % de la varianza total. Las líneas de colores corresponden al agrupamiento de las especies según su ecosistema de origen (ver tabla de abreviaturas en Anexo 3)

4.2 Estrato Herbáceo

En el estrato herbáceo se registró un total de 68 especies de plantas vasculares distribuidas en 29 familias entre las cuales se destacan con las mayores abundancias Asteraceae (15%), Ericaceae (12%), Poaceae y Rosaceae (9% cada una), Cyperaceae (7%) Hypericaceae y Melastomataceae (4% cada una). El 40% restante se encuentra distribuido en una variedad de familias dentro de las que se encuentran: Apiaceae, Araliaceae, Begoniaceae, Caryophyllaceae, Elaeocarpaceae, Gentianaceae, Geraniaceae, entre otras (Ver Anexo 2). Es importante recordar que dentro de este estrato fueron muestreados individuos de algunas especies leñosas, que se encontraron en forma de juveniles o con tamaños menores a 1,50 metros (la altura máxima muestreada para este estrato)

En la Tabla 7 se muestran las especies que aparecieron en una sola de las situaciones muestreadas a lo largo de la transecta altitudinal (ver el listado total de las especies en el Anexo 2). Se observa que las situaciones en las que ocurren con más frecuencia una alta cantidad de especies únicas son los bosques y los páramos. Los porcentajes de cobertura de cada una de ellas en general son bajos, lo que nos indica que son especies raras en cada una de las situaciones, excepto para algunas especies como *Nasella mexicana* (Hitchc.) R. W. Pohl (19%) que es una gramínea bastante abundante en el páramo matriz y otras especies de arbustos o árboles que fueron muestreadas dentro del estrato herbáceo como es el caso de *Libanothamnus neriifolius* (Sch. Bip.) Ernst, *Miconia latifolia* (D. Don) Naudin e *Hypericum juniperinum* Kunth. Por otro lado, existen muchas especies que se encuentran restringidas a una de las tres situaciones de muestreo, es decir que solo fueron muestreadas en bosques, bordes o páramos; esto se ve en la Tabla 8, donde se aprecia que los bosques y los páramos son las situaciones que albergan mayor cantidad de estas especies (20 y 14 especies respectivamente) mientras que en los bordes solo aparecieron 3 especies que fueron muestreadas solo en esta situación.

Altitud	Situación	Especies exclusivas	Cobertura (%)
3260 m	Bosque	<i>Begonia sp L.</i>	1
		Cyperaceae 1	4
		<i>Libanothamnus neriifolius</i> (Sch. Bip.) Ernst	12
		Phytolaccaceae 1	5
		<i>Stellaria sp L</i>	1
3330 m	Bosque	<i>Miconia latifolia</i> (D. Don) Naudin	15
		Orquidea 1	5
	Borde	<i>Hieracium sp L.</i>	1
		Orquidea 2	5
	Páramo	Cyperaceae 3	3
		<i>Halenia virides</i> (Griseb.) Gilg.	5
		<i>Hinterhubera sp Sch. Bip. ex Wedd.</i>	2
		<i>Hypericum juniperinum</i> Kunth.	14
		<i>Vaccinium floribundum</i> Kunth	3
3420 m	Bosque	<i>Cestrum sp L</i>	3
		Cyperaceae 1	3
		<i>Gentianella sp Moench.</i>	1
		<i>Gnaphalium sp L.</i>	3
		<i>Monnina meridensis</i> Planch. & Lind. ex Wedd	2
		<i>Peperomia sp Ruiz & Pav.</i>	5
		<i>Symplocos tamana</i> Steyerm	2
		<i>Vallea stipularis</i> L. f.	1
		<i>Valleriana pavoni</i>	1
	Borde	<i>Pentacalia sp Cass</i>	1
	Páramo	<i>Azorella crenata</i> (Ruiz&Pav.) Pers.	3
		<i>Carex humboldtiana</i> Steud	3
	3550 m	Páramo	<i>Carex amicta</i> Boott.
<i>Lachemilla hirta</i> (L.M. Perry) Rothm.			1
<i>Lobelia tenera</i> Kunth.			1
<i>Nasella mexicana</i> (Hitchc.) R. W. Pohl			19

Tabla 7: Porcentaje de Cobertura de especies únicas por situación de muestreo pertenecientes al estrato herbáceo.

Situación fisionómica	Especies	Situación fisionómica	Especie
Bosque	<i>Arenaria sp L.</i>	Páramo	<i>Azorella crenata</i>
	<i>Begonia sp L.</i>		<i>Carex amicta</i>
	<i>Cestrum sp L.</i>		<i>Carex humboldtiano</i>
	Cyperaceae 1		Cyperaceae 3
	Cyperaceae 2		<i>Espeletia schultzii</i>
	<i>Escalonia sp Mutis ex L.f.</i>		<i>Festuca sp</i>
	<i>Galium hipocarpium (L.) Endl</i>		<i>Geranium chamaensi</i>
	<i>Gentianella sp Moench.</i>		<i>Haelenia virides</i>
	<i>Libanothamnus neriifolius (Sch. Bip.) Ernst</i>		<i>Hinterubera sp</i>
	<i>Miconia latifolia (D. Don) Naudin</i>		<i>Hypericum laricifolium</i>
	<i>Miconia tinifolia Naudin</i>		<i>Lachemilla hirta</i>
	<i>Monnina meridensis Planch. & Lind. ex Wedd</i>		<i>Lobelia tenera</i>
	<i>Neurolepis sp (Meisn.)</i>		<i>Nasella mexicana</i>
	<i>Oreopanax chrysoleucus (Naud.) Triana</i>		<i>Vaccinium floribundum</i>
	Orchideaceae 1		<i>Vaccinium floribundum</i>
	<i>Peperomia sp Ruiz & Pav.</i>		
	Phytholaccaceae 1		
	<i>Psammisia penduliflora</i>		
	<i>Rubus coriaceus</i>		
	<i>Simplocos tamana</i>		
<i>Stellaria sp</i>			
<i>Themistoclesia dependens</i>			
<i>Vallea stipularis</i>			
<i>Valleriana pavoni</i>			
Borde	<i>Hieracium erectum</i>		
	Orchideaceae 2		
	<i>Pentacalia sp</i>		

Tabla 8: Listado de especies restringidas a cada situación de muestreo

4.2.1 Histogramas de Rango de Abundancia

Las Figuras 18-20 presentan los histogramas de rango de abundancia para las especies del estrato herbáceo en todas las situaciones de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal estudiado. La Figura 18 presenta los bosques a las diferentes altitudes muestreadas; en el caso del bosque a 3260 m existe una dominancia de tres especies de la familia Poaceae: *Chusquea spencei* Ernst, *Neurolepis* sp (Meisn.) y *Cortaderia hapalotricha* (Pilg.) Conert con valores de cobertura entre 10 y 35%; en los bosques a 3330 m, se mantiene *C. spencei* y *Neurolepis* sp como especies con porcentajes de Cobertura mayores a 10%, pero aparece la especie leñosa *Cybianthus marginatus* como el más abundante en este estrato; por su parte, en las islas de bosque a 3420 m se nota la dominancia de *Pernettya prostrata* (Cav.) DC. con valores de cobertura mayores a 20%, mientras que las que le siguen en abundancia, son especies con valores menores al 10% de cobertura como el arbusto *D.venezuelense* y algunas especies de la familia Poaceae como *C. hapalotricha* y *Calamagrostis* sp Adans. Estos histogramas nos permiten ver las grandes diferencias existentes en cuanto a composición florística de los bosques a diferentes altitudes. Además es notorio que la cantidad de especies raras (que se observan como una cola al final de cada diagrama) aumenta con la altitud; observamos por ejemplo, que en las islas de bosque a 3420 m el estrato herbáceo tiene una alta riqueza de especies con valores de cobertura menores a 5%.

En la Figura 19 se muestran los bordes de lenguas o islas de bosques; en ellos se observa que para los bordes de 3330 m existen cuatro especies con valores de cobertura mayores al 10%, que son: *C. lindeniana*, *P. prostrata*, *Cortaderia hapalotricha* y *Calamagrostis* sp, siendo esta última la especie más abundante; y que continúa conservando su lugar en cuanto a dominancia en los bordes a 3420 m. A esta altitud aparecen otras especies como *D. venezuelense* y *C. hapalotricha* con valores de aproximadamente 10% de cobertura. Esto nos indica que, aunque la composición florística entre los bordes varía un poco con la altitud, la especie dominante se conserva. Esta es a su vez la que presenta la más alta dominancia para el estrato herbáceo de todos los páramos muestreados, como se observa en

la Figura 20, donde se nota claramente que *Calamagrostis sp* alcanza valores de cobertura de aproximadamente 60%, 45% y 35% para los páramos a las altitudes de 3330 m, 3420 m y 3550 m respectivamente (valores muy altos si se comparan con los obtenidos para las especies que le siguen en abundancia); las otras especies importantes son *D. venezuelense* para los páramos a 3330 m, *Geranium chamaense* Pittier a los 3420 m y en los páramos a 3550 m *C. lindeniana*, *Hypericum laricifolium* Juss y *Espeletia schultzii* Wedd. especies características de vegetación paramera abierta. Es importante acotar que en el caso de los páramos a 3330 m, que se encontraban en situaciones de islas dentro de una matriz de bosque, se encuentran especies del estrato herbáceo muy diferentes a las encontradas para los páramos a 3550 m, donde este ecosistema se encuentra como matriz. Por otro lado es importante hacer notar la relación entre las comunidades de bordes y de páramos.

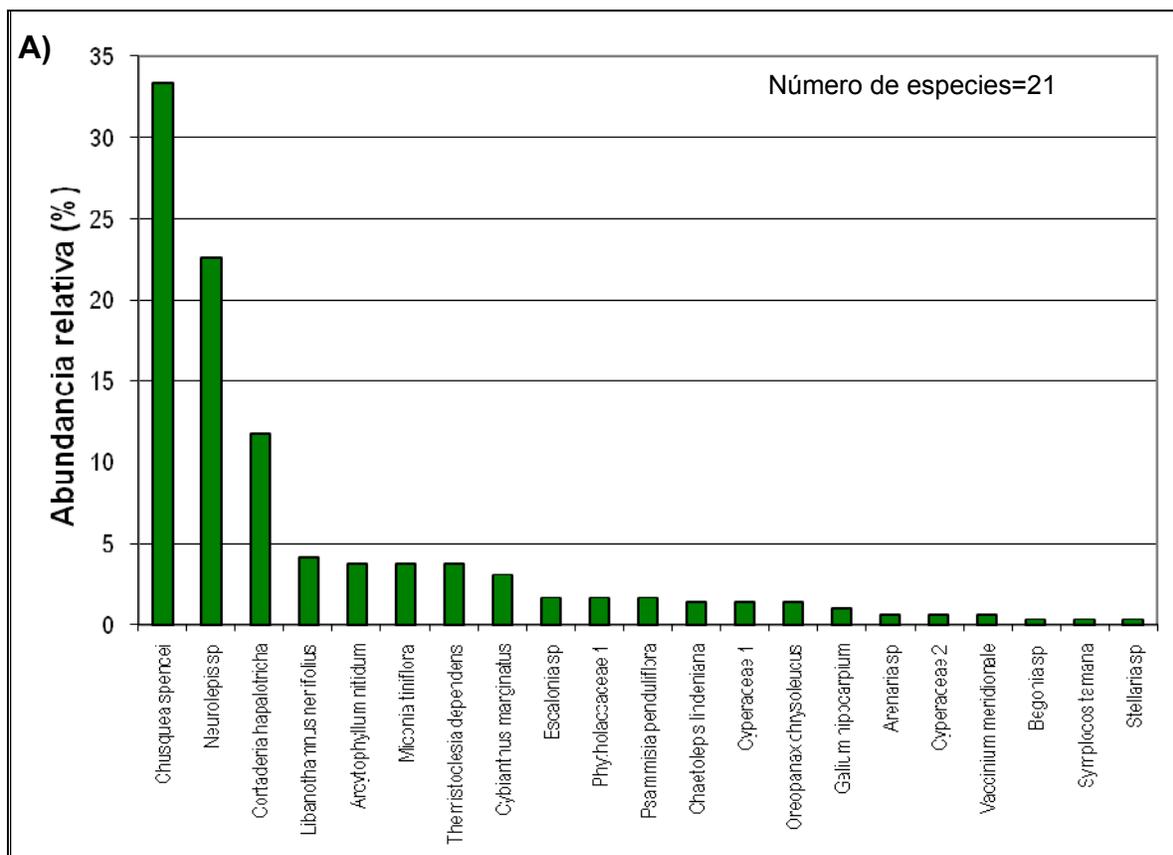


Figura 18 A : Histograma de Rango de Abundancia para las especies del estrato herbáceo de los Bosques:

A) Bosque a 3260 m

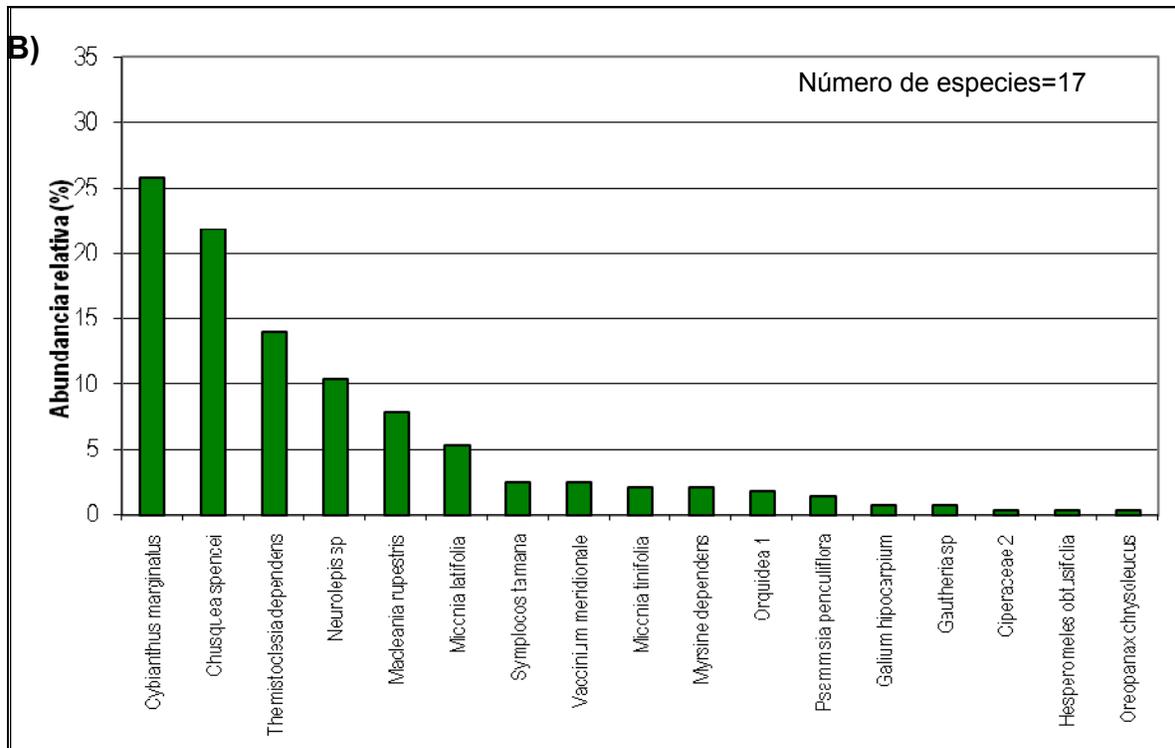


Figura 18 B :Histograma de Rango de Abundancia para las especies del estrato herbáceo de los Bosques B) Bosque a 3330 m,

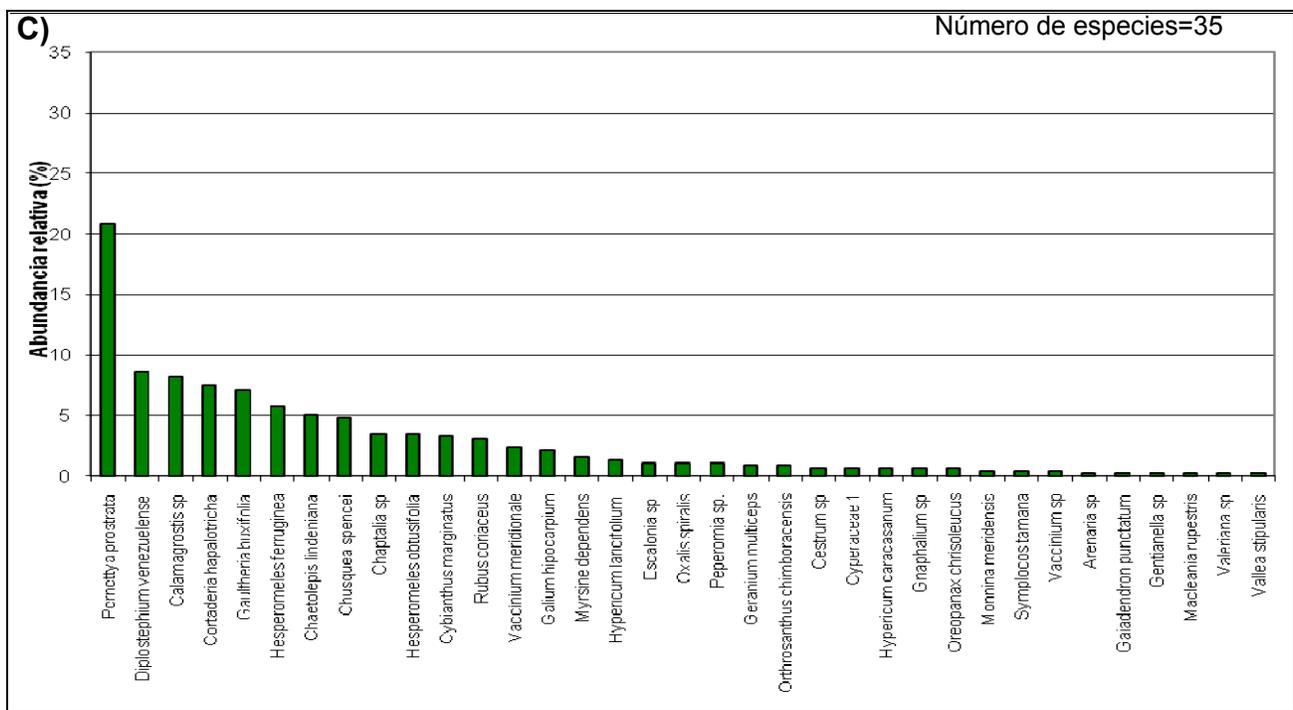


Figura 18 C :Histograma de Rango de Abundancia para las especies del estrato herbáceo de los Bosques C) Bosque a 3420 m

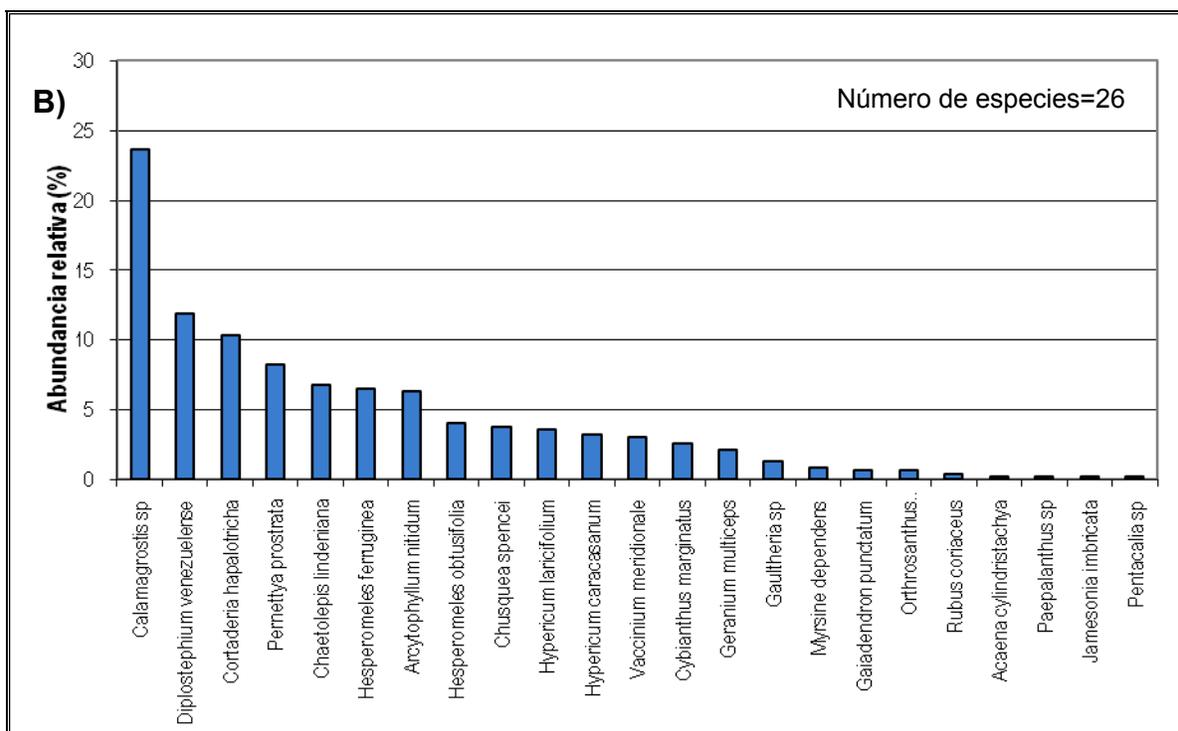
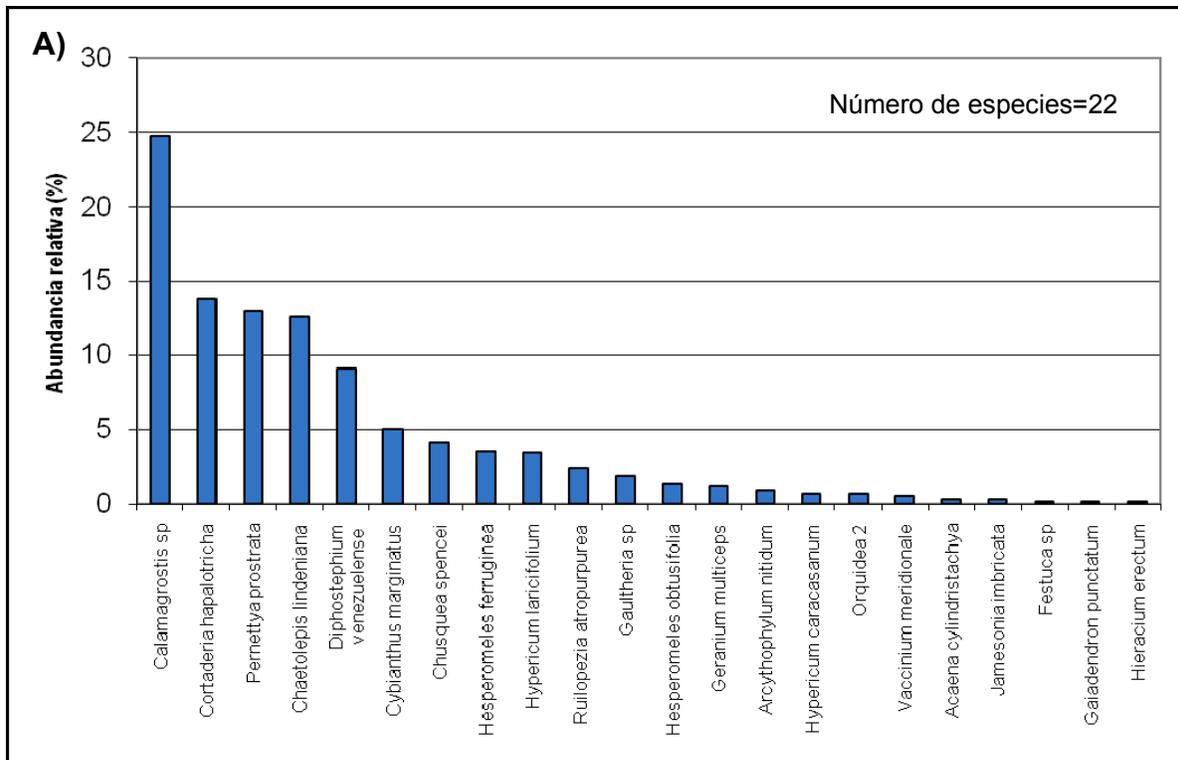


Figura 19: Histogramas de rango de abundancia para las especies del estrato herbáceo en los Bordes de bosque paramero:
 A) Bordes a 3330 m, B) Bordes a 3420 m

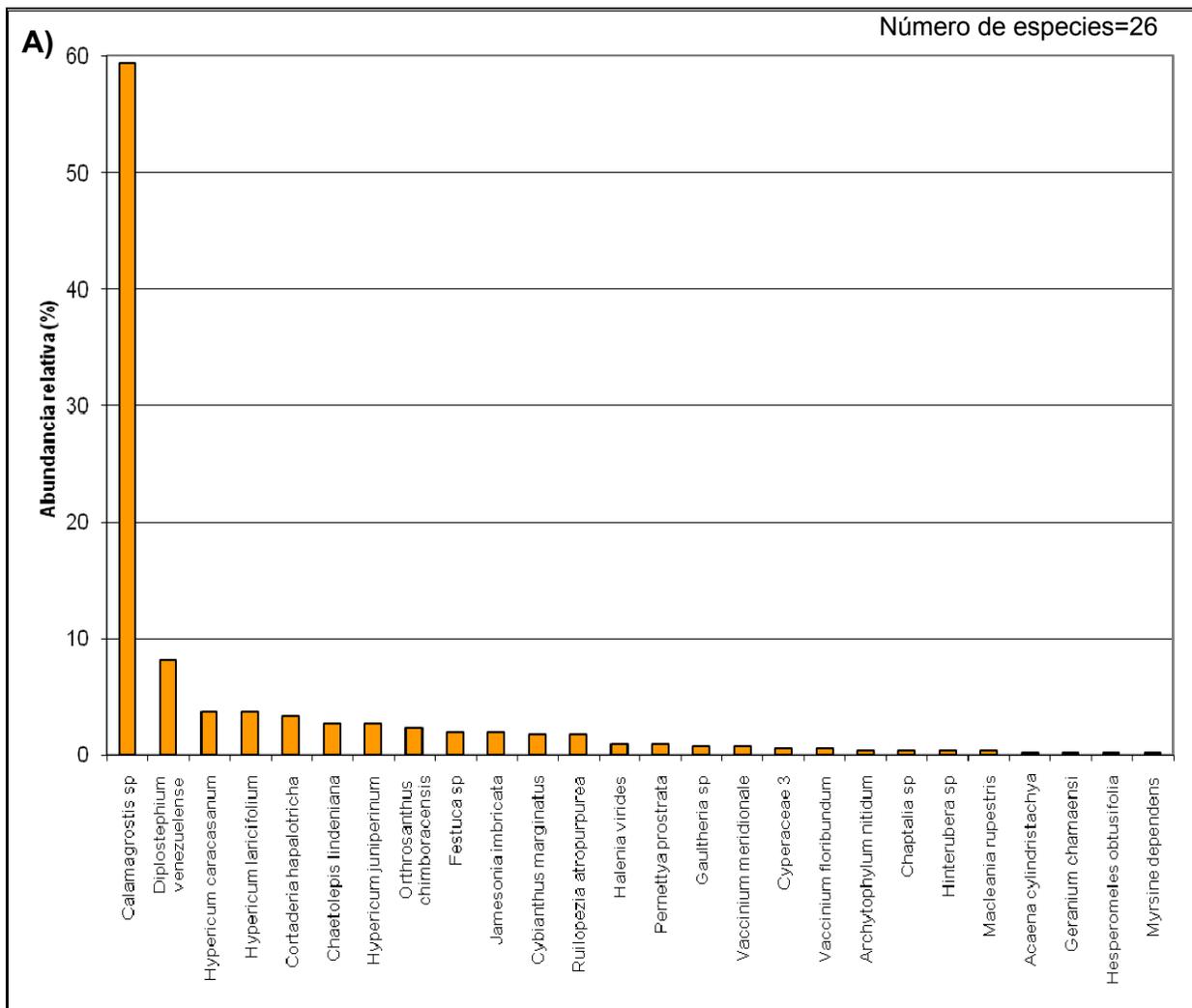


Figura 20 A: Histograma de Rangos de Abundancia par a las especies del estrato herbáceo en los Páramos: A) Páramos a 3330 m

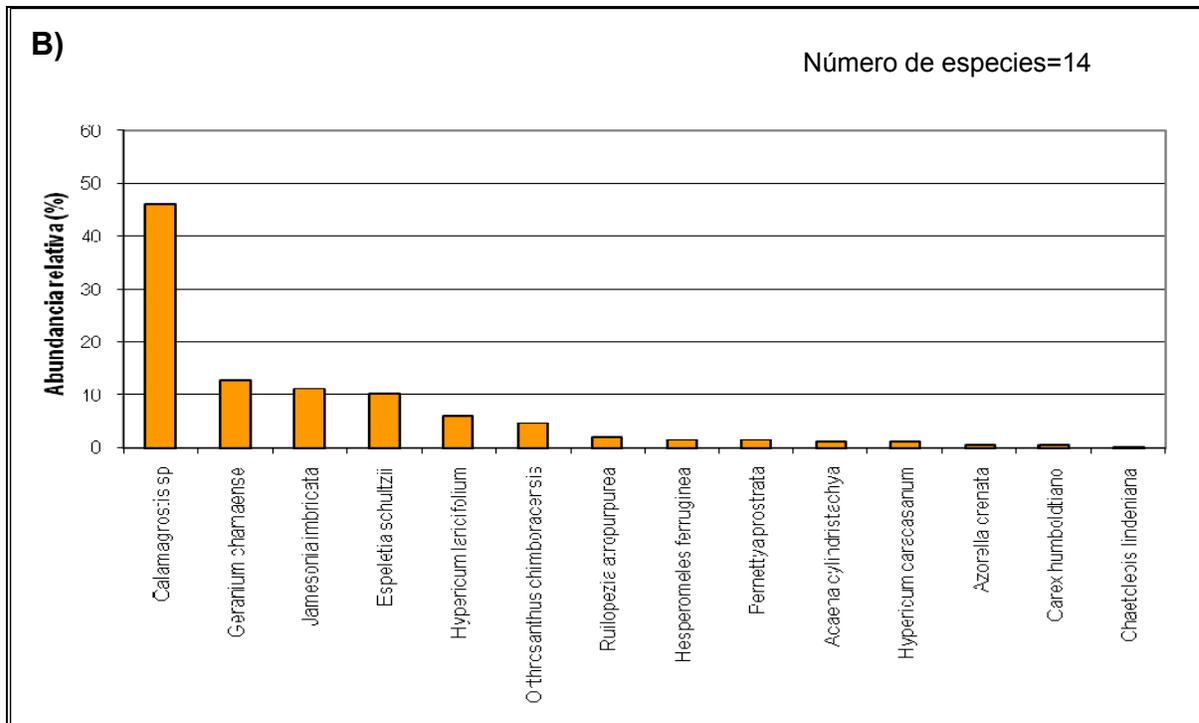


Figura 20 B: Histograma de Rangos de Abundancia par a las especies del estrato herbáceo en los Páramos a lo largo de la transecta altitudinal B) Páramos a 3420 m,

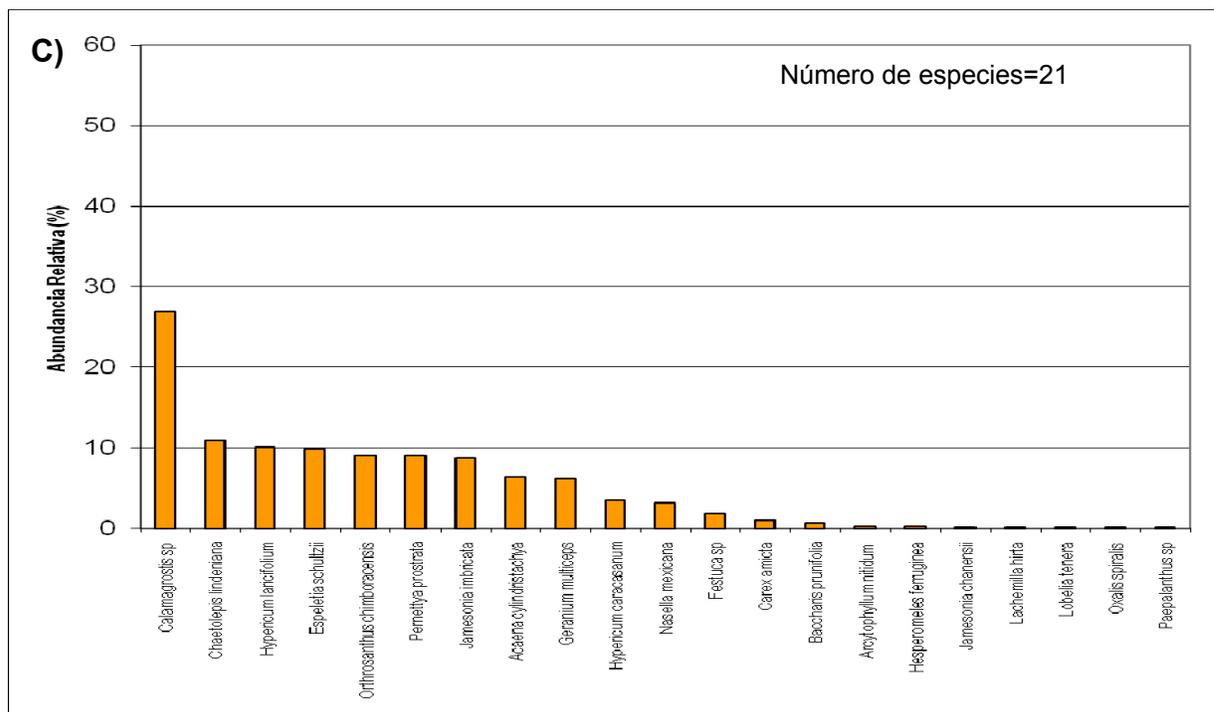


Figura 20 C: Histograma de Rangos de Abundancia par a las especies del estrato herbáceo en los Páramos a lo largo de la transecta altitudinal: C) Páramos a 3550 m.

4.2.2 Riqueza y Diversidad

La Tabla 9 muestra los valores de número de especies por parcela y del índice de diversidad de Shannon para las especies del estrato herbáceo a lo largo del gradiente altitudinal en estudio, en los cuales se ve un aumento tanto de la diversidad como del número de especies con la altitud. Además se muestra que la diversidad del páramo a 3550 m es estadísticamente diferente de las 3 altitudes restantes. Igualmente se realizó un ANDEVA de una Vía para comparar los valores de número de especies por parcela, encontrándose que existen diferencias significativas ($H_{32,31}=8.880$ $p=0.031$), aunque la prueba Post-Hoc (Método de Dunn) no detecta diferencias significativas entre los tratamientos.

En la Tabla 10 se presentan los valores de riqueza de especies, número de especies por parcela y el índice de Shannon para todas las situaciones muestreadas en la transecta altitudinal. Aquí observamos para los datos de riqueza valores relativamente similares en todo el gradiente. Para los valores de número de especies por parcela se realizó una ANDEVA de dos vías para las tres situaciones muestreadas en las altitudes intermedias, en donde se obtuvo que: 1.- Existe una interacción estadísticamente significativa entre los factores altitud y situación de muestreo ($F=5,444$ $p=0,014$), 2.- Entre las mismas situaciones a diferentes altitudes existen diferencias significativas solo para los bosques ($F=4.083$ $p=0,058$) 3.- No existen diferencias significativas en las tres situaciones a los 3330 m 4.- A los 3420 m sólo existen diferencias estadísticas entre bosque y páramo ($q=3.889$ $p=0.034$). Por su parte, los valores obtenidos en el índice de Shannon, tienden a ser mayores con el aumento de la altitud, dándose el mayor índice de diversidad en el páramo matriz, mientras que el menor valor se obtuvo en los bosques a 3330 m. El ANDEVA de dos vías arrojó que no existen diferencias significativas entre las mismas situaciones para las altitudes 3330 y 3420 m ($F=4.020$ $p=0.036$) y que los bosques y los páramos a una misma altitud (3330 ó 3420 m) son diferentes estadísticamente hablando ($F=4.312$ $p=0.052$).

ALTITUD (m)	Riqueza por parcela*	Índice de Shannon
3260	8± 2,36	0.62± 0.20 ^a
3330	10±4.82	0.81±0.40 ^a
3420	12.5±5.07	1.04±0.25 ^a
3550	14.5±1.71	1.27±0.11 ^b

*Mediana de número de especies por replicas en cada altitud

Índice de Shannon: ($F_{32,31}=4.344$ $p=0.012$) Las letras iguales indican diferencias no significativas (Test de Tukey)

Tabla 9: Índice de diversidad Shannon y Número de especies por parcela para las comunidades del estrato herbáceo a lo largo de la transecta altitudinal.

Altitud	Situación	Riqueza Total	Riqueza por parcela*	Índice de Shannon
3260 m	Bosque	21	8 ± 2,36	0.62± 0.20
3330 m	Bosque	17	6,5± 1,89	0.56± 0.13
	Borde	22	13,5± 2,5	1.18±0.28
	Páramo	26	10 ± 6,98	0.69±0.46
3420 m	Bosque	35	17,5± 6,24	1.15±0.36
	Borde	26	13,5± 2,75	1.12±0.14
	Páramo	14	11± 1,73	0.86±0.10
3550 m	Páramo	21	14,5 ± 1,71	1.27±0.11

*Mediana del número de especies por replica para cada situación

Tabla 10: Riqueza de Especies, Número de especies por parcela e Índice de diversidad de Shannon del estrato herbáceo para las situaciones de muestreo en las diferentes unidades a lo largo de la transecta altitudinal.

4.2.3 Análisis multivariados

La Figura 21 presenta la ordenación de las parcelas muestreadas utilizando un análisis de correspondencia linealizado (ACL) realizado a partir del porcentaje de cobertura de las especies del estrato herbáceo a lo largo del gradiente altitudinal.

Se presentan el 1er y el 2do eje de ordenación. En este diagrama se puede observar la ordenación de las parcelas sobre el primer eje de ordenación en función de la altitud, ubicándose dos grupos formados por las parcelas de bosques a 3260 m y 3330 m (de contorno verde) a la izquierda del eje, en el centro el tercer grupo con una mezcla de los bordes de las altitudes intermedias con las islas de bosques a 3420 m y hacia el extremo derecho del eje un cuarto grupo formado por las parcelas de páramo. Es interesante señalar el ordenamiento de las parcelas sobre el segundo eje de ordenación, haciéndose más agregado en las parcelas de páramo, lo cual parece indicar una menor variabilidad florística (disimilaridad) de estas parcelas en comparación con las de bosques a las menores altitudes.

La Figura 22 muestra la ordenación de las especies utilizando un ACL partiendo de los valores de porcentaje de cobertura. En este diagrama no es posible separar las especies en grupos, como para el caso de las parcelas; sin embargo se observa una ordenación de las especies sobre el primer eje en función de la altitud, ya que hacia el extremo izquierdo del primer eje de ordenación se ubican especies propias del bosque paramero, mientras que en el extremo derecho de este eje se encuentran especies propias del páramo.

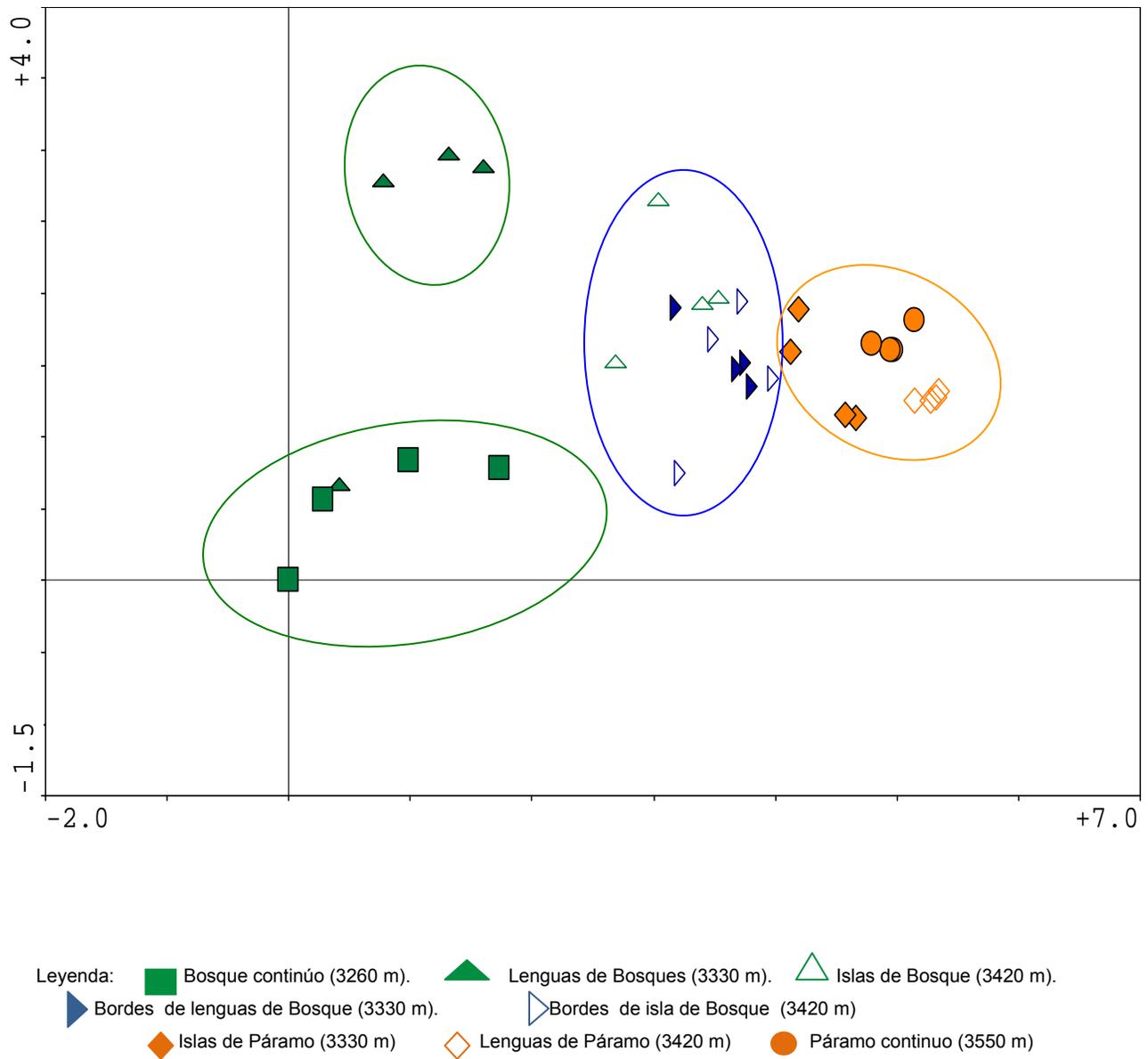


Figura 21: Diagrama de ordenación de las 32 parcelas (ACL) a partir de los valores de porcentaje de cobertura de las especies del estrato herbáceo a lo largo del gradiente altitudinal en estudio. Se presentan el 1er y 2do componente del análisis que absorben un 18.7% y 6.4% de la varianza total. Símbolos verdes: bosques. Símbolos azules: bordes. Símbolos naranja: páramos.

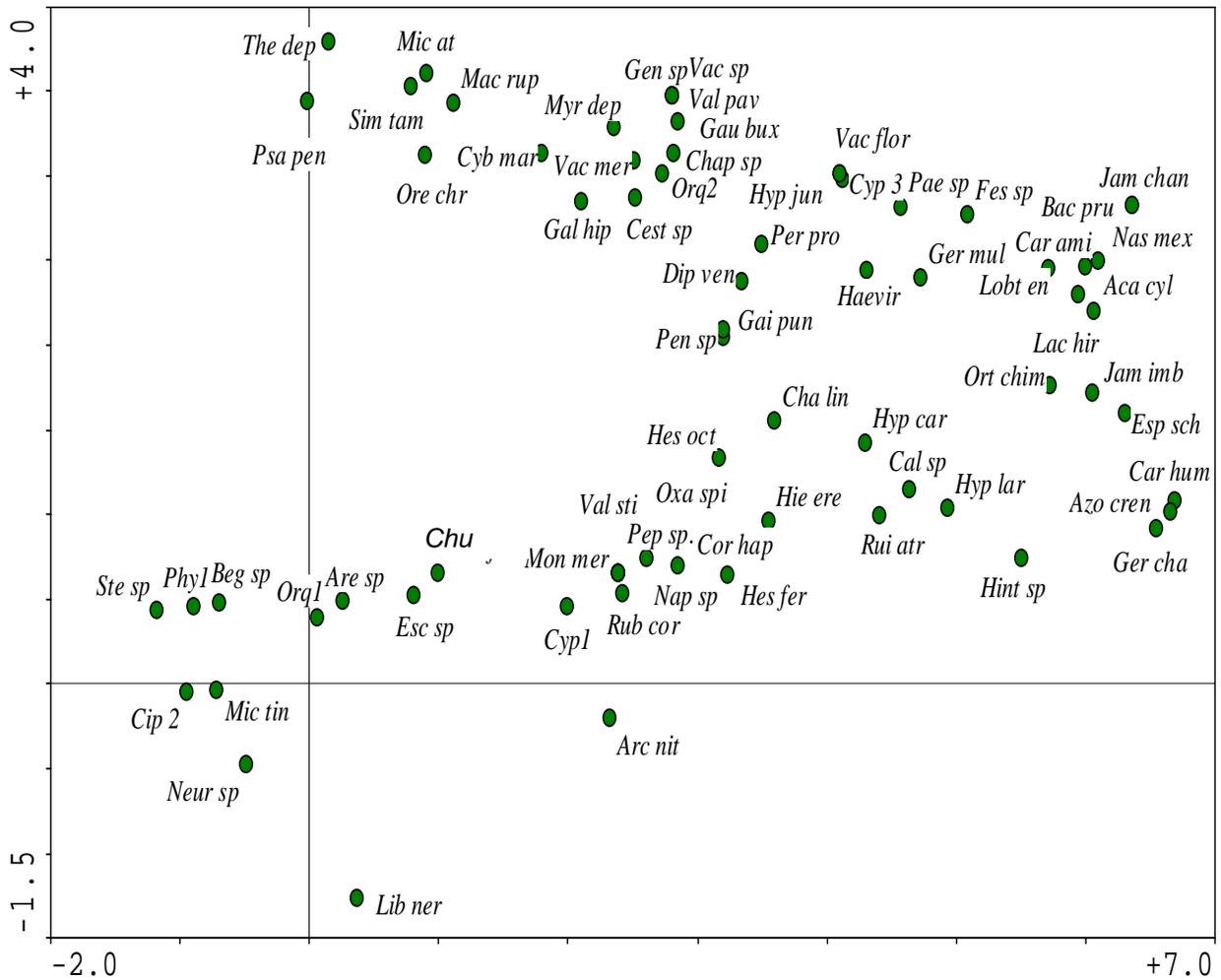


Figura 22: Diagrama de ordenación de las especies del estrato herbáceo (ACL) para los valores de porcentaje de cobertura a lo largo del gradiente altitudinal en estudio. Se presentan el 1er y 2do componente del análisis que absorben un 18,7% y 6,4% de la varianza total. (ver tabla de abreviaturas en Anexo 4)

5. DISCUSIÓN

El objetivo central de este estudio consistió en analizar la composición y estructura de la vegetación en la transición entre el bosque paramero y el páramo en el sector La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida. Aún cuando existen estudios previos en los Andes Tropicales sobre este tema (Bader 2007a, Keating 1999, Wille *et al* 2002), nuestro trabajo constituye un aporte novedoso en cuanto a la caracterización detallada de las comunidades vegetales de las áreas de bordes o ecotonos entre bosques y áreas abiertas de páramo a diferentes altitudes, así como en el análisis comparativo de la estructura de la vegetación entre el bosque continuo y las islas de bosque más allá de su límite superior. Así mismo, se analizan explícitamente las diferencias existentes entre las islas de páramo abierto dentro del bosque continuo, la zona de interdigitación bosque-páramo y las áreas de páramo abierto a mayores altitudes.

En este capítulo se discutirán los resultados más relevantes encontrados en este estudio, comenzando con un apartado acerca de la composición florística, riqueza y diversidad de especies encontradas en ambos estratos muestreados a lo largo del gradiente altitudinal. Seguidamente, se discuten nuestros resultados sobre la estructura de las comunidades muestreadas y los patrones de abundancia de las especies dominantes en el gradiente estudiado. Finalmente, se discuten las implicaciones de nuestros resultados en el estudio de la dinámica del límite de bosque continuo en el trópico y se presentan las recomendaciones y conclusiones del estudio.

5.1 Composición florística, riqueza y diversidad de especies

Se encontró que la composición florística del área estudiada posee una alta similaridad con las reportadas en otras zonas del límite superior de bosque continuo en los Andes Tropicales: familias de gran abundancia en nuestro estudio como Asteraceae, Ericaceae, Poaceae y Melastomataceae coinciden con las más

abundantes encontradas en otras zonas de límite de bosque continuo, como en la transición bosque y páramo en Ecuador (Keating, 1999). Así mismo, algunos de los géneros encontrados como *Myrsine*, *Diplostephium*, *Neurolepis*, *Gaiadendron* entre otros, han sido reportados en los límites de bosque continuo de varios países de los Andes del Norte (Ecuador, Bolivia, (Bader, 2007a). En este mismo orden de ideas, existe alta similaridad en cuanto a géneros con el límite de bosque en el norte de Perú, donde se encuentran géneros como *Ilex*, *Oreopanax*, *Baccharis*, *Diplostephium*, *Gynoxis*, *Weinmania*, *Gaultheria*, *Vaccinium*, *Miconia*, *Myrsine*, *Monnina*, *Hesperomeles* y *Symplocos* los cuales se encontraron igualmente en nuestra transecta altitudinal (Young y León, 2006).

Ahora bien, comparando con los listados de vegetación reportados por otros autores en nuestra área de estudio, de las 34 familias muestreadas, 30 fueron reportadas por Yáñez (1998) en una transecta altitudinal que incluye al gradiente analizado en este trabajo. Así mismo de los 58 géneros reportados en este estudio, 45 fueron reportados en la vegetación de los páramos de La Aguada, La Fría y Espejo por Berg y Suchi (2002).

Dentro de nuestros resultados se encontró una disminución de la diversidad y la riqueza de especies leñosas con el aumento de la altitud, tal y como se planteó en nuestra primera hipótesis, que indica que “la abundancia de las especies leñosas disminuye a lo largo de la transición bosque- páramo”. Esto confirma la idea de que el incremento de la altitud es un limitante importante para el establecimiento de leñosas, disminuyendo el número de especies de esta forma de vida que pueden establecerse por encima del límite continuo del bosque. La disminución de la diversidad de especies con la altitud es uno de los patrones mejor documentados a nivel mundial. Es bien conocida la correspondencia entre condiciones físicas y comunidades naturales que se encuentran a lo largo de gradientes (Huston 1994); en nuestro caso el gradiente más importante es el incremento de la altitud, por lo cual no sorprende que la diversidad de especies disminuya con un incremento altitudinal; este fenómeno está relacionado con muchas condiciones físicas, dentro de las que destacan la disminución de 6°C por

cada 1000 m de incremento en elevación (Huston, 1994) la cual ha sido reportada en la alta montaña tropical, con algunas pequeñas variaciones de acuerdo a condiciones locales (Sarmiento, 1986). Sin embargo, resulta interesante que el resultado contrario fue encontrado para las especies del estrato herbáceo, que comprenden gramíneas, arbustos pequeños, rosetas, cojines y hierbas no gramínoideas; estas se ven favorecidas tanto en riqueza como en diversidad con el aumento de la altitud, lo que sugiere que la altitud ejerce efectos diferentes sobre la riqueza y diversidad para diferentes formas de vida y/o estrategias adaptativas, que ocupan nichos diferentes dentro de la estratificación vertical de la vegetación. También es posible que la sombra que produce el bosque ejerza un efecto negativo sobre el establecimiento de plantas típicas de páramo en estas áreas y que esta sea la razón del aumento de especies herbáceas con el gradiente de altitud. Por otro lado, otros estudios sobre los cambios en la estructura de la vegetación en gradientes altitudinales en el páramo andino muestran variaciones en la riqueza de especies en el páramo: Alvizu (2004) encontró una disminución abrupta en el número de especies y en otros parámetros relacionados con la diversidad en un gradiente altitudinal en la transición entre el páramo andino y altiandino. Por su parte Márquez *et al* (2004) estudiaron la distribución de gramíneas en el páramo en un gradiente entre los 2500 y 4200 m; dentro de sus resultados destaca un cambio en la composición de las especies con el aumento de la altitud, encontrando que las especies que crecen a mayores altitudes son de origen templado, mientras que las de menor altitud son de origen tropical y subtropical, por lo que se asume que existen diferentes procesos, tanto bióticos como abióticos que determinan la distribución de las especies (Márquez *et al*, 2004)

5.2 Estructura de las comunidades y patrones de abundancia de las especies

En cuanto a la abundancia de las especies encontradas, se observan diferencias claras en la identidad de la especie con mayor abundancia para cada bosque (Figura 5). Sin embargo, notamos que los bosques a 3260 m y a 3330 m son

bastante similares florísticamente, mientras que las islas de bosque a 3420 m difieren mucho de las otras dos comunidades de bosque muestreadas; con esto se comprueba otra de las hipótesis planteada en este trabajo, porque se encontró una composición florística de especies típicas de bosque paramero y algunas de selva nublada montana alta en los bosques de menor altitud muestreados, mientras que en las islas de bosque ubicadas a mayor altitud aparecen algunos elementos florísticos propios de páramos andino. Las islas de bosque a su vez presentan grandes similitudes con la composición de especies de los bordes de islas y lenguas de bosque, al punto que comparten a *D.venezuelense* como especie más abundante. Esto sugiere que las islas de bosque, más que relictos de un bosque de distribución más amplia en el pasado, podrían constituir focos de avance del bosque sobre el páramo abierto, en donde se establecen especies de leñosas pioneras en colonizar zonas de páramo, funcionando a su vez como zonas de dispersión de dichas especies hacia páramos de mayor altitud. También cabe la posibilidad de que estas islas de bosque se desarrollen en zonas de páramo con características particulares de suelo, geomorfología e hidrología.

Por otro lado, es necesario aclarar que las islas de bosque muestreadas constituyen una comunidad completamente diferente a los bosques altoandinos, estos últimos son bosques totalmente aislados fitosociológica y biogeográficamente hablando, que se encuentran sobre áreas de intenso modelado glacial sobre los 3500 m en el páramo altoandino y tiene que son dominados por la especie *Polylepis sericea* (Monasterio y Molinillo, 2003). En el caso de las islas de bosque muestradas en este estudio, su composición florística es muy similar a las zonas de borde del bosque continuo. Esto, aunado a la pequeña extensión que ocupan, sugiere que estas islas podrían estar experimentando en toda su extensión condiciones ambientales de borde.

La caracterización de estas zonas de borde permitió analizar su comportamiento como comunidades diferentes de las de bosque y las de páramo, es decir que funcionan como zonas de transición en una misma altitud desde un ecosistema

cerrado a un ecosistema abierto. De esta manera, se acepta parcialmente la hipótesis de trabajo que dice que “en zonas de transición a una misma altitud entre los parches de bosque ubicados dentro de la matriz de páramo abierto o viceversa existen especies propias de la zona de borde o ecotono”. Aunque no se encontraron especies arbóreas exclusivas de borde, si es posible ver que *D. venezuelense* es una especie que alcanza sus máximas abundancias en estas zonas y que es capaz de establecerse en páramo a menores altitudes (con abundancias más bajas). Una posibilidad es que esta especie muestre mayor capacidad de tolerar diferentes niveles de radiación, que otras especies restringidas a los bosques cerrados. El efecto de la radiación sobre el establecimiento en páramo abierto fue estudiado por Bader (2007b) en el norte de Ecuador, mediante transplantes de plántulas de especies arbóreas y arbustivas del bosque en páramo abierto en condiciones naturales y con sombra. Dentro de sus resultados encuentra que la mayoría de las plántulas sobrevivientes crecieron en ambientes con sombra artificial, mientras que las especies que se establecen naturalmente en el páramo tienen adaptaciones de protección al efecto directo del exceso de radiación (Bader *et al* 2007b). Dentro de éstas incluye al género *Diplostephium* (que presenta una alta pubescencia en las hojas), que es precisamente el género que hemos encontrado con mayor abundancia en bordes y en páramos a menores altitudes. Esto sugiere como hipótesis el que la radiación juegue un rol importante en el establecimiento de especies leñosas en páramo abierto. Vale la pena resaltar que en el contexto del proyecto LEAF, otro estudio está actualmente analizando el efecto de la radiación sobre el funcionamiento fotosintético y la supervivencia de *D. venezuelense* en la misma área de trabajo.

En el caso de las especies leñosas encontradas en los páramos, la Figura 7 demuestra que éstas disminuyen en número a medida que aumenta la altitud, hasta encontrar una sola especie leñosa en los páramos a 3550 m (el arbusto paramero *C. lindeniana*). Este resultado permite aceptar otra de las hipótesis de trabajo la cual plantea que en zonas de páramo ubicadas a menor altitud existe una mayor abundancia de especies de especies leñosas que en zonas de páramo

a mayores altitudes. Estos resultados coinciden en parte, con los obtenidos por Keating (1999) en el páramo de Cajanuma en Ecuador, donde se encontró que la composición de especies leñosas en páramo a 3380 m difiere mucho de la encontrada en el arbustal a 3280 m y que el número de especies leñosas disminuye radicalmente con el aumento de la altitud (Keating 1999). Así mismo, en el norte de Ecuador Wille *et al* 2002 encuentra que la composición de especies leñosas en páramo a 4000 mts es diferente a la de subpáramo y en bosques entre los 3500 m y los 3900 m. Además de estos estudios, Bader *et al* (2007b) indican que el número de individuos de especies leñosas típicas del bosque que se establecen en páramo disminuye radicalmente con el aumento de la distancia desde el borde del bosque.

En cuanto a las especies en el estrato herbáceo en la transecta altitudinal estudiada, específicamente de las islas de bosque, vemos en la Figura 18, que en éstas se mezclan las especies de mayor abundancia en páramos con especies que sólo se encontraron en los bosques. Este resultado podría ser indicativo de la plasticidad de las especies de páramo de colonizar en zonas de islas de bosque. Así mismo, se observa también en este estrato la influencia de la altitud en la distribución de muchas especies en las diferentes comunidades de bosque en el gradiente. Por otro lado, es muy posible, que si estas islas de bosque fueran más grandes, sería más difícil para las especies de páramo establecerse dentro de ellas.

El llamado “efecto de borde” ha sido muy usado en la literatura de restauración ecológica y básicamente consiste en la generación de microclimas variables y de condiciones edáficas dinámicas determinadas por la transición entre un bosque y una comunidad vegetal inducida adyacente (ecosistema abierto de remplazo). Además de cambios en condiciones ambientales como temperatura, vientos, radiación y humedad, estos bordes muestran generalmente una proliferación de vegetación secundaria (sobre todo especies generalistas), todo esto a causa de las alteraciones en las condiciones físicas del borde (Peña-Becerril *et al*, 2005).

Estas ideas pudieran ser extrapolables al caso del *treeline* en las zonas estudiadas en Ecuador, donde la intervención antrópica parece haber jugado un papel determinante en la dinámica del límite (Di Pasquale et al. 2008). Sin embargo, en la zona de La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, no existen evidencias claras de que el páramo de pajonal constituya una vegetación secundaria. Aún así, la presencia de especies propias de páramo tanto en los bordes como en las islas de bosque es evidente. Además, los bordes son bastantes similares en ambas altitudes de muestreo, y comparten *Calamagrostis sp.* como especie de mayor abundancia con los páramos. Es desde este punto de vista que podemos sugerir que estas pequeñas islas de bosque experimentan “un efecto de borde”.

Por otro lado, las zonas de borde muestreadas comparten especies con los bosques como *C. spencei*. Este dato es importante, ya que Young dice que algunas especies de bambú de sotobosque del género *Chusquea* son intolerantes a altos niveles de radiación (Young, 1991), lo cual podría dar indicios de condiciones de intermedias de radiación en los bordes, respecto a los páramos abiertos (donde no observamos la presencia de especies del género *Chusquea*).

En el caso de los páramos, como se comentó anteriormente, se encontró como especie de mayor abundancia a *Calamagrostis sp.* Sin embargo, también en este caso se observan diferencias en la estructura de abundancias a medida que ascendemos en altitud. Vemos en la Figura 20 como las islas de páramo ubicadas a menor altitud presentan mayor cantidad de especies leñosas en el estrato herbáceo; mientras que en los de mayor altitud aparecen especies típicas de páramo como la roseta *E. schultzei*, y los arbustos *H. laricifolium* y *C. lindeniana* se hacen más importantes. Estos resultados indican, por una parte, que las islas de páramo a menor altitud pudieran estar siendo colonizadas por especies leñosas que tienen la capacidad de establecerse en ecosistemas abiertos y que posiblemente es la altitud (más que la ausencia de cobertura del dosel) lo que está impidiendo la colonización de estas especies en zonas abiertas a mayor altitud. El

hecho de que *Calamagrostis sp* tenga su máxima cobertura en estas islas de páramo pudiera estar facilitando el establecimiento de especies leñosas en esta zona, aportando sombra y refugio a las plántulas de dichas especies. Este posible fenómeno de facilitación de la cobertura de gramíneas del páramo sobre el establecimiento de leñosas del bosque ha sido sugerido por Bader et al. (2007b) en Ecuador, en base a sus experimentos de supervivencia de plántulas en áreas denudadas vs. control. Por otro lado, Arzac (2008) en nuestra zona de estudio encuentra que la forma de vida árbol presenta mayores abundancias en las áreas de páramo a menor altitud en un gradiente altitudinal que va desde los 3200 m a los 3600 m, mientras que arbustos leptófilos (como *H. laricifolium*), presentan altos valores de cobertura hacia las mayores altitudes de este gradiente (Arzac, 2008).

Es interesante preguntarse el origen de estas islas de páramo, las cuales mas bien se encuentran conectadas en algunos casos con las lenguas de páramo que se interdigitan dentro del bosque. Con nuestros resultados no podemos responder esta interrogante. Sin embargo, es posible que: a) la formación de estas islas esté relacionada con cambios en la topografía o condiciones edáficas particulares que permitan la formación de un páramo en vez de un bosque; b) pudieran ser producto de intervención humana, aunque en el área de estudio no se observaron evidencias claras de uso reciente (con la excepción de pastoreo vacuno muy extensivo).

Los análisis multivariados, mostrados en las Figuras 14-17 y 21- 22 nos dan una visión integrada de estos cambios en la estructura de la comunidad en el gradiente, siendo la altitud el factor más claramente asociado al 1er eje de ordenación; los bosques de menor altitud (3260 y 3330 m), aunque presentan mayor variabilidad entre réplicas, son similares entre sí; las islas de bosque a mayor altitud se separan completamente de los bosques y se agrupan con los bordes y con las islas de páramo (en el caso de los análisis para el estrato

arboreo); finalmente, los páramos a mayores altitudes son muy similares entre si y presentan la menor variabilidad entre parcelas.

Ahora bien, ¿Cómo es el comportamiento de las especies dominantes en los diferentes ecosistemas y altitudes?, En la Figura 23 se reunió información concerniente a las especies con mayores abundancias del estrato arbóreo, para cada una de las situaciones muestreadas y su tendencia de aumento o disminución a lo largo del gradiente altitudinal. A continuación se hará un breve comentario sobre cada una de ellas:

- ✓ *L.neriifolius* es una especie que solo ocurrió en los bosques a menor altitud. Esto concuerda con el reporte de Yánez (1998) del genero *Libanothamnus* a los 3230 m en la misma área de estudio de nuestro trabajo.
- ✓ *P. penduliflora*, especie con mayor abundancia en los bosques a 3260 m disminuye su abundancia en el siguiente punto de la transecta y desaparece completamente en las islas de bosque. En este caso se reporta esta especie a mayor altitud que la encontrada por Yánez (1998) a 2870 m en el área de estudio.
- ✓ *C. marginatus* es una de las especies con comportamiento más interesante encontrado, ya que se presenta en las tres comunidades de bosque muestreados, y como la más abundante en los bosques a 3330 m, y además de esto se encuentra en las zonas de borde de bosque y en las islas de páramo a 3330 m. Gracias a esto, *C. marginatus* pudiera clasificarse como una especie de bosque con capacidad de establecimiento en páramos de bajas altitudes. Anteriormente esta especie se ha ubicado entre el límite superior de los bosques y el límite inferior de los páramos (Berg y Suchi 2002), lo cual concuerda con lo encontrado en este estudio.

- ✓ *D. venezuelense* presenta un comportamiento particular, ya que a diferencia de *C. marginatus* se muestreó solo en las comunidades de bosque a 3420 m. Sin embargo, se observó con valores altos de abundancia en los bordes de bosques y en los páramos a 3330 m y a 3420 m. Esta pudiera considerarse como una especie de zona de la transición bosque paramero-páramo con alta capacidad de establecimiento en el páramo abierto. Es importante comentar que Yánez (1998) reporto esta especie a 3600 m en nuestra área de estudio y la introduce dentro de la forma de vida “Arbustos xerofíticos y arbustos enanos” (Yánez, 1998), lo que confirma la habilidad de esta especie de colonizar áreas de páramo a mayores altitudes de las muestreadas. En Ecuador, se reporta al género *Diplostephium* como uno de los elementos más comunes de los bordes de bosque y que se establece naturalmente en el páramo, ya que tiene adaptaciones de protección al exceso de radiación (Bader *et al*, 2007b). Por otro lado Berg y Suchi (2002) la ubican dentro del bosque paramero o “chirivital”.

- ✓ *H. ferruginea*, fue encontrado con alta abundancia en las zonas de borde muestreadas y en bosques a 3420 m; alcanza su máxima abundancia en el páramo a 3420 m. Sin embargo, no fue hallado en los muestreos para este estrato en el páramo a 3550 m. Este arbusto ha sido reportado en la zona en estudio a los 3200 m dentro de la zona de transicional Páramo- Selva Nublada propuesta por Yánez (1998) y en comunidades de “chirivital” o bosque paramero (Berg & Suchi , 2002). Nuestros resultados indican que es una especie que se desarrolla perfectamente en páramos y que también coloniza islas de bosque a mayor altura.

- ✓ *C. lindeniana*, fue la única especie con individuos de diámetros mayores a 2 cm que se encontró en los páramos a 3550 m. Su abundancia disminuye hacia los páramos de menor altitud, y aparece en los bordes de 3420 m. Esta tendencia nos indica que es una especie típica de páramo abierto, tal como lo ubican Berg y Suchi (2002) entre las altitudes de 3400 m y 3900

m. Igualmente, Yáñez (1998) lo reporta para la vegetación de páramo a 3600 m dentro de la forma de vida “Arbustos xerofíticos y arbustos enanos”

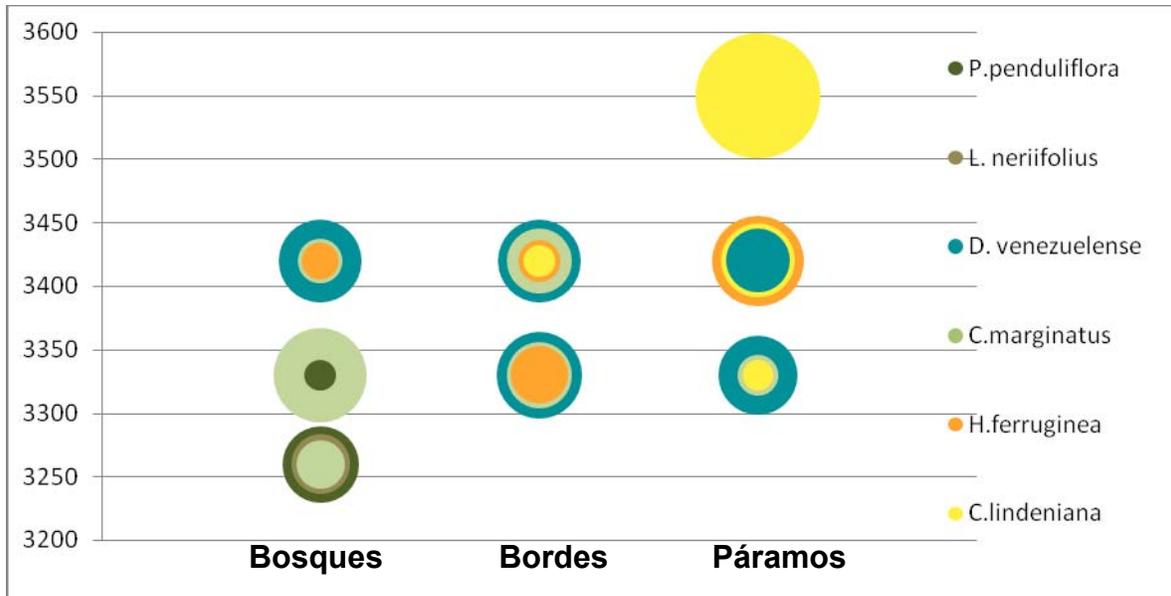


Figura 23: Distribución de las especies más abundantes del estrato arbóreo a lo largo de la transecta altitudinal estudiada, en las distintas situaciones fisionómicas muestreadas (el tamaño de la burbuja representa la abundancia de cada especie)

Es obvio que cada una de estas especies posee características morfológicas típicas, las cuales comparten con aquellas que se desarrollan en el mismo ecosistema; Por ejemplo, las especies dominantes a menor altitud y en bosques, como *P. penduliflora*, *L. neriifolius* y *C. marginatus* se desarrollan a partir de un solo tronco hasta alcanzar alturas de hasta 2 m o más, mientras las abundantes en altitudes intermedias son de carácter arbustivo, como *D. venezuelense* y *H. ferruginea* que se ramifican muy cerca del suelo y podrían clasificarse como arbustos nanofilos. Finalmente *C. lindeniana*, la de mayor abundancia en páramos de mayor altitud, se puede clasificar como un arbusto microfilo.

En la Figura 24 se muestra el esquema de distribución de las especies de mayor abundancia muestreadas en el estrato herbáceo en cada situación fisionómica muestreada. Se incluyen las especies *H. laricifolium* y *E. schultzii* que, aunque no fueron las más abundantes, son típicas del ecosistema páramo andino:

- ✓ *C. spencei*, es la especie dominante del estrato herbáceo en los bosques de menor altitud; sin embargo, es interesante como continúa apareciendo en todos los bosques, incluso en las islas de bosque a 3420 m, con menores abundancias. Igualmente se encuentra en las zonas de borde de bosque en las altitudes de 3330 m y 3420 m, pero desaparece por completo en los páramos. Estas tendencias indican que dicha especie es propia de sotobosque y requiere de un dosel cerrado para poder establecerse. Young en un trabajo en el norte de Perú, con una especie del género *Chusquea* encontró que no es tolerante al sol por lo que no se establece en zonas abiertas (Young, 1991). Comparando con estudios anteriores, esta especie esta reportada en el área de estudio por Yáñez (1998) a los 3230 m dentro de la “zona transicional Páramo- Selva Nublada”. Así mismo, Berg y Suchi (2002) reportan el género *Chusquea* para la zona de transición bosque-páramo.

- ✓ *Neurolepis sp* es la segunda especie en orden de abundancia encontrada para el bosque a 3260 m; sin embargo, presenta una alta abundancia en los bosques de menor altitud y desaparece por completo en el resto de las unidades fisionómicas muestreadas, indicando así que es una especie asociada a bosque paramero cerrado, tal como lo reporta Berg y Suchi (2002) para el área de estudio y Bader (2007), que lo reporta en zonas abruptas de transición entre bosque y páramo para los Andes del norte.

- ✓ *P. prostrata* presenta una distribución más amplia en el gradiente altitudinal muestreado, ya que se encuentra como la de mayor abundancia en las islas de bosque a 3420 m, en bordes de bosque y en los páramos, aumentando su abundancia en estos con el aumento de la altitud. Esta ericácea es considerada como una especie típica de páramo, tal como la clasifica Yáñez (1998) dentro de la forma de vida “arbustos xerofíticos y arbustos enanos” en nuestra área de estudio; sin embargo, estos resultados indican

que puede establecerse de manera exitosa en zonas con doseles más cerrados tales como las islas de bosque. Llama la atención su incapacidad de establecerse en bosques cerrados a menor altitud, en donde es probable que la competencia por luz no le permita desarrollarse.

- ✓ *Calamagrostis sp* es quizá la especie que define a los páramos muestreados como “páramos de pajonal”, ya que es la gramínea más común en la zona; vemos como tiene su mayor abundancia en las islas de páramo a 3330 m, y se conserva como la de mayor abundancia en todos los páramos y bordes. Igual que en el caso de *P.prostrata*, se encuentra en las islas de bosque a 3420 m. Este género fue reportado por Yáñez (1998) en dos zonas del sector La Aguada, en el páramo a 3600 m con la especie *C.effusa* y a los 3230 m con *C. pittieri*; Berg y Suchi (2002) lo ubican dentro del pajonal- rosetal de páramo que se distribuye desde los 3300 m y los 3900 m. En nuestro caso no fue posible diferenciar las especies de esta gramínea, ya que para el momento del muestreo la especie no se encontraba floración.
- ✓ *H. laricifolium* es un arbusto catalogado por Yáñez (1998) como “arbusto xerofíticos y arbusto enano” propio de la zona de páramo abierto. Sin embargo nuestros resultados lo ubican también en zonas de borde de bosques y en las islas de bosque a 3420 m, lo cual da indicios de la mezcla de elementos de bosques y páramos que se localizan en estas islas de bosque y al mismo tiempo del comportamiento de los bordes como zonas de transición entre bosques y páramo.
- ✓ Finalmente *E. schultzii*, una roseta caulescente, solo fue encontrada en los páramos de las altitudes mayores del gradiente altitudinal, indicando de esta manera que su distribución corresponde a zonas de páramo abierto, tal como la reporta Yáñez (1998). Arzac (2008) encontró para las rosetas

caulescentes porcentajes de mayor cobertura en las zonas de mayor altitud de un gradiente altotermico ubicado entre los 3200 m y 3600 m.

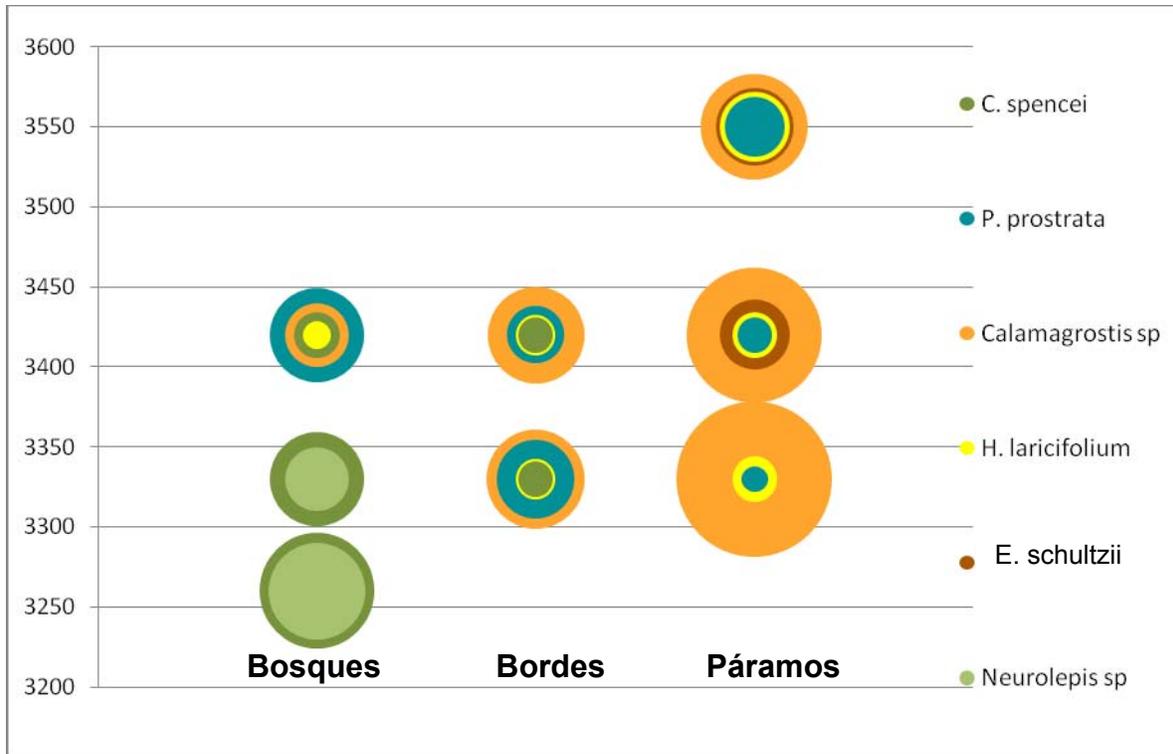


Figura 24: Distribución de las especies más abundantes del estrato herbáceo a lo largo de la transecta altitudinal estudiada, en las distintas situaciones fisiológicas muestreadas (el tamaño de la burbuja representa la abundancia de cada especie)

Llama la atención la ausencia de especies de hierbas típicas del sotobosque en todos los páramos muestreados, lo cual parece estar indicando que son las comunidades de especies leñosas las que tienen mayor potencial de colonización sobre el páramo abierto frente a posibles escenarios de cambio climático.

5.3. Implicaciones para el estudio de la dinámica de la vegetación en el límite bosque-páramo

El estudio y comprensión del límite latitudinal y altitudinal de crecimiento arbóreo ha sido uno de los problemas más estudiados en la ecología. Tal como se expresa en el primer capítulo de este trabajo, existe mucha información sobre la posición,

estructura y dinámica de estos límites en las zonas templadas, mientras que se conoce muy poco sobre estos temas para las zonas tropicales, y en particular para Venezuela. Por lo tanto, el estudio de los cambios en la estructura de la vegetación en las zonas de transición bosque-páramo es un primer paso fundamental para poder analizar los mecanismos o procesos ecológicos que influyen la existencia de este límite y su posible dinámica bajo escenarios de cambio climático.

El comportamiento de las especies más abundantes encontradas en este estudio puede tener una serie de implicaciones en la dinámica del límite de bosque continuo en el futuro. Con eventos producidos por cambios climáticos globales tales como el aumento de temperatura, especies leñosas con mayor plasticidad para establecerse en zonas abiertas de páramo serán capaces de invadir este ecosistema a mayores altitudes. De hecho, vemos que *D. venezuelense* y *C. marginatus* pudieran estar colonizando zonas de páramo a bajas altitudes. Si suponemos que no son capaces de colonizar páramos a mayor altitud, debido a limitantes térmicos, en el momento en que aumente la temperatura pudieran actuar como pioneras en el avance del bosque hacia páramos más altos. Además, estas especies pudieran funcionar como facilitadoras, ejerciendo un efecto positivo en el microclima de áreas de páramo abierto o haciendo sombra de manera que especies leñosas que requieren de un ecosistema cerrado o al menos de la presencia de una cobertura importante, puedan colonizar estas áreas, logrando así el avance del límite de bosque continuo (suponiendo que la hipótesis de que la radiación ejerce un fuerte papel sobre el establecimiento en zonas de páramo propuesta por Bader et al. 2007b sea acertada).

Es posible que además de la altitud, el factor “situación fisionómica” pueda estar afectando el establecimiento de especies arbóreas en zonas de páramo abierto. Dentro de nuestros análisis se realizaron ANOVAS de dos vías para contrastar altitud vs. situación de muestreo y lo que encontramos en el caso de densidad de individuos leñosos y de área basal de los individuos es que la altitud no aporta

diferencias significativas entre dos situaciones fisionómicas iguales a diferente altitud, mientras que a la misma altitud se observan diferencias significativas entre las diferentes situaciones fisionómicas, es decir entre bosque, borde y páramo. Esto puede argumentar una vez más que la presencia de sombra o del microclima favorable que se desarrolla en zonas con crecimiento de árboles podría estar influyendo en la colonización de estos en el páramo.

En cuanto a las formas de vida no leñosas que dominan en zonas de bosque (como hierbas y helechos), se sabe poco acerca de la importancia de las mismas en la dinámica del límite de bosque continuo. Los estudios disponibles se enfocan básicamente en las especies de leñosas. Sin embargo, es posible que la composición de especies herbáceas presentes en un lugar determine la posibilidad de establecimiento de especies leñosas, ya sea facilitando el crecimiento (como sugiere Bader et al. 2007b en el caso de las gramíneas en páramos de pajonal) o ejerciendo competencia sobre los juveniles de plantas leñosas. Por otro lado, es posible que algunas especies de sotobosque características de los bosques y bordes sean también capaces de colonizar áreas de páramo a mayor altitud bajo escenarios de cambio climático como el caso de los generos *Neurolepis* o *Chusquea* que son los más abundantes en el sotobosque a menor altitud.

En síntesis, la estrategia de analizar separadamente los bosques, bordes y páramos a diferentes altitudes, permite entender mejor los cambios en la estructura de la vegetación, ya que fue posible constatar que existen especies de transición entre bosques y páramos que son capaces de colonizar áreas de páramo abierto. Además, este tipo de estudios nos muestra que la caracterización de las islas de bosque a mayor altitud nos plantea preguntas sobre si son verdaderamente focos de avance del bosque hacia el páramo o si son más bien partes de vegetación azonal que se localizan en zonas de páramo con características geomorfológicas o edáficas particulares. El contestar estas

preguntas es clave para poder analizar la dinámica espacial del límite altitudinal tropical de los árboles.

5.4. Recomendaciones para el estudio de la estructura y dinámica del límite bosque-páramo

Dentro de las limitaciones de este estudio podemos mencionar la alta variabilidad entre las parcelas de bosque, lo que introduce error en nuestra determinación de la estructura de la comunidad en estos ambientes heterogéneos. Por esto se recomienda realizar un mayor número de parcelas réplicas, ya que no es posible aumentar el tamaño de las mismas, dadas las superficies que cubren las islas de bosque (que en general no pasan los cientos de metros cuadrados). Otra de las limitaciones de este estudio fue la falta de información edáfica y climática para interpretar nuestros resultados, los cuales han sido analizados únicamente en términos de estructura y composición florística de las comunidades. Sería muy interesante evaluar si existen cambios en aspectos como textura y tipo de suelo, y en cuanto a variables microclimáticas (temperatura, radiación, humedad relativa, etc) entre las diferentes situaciones de muestreo. Otras recomendaciones incluyen: 1) evaluar la generalidad de nuestros resultados contrastando en zonas de límite de bosque con otras exposiciones en el área de estudio. Observaciones realizadas en campo sugieren que la identidad de algunas de las especies dominantes, específicamente leñosas en páramo abierto y algunas rosetas caulescentes, pueda variar con la exposición de las parcelas de muestreo; 2) comparar estos resultados con otras zonas de contacto bosque páramo en condiciones diferentes (por ejemplo, en vertientes secas en donde el límite ocurre a menor altitud); 3) realizar estudios sobre las características adaptativas de las especies con patrones de distribución contrastantes para interpretar sus cambios de abundancia y patrones de establecimiento; 4) analizar los mecanismos de reproducción, dispersión y establecimiento de dichas especies.

Este trabajo plantea preguntas para futuras investigaciones sobre todo en el tema del origen e impacto de las islas de bosque como posibles focos de avance del límite de bosque; Así mismo, plantea preguntas sobre las implicaciones de los altos porcentajes de cobertura de las gramíneas sobre el establecimiento de especies leñosas en páramo abierto: ¿existe competencia o facilitación?. Desde este punto de vista, el análisis de las interacciones interespecíficas, posiblemente constituya un aporte significativo para interpretar muchos de los patrones de cambio en la estructura de la vegetación identificados en el presente trabajo.

5.5 Conclusiones

A continuación se presentan las conclusiones más resaltantes de este estudio

- ✓ La composición florística del área de estudio es similar en cuanto a familias y géneros a la reportada para otras áreas de límite de bosque continuo en el trópico, como en Ecuador, Bolivia y Perú.
- ✓ La diversidad, la riqueza, el diámetro y el área basal de las especies de estrato arbóreo disminuyó con el aumento de la altitud. Por su parte la diversidad y riqueza de especies del estrato herbáceo aumento con la altitud.
- ✓ La identidad de la especie más abundante de cada comunidad muestreada varía a lo largo del gradiente altitudinal y entre las diferentes situaciones fisionómicas muestreadas en una misma altitud.
- ✓ Las zonas de borde se comportan como comunidades diferentes de las de bosque y las de páramo, es decir que funcionan como zonas de transición en una misma altitud desde un ecosistema cerrado a un ecosistema abierto, en las cuales se presume existen condiciones microclimáticas y de luz favorables al establecimiento de especies leñosas pioneras en la colonización de áreas de páramo abierto.

- ✓ Las islas de bosque a 3420 m son diferentes de los bosques de las altitudes más bajas del gradiente estudiado en cuanto a composición florística y abundancia de las especies dominantes. Su alta similaridad con las zonas de borde de bosque sugiere que estas islas pueden estar presentando un efecto de borde marcado, debido a su tamaño relativamente pequeño (en el orden de los cientos de metros cuadrados).
- ✓ Los páramos muestreados a menor altitud presentan un componente de leñosas más representativo que los muestreados a mayores altitudes, donde dominan arbustos parameros y especies propias de dicho ecosistema. Estas leñosas que se establecen en islas de páramo a baja altitud presentan su mayor abundancia en bordes o en lenguas de bosque.
- ✓ Se encontraron dos especies leñosas: *Diplosteghium venezuelense* y *Cybianthus marginatus* que son capaces de establecerse en los límites inferiores del páramo abierto. Estas especies pudieran actuar como pioneras y tener un efecto importante en el avance del bosque sobre el páramo en escenarios de cambio climático.

6. BIBLIOGRAFÍA

Alverson, K., Kull, C., Moore, G.W.K. y Ginot P. 2005. A dynamical perspective on high altitude paleoclimate proxy timeseries. En: Huber, U., Bugmann, H. y Reasoner, M. (eds). *Global Change and Mountain Regions, an overview of current knowledge*. Springer. Pag 11-20.

Alvizu, P. 2004. Complejidad y respuesta funcional de la vegetación de páramo a lo largo de gradientes altitudinales. Trabajo para optar al grado de Doctor en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

Andressen, R. y Ponte, R. 1973. Estudio integral de las cuencas de los ríos Chama y Capazón: Climatología e Hidrología. Universidad de los Andes. Érida, Venezuela.

Arzac, A. 2008. Distribución especial de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico en Los Andes Tropicales. Trabajo especial de Grado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

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

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

Berg, A & Suchi, S. 2002. La vegetación de los Páramos La Aguada, La Fría y Espejo en los Andes Venezolanos. *PLANTULA* **3** (1): 47-64.

Bolliger, J., Kienast, N., y Zimmermann, N. 2000. Risk of global warming on montane y subalpine forest in Switzerland. A modeling study. *Regional Environment Change* **1**: 99-111.

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

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

Colmenares, M. 2002. Estudio del crecimiento de *Polylepis sericea* Wedd. en el páramo venezolano. Trabajo especial de Grado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

Cuesta-Camacho, F., Peralvo, M. y Ganzenmüller A. 2007. Posibles efectos del calentamiento global sobre el nicho climático de algunas especies en los Andes Tropicales. En: Mena Vásconez, P. y Maldonado, G. (eds). *Páramo y cambio climático. Páramo. Órgano de Difusión del Grupo de Trabajo en Páramos del Ecuador (GTP)*. Pag 15-38

Didier, L. 2001. Invasion patterns of European larch and Swiss stone pine in subalpine pastures in the French Alps. *Forest Ecology and Management* **145**: 67-77.

Di Pasquale, G., Marziano, M., Impagliazzo, S., Lubritto, C., De Natale, A. y Bader, M. 2008. The Holocene treeline in the northern Andes (Ecuador): First evidence from soil charcoal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. **259**:17-34.

French, D., Miller, G. y Cummins, R. 1997. Recent development of High- Altitude *Pinus sylvestris* scrub in the northern Cairngorm Mountains, Scotland. *Biological Conservation* **79**:133-144

Grace, J., Berninger, F. y Nagy, L. 2002. Impacts of Climate Change on the Tree Line. *Annals of Botany*. **90**: 537-544.

Graf, K. 1996. Algunos apuntes sobre el paleoclima en los Andes venezolanos hace 13.000 años. *Plantula* **1** (1):95-106.

Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. University of California Press, Berkeley.

Goldstein G, Meinzer, F.C. y Rada F. 1994. Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. En: Rundel, P.W, Smith, A.P. Meinzer, F.C (eds). *Tropical alpine environments*. Cambridge University Press. Pag 129-149

Hofstede, R. 2003. Los páramos en el Mundo: su Diversidad y sus Habitantes. En: Hofstede, R., Segarra, P. y P. MENA (eds). *Los Páramos del Mundo*. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/ NC- IUCN/ EcoCiencia. Pag 15-38

Huston, M. 1994. *Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press. Pag 25-26.

Jongman, R.H.G., Ter Braak, C. J. F y O. F. R Van Tongeren. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press. Pag 105-107.

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

Kelly,D.L., Tanner, E.V.J., NicLughadha, E.M. y V. Kapos. 1994. Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography*. **21**:421-440.

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

Körner, C. y Paulsen, J. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperaturas. *Journal of Biogeography* **31**: 713-732.

Lauer W. 1980. La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los Andes tropicales. En: Salgado-Laborouriau M. (ed). *El Medio Ambiente Páramo*. Actas del Seminario de Mérida, Venezuela. Centro de Estudios Avanzados. Editorial Arte. Pag 29-45.

Luteyn, J. 1999. PÁRAMOS: a checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature. *Memoirs of The New York Botanical Garden*. 84. Pag 17-19.

Marquez E.J., Fariñas,M.R., Briceño, B. y Rada F. 2004. Distribución de gramíneas a lo largo de un gradiente altitudinal en un páramo de Venezuela. *Rev. chil. hist. nat.* **77** (4):649-660.

Monasterio, M. 1998. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En: Monasterio, M. (ed): Estudios ecológicos en los páramos andinos. Pag:93-158. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.

Monasterio M. y Molinillo M. 2003. Venezuela En: Hofstede, R., Segarra, P. y P. MENA (eds). Los Páramos del Mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/ NC- IUCN/ EcoCiencia. Pag 205-236.

Peña-Becerril, J., Monroy, A., Álvarez, F. y Orozco, M. 2005. Uso del efecto de borde de la vegetación para la restauración ecológica del bosque tropical. Tip Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas. **8**(2): 91-98.

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

Sarmiento, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier, F., M. Monasterio (eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. American Museum of Natural History.

Skre, O. 1993. Growth of mountain birch (*Betula pubescens* Ehrh.) in response to changing temperature. En: J. Alden, J.L. Mastrantonio and S. Ødum (eds) *Forest Development in Cold Climates*, Plenum Press, NY, London (1993), pp. 65–78.

Solomina, O. 2005. Glacier and Climate Variability in the Mountains of de Former Sovieti Union during the last 1000 Years. En: Huber, U., Bugmann, H. y Reasoner, M. (eds). *Global Cahnge and Mountanin Regions, an overview of current knowledge*. Springer. Pag: 61-72.

Tranquillini W. 1979. *Physiological ecology of the alpine treeline*. Berlin. Springer.

Tirado, C. 1997. Estudio florístico de una comunidad andina escandente. Trabajo especial de Grado. Centro Jardín Botánico. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

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

Vivas, T. 1992. Los Andes Venezolanos. Academia Nacional de la Historia. Caracas. Pag:3-6.

Walter, G. 2003. Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. **6** (3): 169-185

Wille, M., Hooghiemstra, H., Hofstede, R., Fehse, J. y J. Sevink. 2002. Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. *Journal of Tropical Ecology*. **18**: 409-440.

Yáñez, P. 1998. Caracterización florística en un sector de cambio páramo- selva nublada en el parque nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* **42**(1): 51-62

Young, K. 1991. Natural history of an understory bamboo (*Chusquea* sp.) in a tropical timberline forest. *Biotropica*. **23** (4b): 542-554.

Young, K. y León, B. 2006. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. B*. 362. Pag 263-272.

7. ANEXOS

Familia	Especies
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i> sp L
Araliaceae	<i>Oreopanax chrysoleucus</i> Planch. & Lind.
Asteraceae	<i>Ageratina aristeguietii</i> R.M. King & H. Rob.
	<i>Baccharis prunifolia</i> Kunth
	<i>Diplostegium venezuelense</i> Cuatrec
	<i>Gynoxis aff. meridana</i> Cass
	<i>Libanothamnus neriifolius</i> (Sch. Bip.) Ernst
	<i>Pentacalia</i> sp Cass
Cunnoniaceae	<i>Weinmania</i> sp L.
Elaeocarpaceae	<i>Vallea stipularis</i> L. f.
Ericaceae	<i>Gaultheria buxifolia</i> Willd.
	<i>Macleania rupestris</i> (Kunth) A.C. Sm.
	<i>Psammisia penduliflora</i> (Dunal) Klotzsch
	<i>Themistoclesia dependens</i> (Benth.) A.C.Sm
	<i>Vaccinium meridionale</i> Sw.
Hypericaceae	<i>Hypericum laricifolium</i> Juss
Loranthaceae	<i>Gaiadendron punctatum</i> (Ruiz & Pav.) G. Don
Melastomataceae	<i>Chaetolepis lindeniana</i> (Naud.) Triana
	<i>Miconia latifolia</i> (D. Don) Naudin
	<i>Miconia tinifolia</i> Naudin
Myrsinaceae	<i>Cybianthus marginatus</i> (Benth.) Pipoly
	<i>Myrsine dependens</i> (Ruiz & Pav.) A. Spreng.
Polygalaceae	<i>Monnina meridensis</i> Planch. & Lind.
Rosaceae	<i>Hesperomeles ferruginea</i> (Pers.) Benth.
	<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.
Rubiaceae	<i>Arcytophyllum nitidum</i> (Kunth) Schldl.
Saxifagaceae	<i>Escalonia</i> sp Mutis ex L.f.
Symplocaceae	<i>Symplocos tamana</i> Steyerm

Anexo 1: Listado de las especies del estrato arbóreo encontradas a lo largo de la transecta en estudio

Familia	Especie	Familia	Especie
Apiaceae	<i>Azorella crenata</i> (Ruiz&Pav.) Pers.	Hypericaceae	<i>Hypericum caracasenum</i> Willd.
Araliaceae	<i>Oreopanax chrysoleucus</i> (Naud.) Triana		<i>Hypericum juniperinum</i> Kunth.
Asteraceae	<i>Baccharis prunifolia</i> Kunth.		<i>Hypericum laricifolium</i> Juss
	<i>Chaptalia</i> sp Vent.	Iridaceae	<i>Orthrosanthus chimboracensis</i> (Kunth) Baker
	<i>Espeletia schultzi</i> Wedd.	Loranthaceae	<i>Gaiadendron punctatum</i> (Ruiz & Pav.) G. Don
	<i>Gnaphalium</i> sp L.	Melastomataceae	<i>Chaetolepis lindeniana</i> (Naud.) Triana
	<i>Hieracium</i> sp L.		<i>Miconia latifolia</i> (D. Don) Naudin
	<i>Hinterhubera</i> sp Sch. Bip. ex Wedd.		<i>Miconia tinifolia</i> Naudin
	<i>Libanothamnus neriifolius</i> (Sch. Bip.) Ernst	Myrsinaceae	<i>Cybianthus marginatus</i> (Benth.) Pipoly
	<i>Ruilopezia atropurpurea</i> (A.C.Sm.) Cuatrec.		<i>Myrsine dependens</i> (Ruiz & Pav.) A. Spreng.
	<i>Diplostephium venezuelense</i> Cuatrec	Orchidaceae	<i>Orquidea</i> 1
<i>Pentacalia</i> sp Cass	<i>Orquidea</i> 2		
Begoniaceae	<i>Begonia</i> sp L.	Oxalidaceae	<i>Oxalis spiralis</i> Ruiz & Pav.
Campanulaceae	<i>Lobelia tenera</i> Kunth.	Phytolaccaceae	<i>Phytolaccaceae</i> 1
Caryophyllaceae	<i>Arenaria</i> sp L.	Piperaceae	<i>Peperomia</i> sp Ruiz & Pav.
	<i>Stellaria</i> sp L.		<i>Calamagrostis</i> sp Adans.
Cyperaceae	<i>Carex amicta</i> Boott.	Poaceae	<i>Chusquea spencei</i> Ernst
	<i>Carex humboldtiana</i> Steud.		<i>Cortaderia hapalotricha</i> (Pilg.) Conert
	<i>Cyperaceae</i> 1		<i>Festuca</i> sp L.
	<i>Cyperaceae</i> 2		<i>Nasella mexicana</i> (Hitcch.) R. W. Pohl
	<i>Cyperaceae</i> 3		<i>Neurolepis</i> sp (Meisn.)
Elaeocarpaceae	<i>Vallea stipularis</i> L. f.	Polygalaceae	<i>Monnina meridensis</i> Planch. & Lind. ex Wedd
Ericaceae	<i>Gaultheria buxifolia</i> Willd.	Rosaceae	<i>Acaena cylindristachya</i> Ruiz & Pav.
	<i>Macleania rupestris</i> (Kunth) A.C. Sm.		<i>Hesperomeles ferruginea</i> (Pers.) Benth.
	<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.		<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.
	<i>Psammisia penduliflora</i> (Dunal) Klotzsch		<i>Lachemilla hirta</i> (L.M. Perry) Rothm.
	<i>Themistoclesia dependens</i> (Benth.) A.C.Sm		<i>Rubus coriaceus</i> Poir.
	<i>Vaccinium floribundum</i> Kunth	Rubiaceae	<i>Arcytophyllum nitidum</i> (Kunth) Schltld.
	<i>Vaccinium meridionale</i> Sw.		<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl
	<i>Vaccinium</i> sp L.		<i>Escalonia</i> sp Mutis ex L.f.
Eriocaulaceae	<i>Paepalanthus</i> sp Kunth	Symplocaceae	<i>Symplocos tamana</i> Steyerem
Gentianaceae	<i>Halenia virides</i> (Griseb.) Gilg.	Solanaceae	<i>Cestrum</i> sp L.
	<i>Gentianella</i> sp Moench.	Valerianaceae	<i>Valeriana</i> sp. L.
Geraniaceae	<i>Geranium chamaense</i> Pittier		
	<i>Geranium multiceps</i> Turcz.		

Anexo 2: Listado de las especies del estrato herbáceo encontradas a lo largo de la transecta en estudio

<i>Arcytophyllum nitidum</i>	<i>Arc nit</i>
<i>Ageratina aristiguetii</i>	<i>Age aris</i>
<i>Baccharis prunifolia</i>	<i>Bac pru</i>
<i>Chaetolepis lindeniana</i>	<i>Cha lin</i>
<i>Cybianthus marginatus</i>	<i>Cyb mar</i>
<i>Escalonia sp</i>	<i>Esc sp</i>
<i>Gaiadendron punctatum</i>	<i>Gai pun</i>
<i>Gaultheria buxifolia</i>	<i>Gau bux</i>
<i>Diplostephium venezuelenze</i>	<i>Dip ven</i>
<i>Gynoxis aff. meridana</i>	<i>Gyn mer</i>
<i>Hypericum laricifolium</i>	<i>Hyp lar</i>
<i>Hesperomeles ferruginea</i>	<i>Hes fer</i>
<i>Hesperomeles obtusifolia</i>	<i>Hes oct</i>
<i>Libanothamnus neriifolius</i>	<i>Lib ner</i>
<i>Macleania rupestris</i>	<i>Mac rup</i>
<i>Miconia latifolia</i>	<i>Mic lat</i>
<i>Miconia tinifolia</i>	<i>Mic tin</i>
<i>Myrsine dependens</i>	<i>Myr dep</i>
<i>Monnina meridensis</i>	<i>Mon mer</i>
<i>Oreopanax chrysoleucus</i>	<i>Ore chr</i>
<i>Psammisia penduliflora</i>	<i>Psa pen</i>
<i>Pentacalia sp</i>	<i>Pen sp</i>
<i>Symplocos tamana</i>	<i>Sim tam</i>
<i>Ilex sp</i>	<i>Ile sp</i>
<i>Themistoclesia dependens</i>	<i>The dep</i>
<i>Vaccinium meridionale</i>	<i>Vac mer</i>
<i>Vallea stipularis</i>	<i>Val sti</i>
<i>Wenmania sp</i>	<i>Wen sp</i>

Anexo 3: Abreviaturas de las especies del estrato arbóreo

<i>Acaena cylindristachya</i>	<i>Aca cyl</i>	<i>Monnina meridensis</i>	<i>Mon mer</i>
<i>Arcytophyllum nitidum</i>	<i>Arc nit</i>	<i>Myrsine dependens</i>	<i>Myr dep</i>
<i>Arenaria sp</i>	<i>Are sp</i>	<i>Gnaphalium sp</i>	<i>Nap sp</i>
<i>Azorella crenata</i>	<i>Azo cren</i>	<i>Nasella mexicana</i>	<i>Nas mex</i>
<i>Baccharis prunifolia</i>	<i>Bac pru</i>	<i>Neurolepis sp</i>	<i>Neu sp</i>
<i>Begonia sp</i>	<i>Beg sp</i>	<i>Oreopanax chrysoleucus</i>	<i>Ore chr</i>
<i>Calamagrostis sp</i>	<i>Cal sp</i>	<i>Orquidea 1</i>	<i>Orq1</i>
<i>Carex amicta</i>	<i>Car ami</i>	<i>Orquidea 2</i>	<i>Orq2</i>
<i>Carex humboldtiano</i>	<i>Car hum</i>	<i>Orthosantus chimboracensis</i>	<i>Ort chim</i>
<i>Cestrum sp</i>	<i>Cest sp</i>	<i>Oxalis spiralis</i>	<i>Oxa spi</i>
<i>Ciperaceae 2</i>	<i>Cip 2</i>	<i>Pentacalia sp</i>	<i>Pen sp</i>
<i>Cortaderia hapalotricha</i>	<i>Cor hap</i>	<i>Peperomia sp.</i>	<i>Pep sp.</i>
<i>Cybianthus marginatus</i>	<i>Cyb mar</i>	<i>Pernetia prostrata</i>	<i>Per pro</i>
<i>Cyperaceae 1</i>	<i>Cyp 1</i>	<i>Phytholaccaceae 1</i>	<i>Phy1</i>
<i>Cyperaceae 3</i>	<i>Cyp 3</i>	<i>Paepalanthus sp</i>	<i>Pae sp</i>
<i>Chaetolepis lindeniana</i>	<i>Cha lin</i>	<i>Psammisia penduliflora</i>	<i>Psa pen</i>
<i>Chaptalia sp</i>	<i>Chap sp</i>	<i>Rubus coriaceus</i>	<i>Rub cor</i>
<i>Chusquea spencei</i>	<i>Chu spe</i>	<i>Ruilopezia atropurpurea</i>	<i>Rui atr</i>
<i>Diphostephium venezuelense</i>	<i>Dip ven</i>	<i>Simplocos tamana</i>	<i>Sim tam</i>
<i>Escalonia sp</i>	<i>Esc sp</i>	<i>Stellaria sp</i>	<i>Ste sp</i>
<i>Espeletia schultzi</i>	<i>Esp sch</i>	<i>Themistoclesia dependens</i>	<i>The dep</i>
<i>Festuca sp</i>	<i>Fes sp</i>	<i>Vaccinium floribundum</i>	<i>Vac flor</i>
<i>Gaiadendron punctatum</i>	<i>Gai pun</i>	<i>Vaccinium meridionale</i>	<i>Vac mer</i>
<i>Galium hipocarpium</i>	<i>Gal hip</i>	<i>Vaccinium sp</i>	<i>Vac sp</i>
<i>Gautheria buxifolia</i>	<i>Gau bux</i>	<i>Vallea stipularis</i>	<i>Val sti</i>
<i>Gentianella</i>	<i>Gen sp</i>	<i>Valeriana sp</i>	<i>Val pav</i>
<i>Geranium chamaensi</i>	<i>Ger cha</i>		
<i>Geranium multiceps</i>	<i>Ger mul</i>		
<i>Halenia virides</i>	<i>Hae vir</i>		
<i>Hesperomeles ferruginea</i>	<i>Hes fer</i>		
<i>Hesperomeles obtusifolia</i>	<i>Hes oct</i>		
<i>Hieracium erectum</i>	<i>Hie ere</i>		
<i>Hinterubera sp</i>	<i>Hint sp</i>		
<i>Hipericum juniperinum</i>	<i>Hyp jun</i>		
<i>Hypericum caracasenum</i>	<i>Hyp car</i>		
<i>Hypericum laricifolium</i>	<i>Hyp lar</i>		
<i>Lachemilla hirta</i>	<i>Lac hir</i>		
<i>Libanothamnus nerifolius</i>	<i>Lib ner</i>		
<i>Lobelia tenera</i>	<i>Lob ten</i>		
<i>Macleania rupestris</i>	<i>Mac rup</i>		
<i>Miconia latifolia</i>	<i>Mic lat</i>		
<i>Miconia tiniflora</i>	<i>Mic tin</i>		

Anexo 4: Abreviaturas de las especies de estrato herbáceo.

