

DISTRIBUCIÓN DE FORMAS DE VIDA DE PLANTAS EN EL LÍMITE SUPERIOR DEL ECOTONO BOSQUE PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

DISTRIBUTION OF PLANT LIFE FORMS IN THE UPPER LIMIT OF THE FOREST PARAMO ECOTONE IN THE TROPICAL ANDES

Alberto Arzac, Eulogio Chacón-Moreno, Luis D. Llambí y Raphael Dulhoste

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

E-mail: aarzac@gmail.com, eulogio@ula.ve, llambi@ula.ve, raphael@ula.ve

RESUMEN

En este trabajo analizamos el efecto de la altitud, exposición y pendiente sobre la distribución de formas de vida de plantas en páramos ubicados inmediatamente sobre el límite del bosque en la Sierra Nevada de Mérida. A partir de una ampliación del sistema de clasificación propuesto por Hedberg (1964) para la alta montaña tropical, se definieron 14 formas de vida en esta zona ecotonal. Se observaron patrones claros de cambio en la cobertura de las formas de vida en función de la altitud y la exposición. Los árboles y los helechos disminuyeron drásticamente su cobertura con el aumento en la altitud y la distancia al bosque continuo. Las rosetas caulescentes pubescentes y los arbustos esclerófilos con láminas foliares más pequeñas (leptófilos) presentaron coberturas más altas en las zonas de mayor elevación y en las laderas de exposición oeste, donde las condiciones ambientales pudieran ser más limitantes en términos del balance energético foliar. Para el desarrollo de modelos más mecanísticos de la dinámica del límite forestal en escenarios de cambio climático, nuestros resultados enfatizan la importancia de profundizar la comprensión de la diversidad de respuestas funcionales de las formas de vida presentes en la alta montaña tropical y de analizar los efectos de la interacción de la altitud con otras variables como la exposición sobre determinantes ambientales clave como la radiación incidente y la temperatura.

Palabras clave: cambio climático, estrategias adaptativas, exposición, gradiente altitudinal, límite forestal montano, pendiente

ABSTRACT

In this paper we analyze the effect of altitude, aspect and slope on the distribution of plant life forms in open páramos located just above the treeline in the Sierra Nevada de Mérida. Using an adaptation of Hedberg's (1964) classification scheme for tropical alpine environments, 14 life forms were defined for this ecotonal zone. We detected clear patterns of change in the abundance of life forms in terms of both altitude and aspect. Trees and ferns decreased in abundance abruptly with the increase in altitude and distance to the continuous forests. Pubescent caulescent rosettes and small leaved sclerophyllous shrubs increased their cover at higher altitudes and in west facing slopes, where climatic conditions could be more limiting in terms of leaf energy balance. For the development of more mechanistic models of treeline dynamics in climate change scenarios, our results emphasize the importance of improving our understanding of the diversity of functional responses of life forms present in the highland tropics, and of analyzing the effects of the interaction of altitude with slope orientation on key environmental drivers such as incident radiation and temperature.

Key words: adaptive strategies, altitudinal gradient, aspect, climate change, slope, treeline

INTRODUCCIÓN

En las regiones montañosas, los cambios en las condiciones climáticas producto de los cambios en la elevación son uno de los determinantes fundamentales de los patrones de distribución de la vegetación. Uno de los cambios más evidentes y que ha recibido mayor atención en la literatura es la transición entre ecosistemas boscosos montanos y ecosistemas abiertos alpinos, conocido como el límite forestal montano o “treeline” (Slatyer y Noble 1992). En los Andes del Norte, esta zona de transición corresponde al límite entre el bosque paramero y el páramo (Monasterio 1980; Bader 2007; Ramírez *et al.* 2009).

Registros palinológicos proporcionan evidencias de avances y retrocesos altitudinales de los límites del páramo y los bosques a causa de cambios climáticos durante el Pleistoceno (van der Hammen 1974; van der Hammen 1979; Salgado-Labouriau 1980; Ortiz-Jaureguizar y Cladera 2006). Debido a que las formaciones vegetales de los páramos están determinadas principalmente por las características climáticas resultantes de la elevación orográfica (Lauer 1979), las plantas que habitan este ecosistema han desarrollado mecanismos de adaptación que les permiten crecer bajo las condiciones ambientales particulares de la alta montaña tropical. Estas incluyen temperaturas promedio bajas pero con variaciones marcadas entre el día y la noche, estacionalidad hídrica y altos niveles de radiación (Squeo *et al.* 1991; Azócar y Rada 2006). Esto hace que tanto el límite forestal montano como los cambios altitudinales en la estructura de las comunidades vegetales de la alta montaña tropical, puedan ser empleados como indicadores de la respuesta de la vegetación al cambio climático global (Körner 1998; Kimball y Weihrauch 2000). Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre la estructura y dinámica del límite forestal se han realizado en ecosistemas montanos templados.

En los Andes tropicales, investigaciones en Venezuela (Tirado 1997; Yáñez 1998a; Ramírez *et al.* 2009) y Ecuador (Keating 1999; Wille *et al.* 2002) han identificado patrones claros de cambio en la abundancia de las especies de plantas a lo largo de la zona de transición entre el bosque y el páramo. Estos estudios florísticos se han basado en la caracterización de los cambios en la estructura de las comunidades a partir de una clasificación taxonómica de las especies, sin agruparlas en categorías de carácter

morfo-funcional. No obstante, los análisis con un enfoque florístico-taxonómico enfrentan dos posibles limitaciones: a) dificultan la realización de estudios comparativos y el establecimiento de generalizaciones que sean aplicables más allá de la localidad de la que provienen los datos; y b) no hacen explícitos los vínculos entre los cambios en la estructura de la comunidad y las respuestas adaptativas de las plantas a las variaciones en los factores ambientales críticos.

Para contribuir a superar estas dificultades, algunos autores han propuesto que la clasificación de las especies en formas de vida es una estrategia que permite relacionar, partiendo de atributos morfológicos de fácil identificación, el plan o forma de crecimiento de las plantas con su respuesta adaptativa-funcional al ambiente (Ramsay y Oxley 1997; Azócar *et al.* 2000; Azócar y Rada 2006). Hedberg (1964) y Hedberg y Hedberg (1979) propusieron que las formaciones vegetales de la alta montaña tropical, tanto en los páramos andinos como en los ecosistemas afroalpinos, son dominadas por cinco formas de vida que muestran una notable convergencia evolutiva: las rosetas acaules, las rosetas caulescentes, los arbustos esclerófilos, las gramíneas en macolla y los cojines. Este enfoque de clasificación ha sido usado, por ejemplo, para describir la estructura de comunidades vegetales en el páramo ecuatoriano (Mena y Balslev 1986; Balslev y de Vries 1989). En el páramo venezolano ha sido aplicado para analizar los patrones de cambios en la abundancia de las formas de vida tanto en gradientes espaciales (transición entre el páramo andino y altoandino, Alvizu 2004) como temporales (sucesión secundaria en parcelas en regeneración, Sarmiento *et al.* 2003). En el presente estudio proponemos una adaptación del sistema de clasificación de formas de vida propuesto por Hedberg (1964) en que incluimos un número mayor de categorías (ver también Vareschi 1970 y su sistema de nueve “biotipos” para el páramo venezolano y el esquema de diez formas de vida propuesto por Ramsay y Oxley 1997 para el páramo ecuatoriano).

Por un lado, nos planteamos adaptar el sistema a la mayor diversidad de formas de vida presentes en zonas ecotonales, incluyendo formas de vida características del bosque paramero (ej. árboles, helechos). Por otro lado, nos planteamos incorporar un mayor nivel de detalle, incluyendo características morfológicas de las hojas de posible valor adaptativo como el tamaño de la lámina

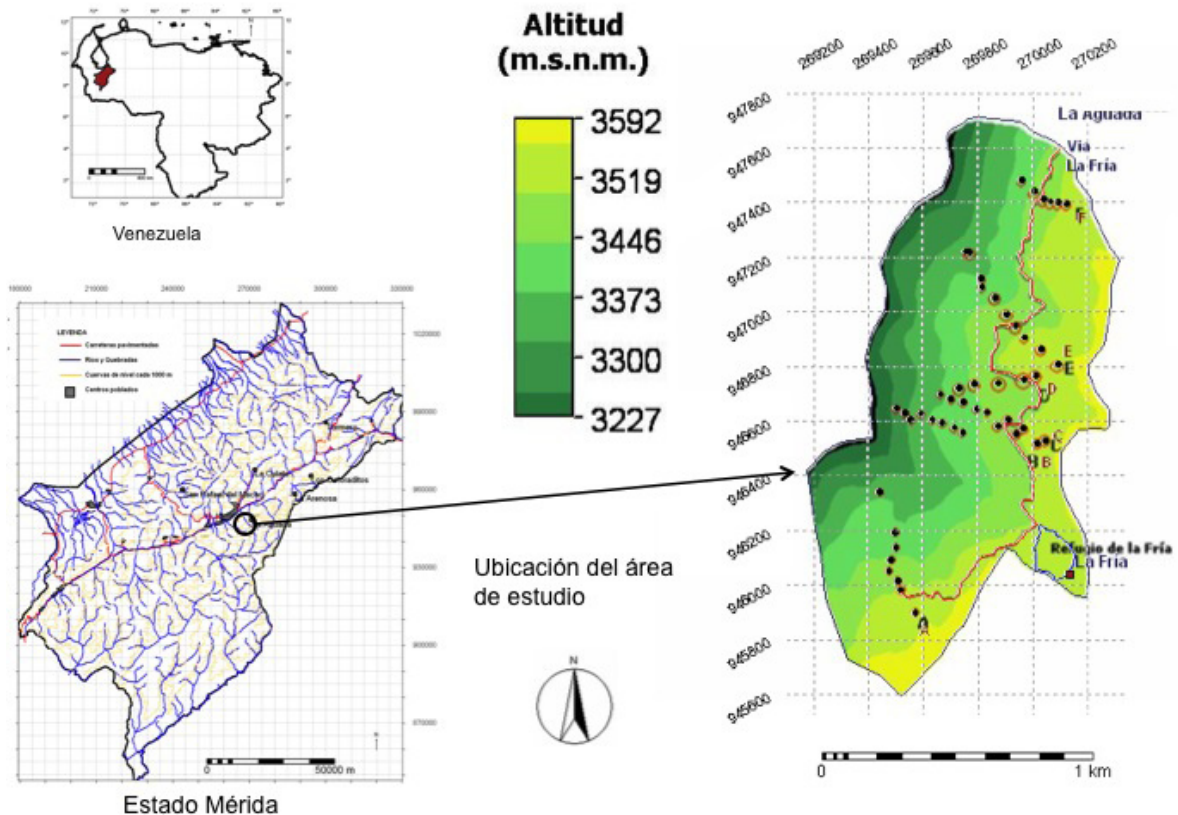


Figura 1. Ubicación del área de estudio en la Sierra Nevada de Mérida (Estado Mérida, Venezuela), en el sector ubicado entre la laguna La Fria y la estación La Aguada ($8^{\circ}35'N$, $71^{\circ}09'O$) del Sistema Teleférico de Mérida. Se indica el gradiente altitudinal y la ubicación de las parcelas donde se colectó la información de campo.

foliar y la pubescencia (Vareschi 1992; Rosquete 2004; Azócar y Rada 2006), que pudieran ser importantes en influenciar la distribución de formas de vida como los arbustos esclerófilos y las rosetas caulescentes.

Nuestro objetivo en este trabajo es analizar los cambios en la distribución de formas de vida de plantas en la parte alta de la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo andino, en la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida. Nuestro enfoque se basa en analizar si existen patrones consistentes de respuesta de la cobertura de las formas de vida a cambios en limitantes ambientales condicionados por cambios en la altitud, exposición y la pendiente. Con este fin, definimos una serie de transectas altitudinales ubicadas en los páramos inmediatamente por encima del límite continuo del bosque. Partimos del supuesto de que esta es una zona particularmente sensible

a ser afectada por el cambio climático global, al constituir la zona potencial de colonización o avance del bosque sobre el páramo. La detección de patrones consistentes de respuesta de las formas de vida en este ecotono, en situaciones ambientales contrastantes (en términos altitudinales, de balance hídrico o de radiación), pudiera servir de base para el desarrollo de modelos de respuesta de la vegetación al cambio climático global.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El estudio fue llevado a cabo en la Sierra Nevada de Mérida (Estado Mérida, Venezuela), en el sector ubicado entre la laguna La Fria y la estación La Aguada ($8^{\circ}35'N$, $71^{\circ}09'O$) del Sistema Teleférico de Mérida (Figura 1). La precipitación promedio anual en la estación La Aguada (3425 m) es de 1.811

mm, y la temperatura media es de 7,1 °C, pudiendo ocurrir temperaturas congelantes en horas de la madrugada, particularmente durante la estación seca. El régimen de precipitación es bimodal, con máximos en junio y octubre. Los meses más secos corresponden a diciembre, enero y febrero. Las exposiciones dominantes son Oeste, Noroeste y Norte. Las laderas con exposición Oeste tienden a mostrar temperaturas medias y mínimas más bajas, aunque las diferencias en la temperatura del aire entre exposiciones generalmente son inferiores a 1° C (Arzac 2008). En la zona afloran rocas del Grupo Iglesias (Precámbrico Superior, PDVSA-Intevp 2007). Los suelos en el área de estudio son en general jóvenes y poco profundos (Entisoles e Inceptisoles) con textura franca a franco-arenosa, pH ácido, contenidos bajos de bases cambiables, pero valores altos de carbono y nitrógeno total (Acevedo y Sarmiento, datos no publicados; Yáñez 1998b).

Los muestreos se realizaron en los páramos ubicados inmediatamente por encima del límite superior del bosque paramero, entre los 3.350 y 3.550 m de altitud. La topografía de la zona está dominada por laderas con pendientes fuertes (entre los 10° y los 40°, con un promedio de 25°, Arzac 2008), por lo que nuestro estudio se restringió a esta forma de relieve, evitando los fondos de valles glaciales o fluvioglaciales, las cañadas y los escarpes rocosos. La vegetación está conformada

principalmente por páramos de pajonal-rosetal y pajonal-arbustal. Se compone de tres estratos: el más alto es dominado por rosetas y/o arbustos (ej. *Espeletia schultzii*, *Ruilopezia atropurpurea*, *Hypericum laricifolium*) con un tamaño entre 0,50 a 1,50 m; el segundo estrato entre 20 a 50 cm de altura, está representado en su mayoría por gramíneas en macoya (siendo dominante *Calamagrostis effusa*) y hierbas (ej. *Geranium multiceps*, *Orthrosanthus chimboracensis*) y es el de mayor cobertura (entre 70 y 100%); y el estrato más bajo, entre 3 y 10 cm, dominado por gramíneas y hierbas de bajo porte (ej. *Lachemilla verticillata*, *Carex jamesoni*). En los páramos bajos que están en contacto con el bosque paramero se observan árboles dispersos de especies como *Diplostephium venezuelense*, *Cybianthus marginatus* y *Hesperomeles ferruginea* (Ramírez et al. 2009). Dado a que el área se encuentra dentro del Parque Nacional Sierra Nevada (creado en 1952), las actividades antrópicas están restringidas a una ganadería muy extensiva y en la que no se practica la quema.

Definición de formas de vida

En la Tabla 1 presentamos la clasificación de formas de vida propuesta en este trabajo. Decidimos incorporar nuevas categorías al sistema de clasificación elaborado por Hedberg (1964) en función de las siguientes consideraciones: a) dado

Tabla 1. Clasificación de las formas de vida encontradas en el límite superior de la zona de transición bosque-páramo, en la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida. En cada caso se presenta el código asignado a las formas de vida y una especie representativa presente en el área de estudio.

Forma de Vida	Código	Especie representativa
01. Roseta caulescente glabra	RCG	<i>Ruilopezia atropurpurea</i>
02. Roseta caulescente pubescente	RCP	<i>Espeletia schultzii</i>
03. Roseta acaule	RA	<i>Acaena cylindristachya</i>
04. Hierba	H	<i>Geranium multiceps</i>
05. Arbusto micrófilo	aj	<i>Chaetolepis lindeniana</i>
06. Arbusto nanófilo	an	<i>Senecio pahcypus</i>
07. Arbusto leptófilo	al	<i>Hypericum laricifolium</i>
08. Árbol	A	<i>Diplostephium venezuelense</i>
09. Helecho micrófilo	Hμ	<i>Huperzia ocanana</i>
10. Helecho mesófilo	Hm	No identificados
11. Gramínea en macolla	GM	<i>Calamagrostis</i> sp.
12. Gramínea arbustiva	Ga	<i>Chusquea angustifolia</i>
13. Briofito	B	No identificados
14. Liquen	L	<i>Thammodia vermicularis</i>

DISTRIBUCIÓN DE FORMAS DE VIDA EN EL ECOTONO BOSQUE-PÁRAMO

que nuestro estudio no solo incluye vegetación del páramo, sino también del límite superior del bosque paramero, se añadieron formas de vida dominantes en este tipo de vegetación (árboles, helechos, gramíneas arbustivas o bambúes); b) se incluyó la forma de vida “hierba no graminoide”, que no es exclusiva de la alta montaña tropical, pero que incluye una proporción importante de la riqueza de especies del páramo (Baslev y de Vries 1989); c); Aun cuando no son plantas vasculares, incluimos a los líquenes y las briófitas, debido a su importante cobertura en el estrato rasante; d) Para algunas formas de vida se incluyó una subdivisión más detallada a partir de atributos de la morfología foliar de valor adaptativo frente a procesos como el balance energético (tamaño de la hoja y pubescencia, ver Vareschi 1992).

Las rosetas caulescentes se subdividieron en función de la presencia de tricomas en las hojas en glabras y pubescentes. En el caso de los arbustos esclerófilos, se definieron tres categorías

en función del tamaño de la lámina foliar: micrófilos ($2 - 20 \text{ cm}^2$), nanófilos ($0,2 - 2 \text{ cm}^2$) y leptófilos ($<0,2 \text{ cm}^2$). Y en caso de los helechos se definieron dos categorías en función del tamaño de la lámina foliar: mesófilos ($180 - 20 \text{ cm}^2$) y micrófilos ($2 - 20 \text{ cm}^2$).

Vale la pena resaltar que, aunque los cojines son una de las formas de vida incluidas en el sistema de Hedberg y que pueden ser muy importantes en algunas formaciones vegetales del páramo andino y altoandino (Ramsay y Oxley 1997; Azócar y Rada 2006), en nuestra zona de estudio presentaron coberturas extremadamente bajas. Esto dificultó el análisis de sus patrones de distribución, por lo que se decidió no incluirla en el presente trabajo.

Diseño del muestreo

El muestreo se realizó durante los meses de julio y agosto de 2007, ubicando seis transectas en el gradiente altitudinal comprendido desde los 3.350 m de altitud y los 3.550 m de altitud. Las transectas

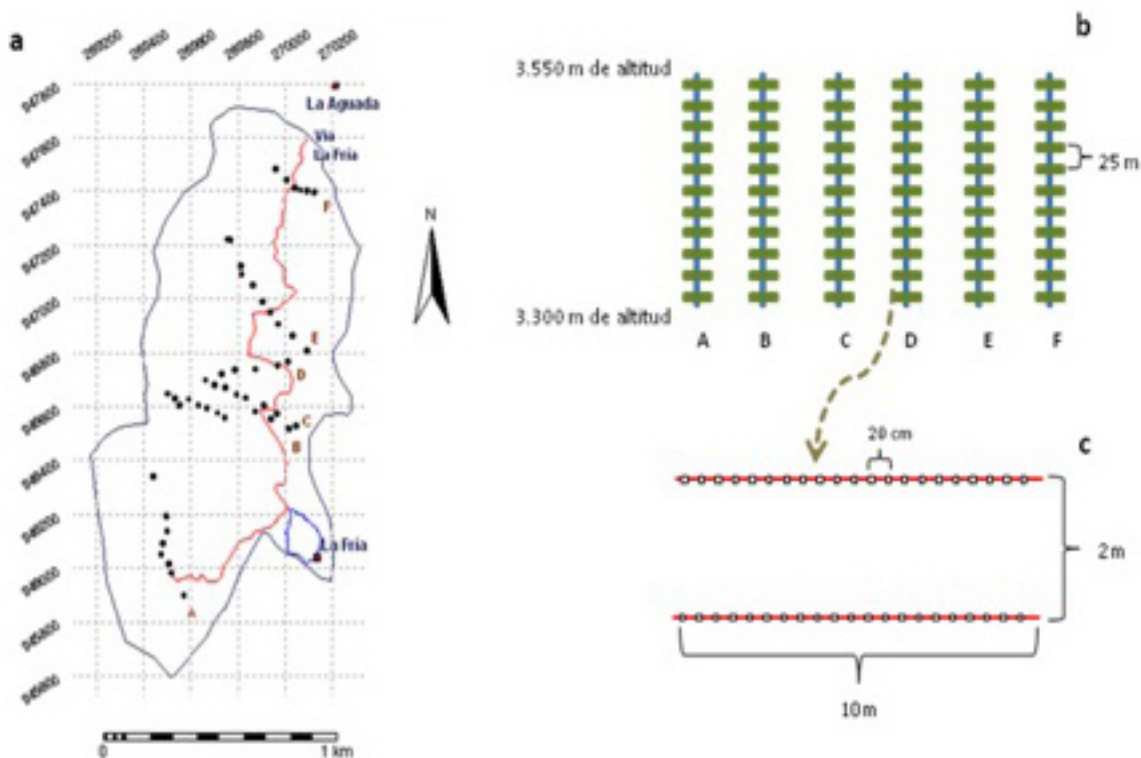


Figura 2. Método de muestreo, (a) área de estudio en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. En rojo se muestra el camino de la estación La Aguada a la Laguna de la Fría, los puntos en negro señalan las unidades de muestreo y las letras identifican a las transectas; (b) esquema de distribución de las transectas; (c) esquema de las unidades de muestreo.

se ubicaron en tres exposiciones diferentes (Norte, Noroeste y Oeste) instalándose dos transectas por exposición (ver Figuras 1 y 2a).

Sobre cada una de las transectas fueron colocadas 11 unidades de muestreo separadas entre sí 25 m, cubriendo todo el rango altitudinal (Figura 2b). Cada unidad de muestreo consistió de dos líneas de 10 m cada una, perpendiculares a la pendiente y separadas entre sí 2 m. Para los muestreos de vegetación se empleó el método de la línea (intersección de la vegetación por una línea, ver Barbour *et al.* 1998). A tal efecto, en cada línea se muestrearon 50 puntos, separados entre sí 20 cm (Figura 2c). Se determinó el número de veces que cada forma de vida tocaba una varilla de 2 m de largo colocada verticalmente en cada punto, a lo largo de la línea. Con esta información se estimó la cobertura de las distintas formas de vida presentes. En el caso de los árboles se proyectó verticalmente la trayectoria de la varilla para estimar la cobertura visualmente (aún así, una proporción importante de su cobertura se encuentra en los primeros 2 m de altura dado que estos ramifican profusamente desde la base).

Además de los censos de vegetación, cada unidad de muestreo fue georreferenciada (coordenadas UTM, WGS 84) y se determinó su exposición (a partir de un Modelo Digital de Elevación de la zona de estudio) y pendiente (utilizando un clinómetro).

Análisis de los datos

Distribución altitudinal de las formas de vida

Para analizar la distribución altitudinal de las formas de vida definidas, utilizamos el método de los promedios ponderados (Fariñas 1996). Para estimar la altitud en la que cada forma de vida presenta su óptimo de cobertura (O_{ik}), se utilizó la siguiente ecuación:

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^n Af_{ij} V_{kj}}{\sum_{j=1}^n Af_{ij}}$$

En donde Af_{ij} corresponde a la cobertura de cada forma de vida i en cada unidad de muestreo j , V_{kj} representa el valor de la variable ambiental k (en este caso altitud) en la unidad de muestreo j , y n es el número total de unidades de muestreo en las 6 transectas estudiadas.

La amplitud en la distribución altitudinal de cada forma de vida (A_{ik}) se estimó por medio de la distribución estándar ponderada:

$$A_{ik} = \sqrt{\frac{\sum_{j=1}^n Af_{ij} (V_{kj} - O_{ik})^2}{\sum_{j=1}^n Af_{ij}}}$$

Por otro lado, utilizamos modelos de regresión no lineales para analizar la respuesta de la cobertura de cada forma de vida (variable dependiente) en función de la altitud y de la combinación de la altitud y la exposición (variables independientes). Para esto, se evaluaron modelos de respuesta sigmoideales, gaussianos, parabólicos y cuadráticos o una combinación de estos (ver Anexo 1).

Análisis multivariado de ordenamiento

Para analizar de forma integrada los patrones de cambio en la abundancia de las diferentes formas de vida en función de las variables ambientales (altitud, exposición y pendiente) se utilizó un análisis de gradiente directo (Análisis Canónico de Correspondencia, ACC). Para esto, se definió una matriz principal con la cobertura de las diferentes formas de vida en cada una de las unidades de muestreo. La matriz secundaria se construyó con los datos de altitud, exposición y pendiente de cada unidad de muestreo. Los cálculos se realizaron utilizando el programa CANOCO 4.02 (ter Braak y Smilauer 1998). Además de la varianza explicada por cada eje de ordenamiento presentamos los valores de lambda A correspondientes a cada variable ambiental, que indican la varianza adicional explicada por cada una al ser incluida en el análisis.

RESULTADOS

Distribución altitudinal de las formas de vida

En total, se identificaron 14 formas de vida en el área de estudio (ver Tabla 1). En la figura 3 se presentan los resultados del análisis de promedios ponderados de la cobertura de estas a lo largo del gradiente altitudinal. En general, se observa mucha sobreposición en las amplitudes de la distribución de las diferentes formas de vida, lo que sugiere que en los páramos ubicados sobre el límite superior del bosque, la estructura de la vegetación cambia de forma gradual con la altitud. Solo dos formas

DISTRIBUCIÓN DE FORMAS DE VIDA EN EL ECOTONO BOSQUE-PÁRAMO

de vida mostraron rangos de amplitud estrechos, estando ubicadas a ambos extremos del gradiente altitudinal: los helechos mesófilos, restringidos a la parte más baja del gradiente y las rosetas acaules, restringidas a la parte más alta.

De las 14 formas de vida estudiadas, aquellas que son muy abundantes dentro de los bosques parameros (helechos, árboles y gramíneas arbustivas) presentan sus óptimos de distribución a menor altitud en el páramo abierto. De hecho, los árboles y helechos mesófilos son las únicas formas de vida cuyo rango altitudinal no supera los 3.500 m. En el caso de los helechos, llama la atención que aquellos de lámina foliar de mayor tamaño (mesófilos) tuvieron su óptimo a altitudes menores que los de lámina foliar más pequeña (micrófilos). Así mismo, los arbustos esclerófilos con mayor área foliar (micrófilos y nanófilos) presentaron óptimos a una altitud un poco menor que los arbustos de hojas más pequeñas (leptófilos). En este caso se observó una mayor superposición en sus rangos de distribución altitudinal. En cuanto a las rosetas caulescentes, aquellas con hojas glabras presentaron

un óptimo de cobertura a altitudes unos 40 m por debajo del óptimo correspondiente a las de hojas pubescentes. Las gramíneas en macolla, que son la forma de vida de mayor cobertura en la zona, presentaron un rango de distribución amplio y un óptimo en una posición intermedia en el gradiente. El análisis de regresión de la cobertura de las diferentes formas de vida en función de la altitud (Tabla 2) sugiere que los helechos, árboles y rosetas acaules son las formas de vida que presenta una respuesta más clara en función de esta variable (en términos de la significancia estadística del modelo de regresión y del porcentaje de varianza explicado). Al incluir como variables dependientes la altitud y la exposición en los modelos de regresión, todas las formas de vida analizadas (excepto los briófitos), presentan ajustes estadísticamente significativos y el porcentaje de varianza explicado aumenta notoriamente, excepto en el caso de los helechos mesófilos (Tabla 2).

Los gráficos presentados en la Figura 4 nos permiten analizar los cambios en cobertura observados y predichos por los modelos de regresión en función

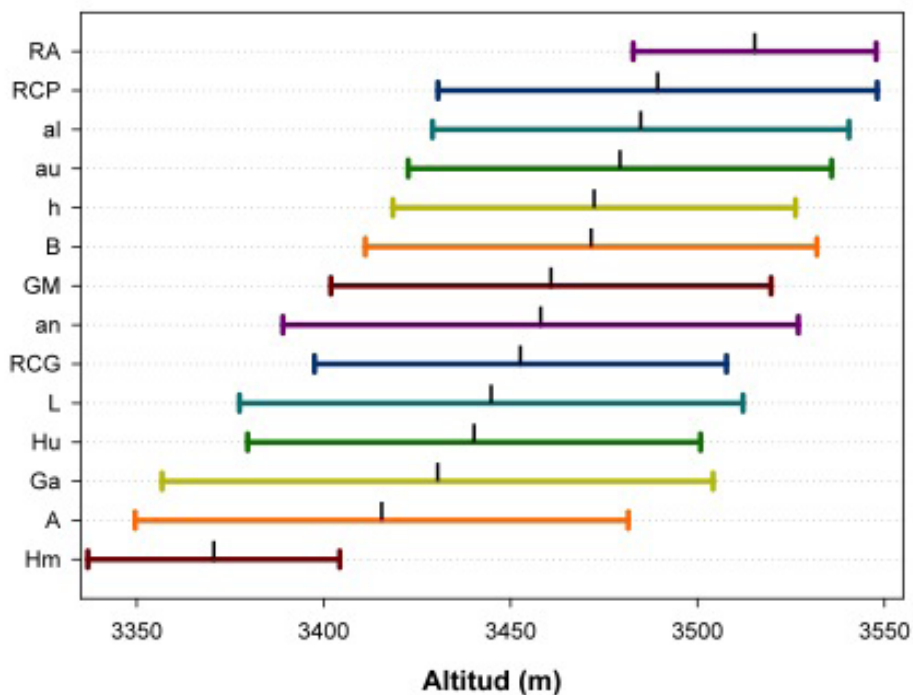


Figura 3. Óptimos y amplitud de distribución de formas de vida asociados a la altitud en un gradiente altotérmico en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. RCG: rosetas caulescentes glabras, RCP: rosetas caulescentes pubescentes, RA: rosetas acaules, h: hierbas, au: arbustos micrófilos, an: arbustos nanófilos, al: arbustos leptófilos, A: árboles, Hμ: helechos y afines micrófilos, Hm: helechos y afines mesófilos, B: briófitos, L: líquenes, Ga: gramíneas arbustivas, GM: gramíneas en macolla.

de la altitud y la exposición. Como se observa en la Figura 4a, los árboles disminuyen márcadamente su cobertura con el aumento en altitud y tienden a estar asociados a laderas con exposición intermedia (Noroeste). Las hierbas no graminoides tienden a aumentar su cobertura con la altitud y a estar asociadas a las laderas de exposición Oeste (alcanzando valores máximos de cobertura cercanos al 30%), mientras que las gramíneas en macoya mantienen coberturas muy altas en todo el rango altitudinal estudiado (con valores por encima del 70-80%) y tienden a ser más abundantes en las laderas de exposición norte.

En el caso de los arbustos (Fig. 4b), aquellos de láminas foliares más pequeñas (leptófilos) y de tamaño intermedio (nanófilos) estuvieron asociados a las laderas de exposición oeste, mientras que los de hoja foliar más grande (micrófilos) mostraron una respuesta menos clara en función de la exposición. Por otro lado, es interesante que mientras los arbustos de lámina foliar más pequeña (leptófilos) muestran las mayores coberturas en la parte superior del gradiente, los de lámina foliar intermedia (nanófilos) muestran la tendencia opuesta.

En el caso de las rosetas caulescentes (Fig. 4c), aquellas de hojas glabras presentaron un óptimo de cobertura a altitudes intermedias y en las laderas de exposición Norte, mientras que las de hojas pubescentes presentaron su óptimo de cobertura hacia la parte superior del gradiente en la exposición opuesta (Oeste). Las rosetas acaules también presentaron una tendencia clara a aumentar su cobertura con la altitud y a estar asociadas a las laderas de exposición oeste, pero presentaron valores de cobertura mucho menores (< 5%).

Análisis multivariado de ordenamiento

Se realizó un ordenamiento directo utilizando un Análisis Canónico de Correspondencia, ACC (combinando las abundancias de las formas de vida y las variables ambientales, $p=0,005$, Test de Montecarlo). El 1er eje canónico de ordenamiento explica el 60.0% de la varianza, mientras que el segundo y tercer eje explican respectivamente el 29,9 y el 8,1% de la varianza. En la figura 5a se presenta el ordenamiento de todas las unidades de muestreo en los dos primeros ejes del ACC. En este caso, se asignaron símbolos diferentes a las unidades muestrales en función de la altitud, siendo evidente que aquellas ubicadas a mayor altitud tienen una estructura de abundancias de formas de vida similar y están agrupadas en el cuadrante inferior derecho

del plano de ordenación (siguiendo la dirección del vector que representa la correlación de la altitud con los dos primeros ejes), mientras que las que estaban ubicadas a altitudes menores se agrupan en el extremo opuesto del diagrama (cuadrante superior izquierdo). Por otro lado, la pendiente muestra el lambda A más bajo (estadísticamente no significativo) y las correlaciones más bajas con los ejes de ordenación y muestra una correlación negativa con la altitud, lo que sugiere que las parcelas con pendientes mayores tendieron a estar ubicadas a menor altitud, más cerca del límite del bosque (Tabla 3).

La exposición presenta el lambda A más alto y las correlaciones más altas con los dos primeros ejes de ordenación (Tabla 3) y define un gradiente ambiental independiente del definido por la altitud (ambas variables muestran una relación ortogonal entre sí en el plano de ordenación). En la figura 5b se presenta la ordenación de las unidades de muestreo en el mismo plano definido por los dos primeros ejes canónicos, pero en este caso, se asignaron símbolos diferentes a las unidades en función de la exposición de las transectas a las que pertenecían. Así, observamos que las unidades con exposición Oeste se agrupan en el extremo superior derecho del diagrama, las de exposición Noroeste ocupan una posición intermedia, mientras que las unidades de exposición Norte se agrupan en el extremo inferior izquierdo.

El diagrama de ordenación de las formas de vida sobre los primeros dos ejes del ACC (figura 6) muestra que las rosetas caulescentes pubescentes y las rosetas acaules están asociadas con las unidades muestrales de mayor altitud, mientras que los helechos mesófilos, árboles y gramíneas arbustivas se encuentran el extremo opuesto del diagrama. Por otro lado, la forma de vida más claramente asociada a las laderas de exposición norte son las rosetas caulescentes glabras, mientras que las rosetas caulescentes pubescentes y las rosetas acaules ocupan una posición en el plano de ordenación cercano a parcelas en exposiciones noroeste y oeste. Las formas de vida más claramente asociadas a las parcelas con exposición oeste son los arbustos nanófilos y leptófilos.

DISCUSIÓN

Varios autores han propuesto que las especies incluidas dentro de una misma forma de vida, no

Tabla 2. Valores del coeficiente de regresión (R²), significancia estadística (p), modelo predictor de respuesta y nivel de significancia, de la distribución de formas de vida en función de una sola variable ambiental (altitud) o dos variables ambientales (altitud y exposición) en el límite superior de la zona de transición bosque-páramo, en la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida. Se utilizaron los modelos: a) Gaussiano, b) Sigmoidal, c) Cuadrático, d) Gau+Gau: Gaussiano para ambas variables, e) Sig+Sig: Sigmoide para ambos factores ambientales, f) Parabólico para ambos factores, g) Sig+Gau: Sigmoide para la altitud y Gaussiano para la exposición, h) Gau+Sig: Gaussiano para la altitud y Sigmoide para la exposición.

Forma de Vida	Código FV	Altitud			Altitud y Exposición				
		R ²	p	Mod. Predictor	Signif.	R ²	p	Mod. Predictor	Signif.
Roseta caulescente glabra	RCG	0,0427	0,3917	Gaussiano	NS	0,2794	0,0081	Sig+Sig	**
Roseta caulescente pubescente	RCP	0,1430	0,0363	Gaussiano	*	0,5259	0,0001	Gau+Gau	****
Roseta acaule	RA	0,2922	0,0006	Gaussiano	***	0,7436	0,0001	Gau+Gau	****
Hierbas no gramínoideas	h	0,0501	0,3313	Gaussiano	NS	0,4883	0,0001	Sig+Sig	****
Arbustos micrófilos	au	0,0513	0,3223	Sigmoidal	NS	0,3797	0,0005	Sig+Gau	***
Arbustos nanófilos	an	0,0134	0,7477	Gaussiano	NS	0,5488	0,0001	Sig+Sig	****
Arbustos leptófilos	al	0,0611	0,2578	Sigmoidal	NS	0,6271	0,0001	Sig+Sig	****
Árboles	A	0,3738	0,0001	Sigmoidal	****	0,7672	0,0001	Sig+Sig	****
Helechos micrófilos	Hu	0,2661	0,0013	Cuadrático	**	0,2908	0,0061	Parabólico	**
Helechos mesófilos	Hm	0,7672	0,0001	Sigmoidal	****	0,4936	0,0001	Sig+Sig	****
Briófito	B	0,0317	0,5002	Sigmoidal	NS	0,1787	0,0823	Gau+Sig	NS
Líquén	L	0,1437	0,0356	Cuadrático	*	0,3604	0,0009	Sig+Gau	***
Gramíneas arbustivas	Ga	0,1122	0,0773	Sigmoidal	NS	0,3656	0,0008	Sig+Sig	***
Gramíneas en macolla	GM	0,0924	0,1245	Gaussiano	NS	0,5393	0,0001	Sig+Gau	****

solo comparten un plan o forma de crecimiento similar, sino también respuestas adaptativas similares frente a los principales factores limitantes en un ambiente dado (Medina 1996; Azócar *et al.* 2000; Azócar y Rada 2006). La notable convergencia evolutiva entre las especies de plantas dominantes en los páramos de los Andes Tropicales y los ecosistemas Afroalpinos hacia formas de vida similares son evidencia de que estas representan modelos exitosos de respuesta frente a las particulares condiciones ecológicas de la alta montaña tropical (Hedberg y Hedberg 1979; Monasterio y Vuilleumier 1986).

En este trabajo nos propusimos evaluar si un análisis de la estructura de la comunidad en términos de la abundancia de las formas de vida (en lugar del enfoque taxonómico-florístico utilizado más comúnmente) permite identificar patrones consistentes de distribución a lo largo de un gradiente altitudinal entre los 3.350 y los 3.550 m en la Sierra Nevada de Mérida. Esta es una zona típica de páramos húmedos de pajonal ubicada inmediatamente por encima del límite continuo del bosque en zonas poco intervenidas con una fisonomía relativamente uniforme, por lo que los posibles patrones de distribución de formas de vida no eran obvios *a priori*. Además de la altitud, se analizó la influencia de otras dos variables topográficas: la exposición y la pendiente. Nuestros resultados indican que las formas de vida estudiadas presentan patrones claros de cambio en su cobertura en función tanto de la altitud como de la exposición. Esto es particularmente interesante, dado que el gradiente altitudinal comprendió solo 200 m de elevación y que las diferencias de exposición entre las transectas no eran extremas (de Norte a Oeste).

La importancia de la altitud en influenciar la distribución de las formas de vida pudiera ser interpretada principalmente en términos de la disminución de la temperatura con la elevación (0,6° C por cada 100 m, Andressen y Ponte 1973) y del aumento en la distancia al límite continuo del bosque. Las formas de vida más claramente asociadas a los páramos en el extremo inferior del gradiente fueron los árboles y los helechos mesófilos, ambas características del bosque paramero. Esto sugiere que estas formas de vida propias del bosque son capaces de establecerse en las condiciones del páramo abierto, pero que su cobertura disminuye rápidamente al ascender en el gradiente altitudinal. Otros estudios en el mismo sector de la Sierra

Nevada de Mérida (Ramírez *et al.* 2009; Puentes 2010) y en el ecotono bosque-páramo en Ecuador (Bader *et al.* 2007a) reportan que existen algunas especies de árboles capaces de establecerse por encima del límite continuo del bosque, pero que su distribución está restringida a los páramos más bajos. Entre los factores propuestos como limitantes del establecimiento de los árboles en los páramos más altos, están barreras asociadas al proceso de dispersión de propágulos y la formación de bancos de semillas (Vargas 2008), así como barreras para la supervivencia y establecimiento de las plántulas y juveniles asociadas a la ocurrencia de bajas temperaturas y altos niveles de radiación incidente (Bader *et al.* 2007b; Puentes 2010; Dulhoste 2010). Considerando la escala regional, Suárez del Moral y Chacón-Moreno (en prensa) encuentran que la distribución altitudinal del ecotono bosque-páramo está muy asociada no sólo al gradiente altotérmico, sino también a la distribución y abundancia de las precipitaciones a lo largo del año.

Por otro lado, también se encontraron formas de vida que aumentan claramente su cobertura con la altitud y que tienen una distribución restringida a las partes más altas del gradiente estudiado (sobre los 3.425 m): las rosetas acaules, las rosetas caulescentes pubescentes y los arbustos leptófilos. Ramsay y Oxley (1997) también reportan que la altitud es una variable clave para interpretar la distribución de formas de vida en varios páramos en Ecuador y reportan una asociación consistente entre la abundancia de las rosetas acaules y los sitios de mayor elevación. Por otro lado, resulta interesante que en nuestro estudio la presencia de pubescencia foliar y de láminas foliares más pequeñas esté asociado a un óptimo altitudinal más alto en las rosetas caulescentes y los arbustos esclerófilos respectivamente. Ambas características foliares han sido asociadas en estas formas de vida con la posibilidad de mantener un balance energético y térmico más favorable en el contexto de las altas radiaciones y la mayor amplitud térmica en las zonas de mayor elevación en la alta montaña tropical (Vareschi 1992; Meinzer *et al.* 1994; Ely y Torres 2003; Rosquete 2004; Azócar y Rada 2006). Por ejemplo, Meinzer *et al.* (1994) aportan evidencia de que la pubescencia juega un papel determinante como mecanismo de protección frente a los altos niveles de radiación del páramo en el caso de las rosetas caulescentes. Por otro lado, Vareschi (1992) consiguió una disminución en el tamaño de la lámina foliar en

DISTRIBUCIÓN DE FORMAS DE VIDA EN EL ECOTONO BOSQUE-PÁRAMO

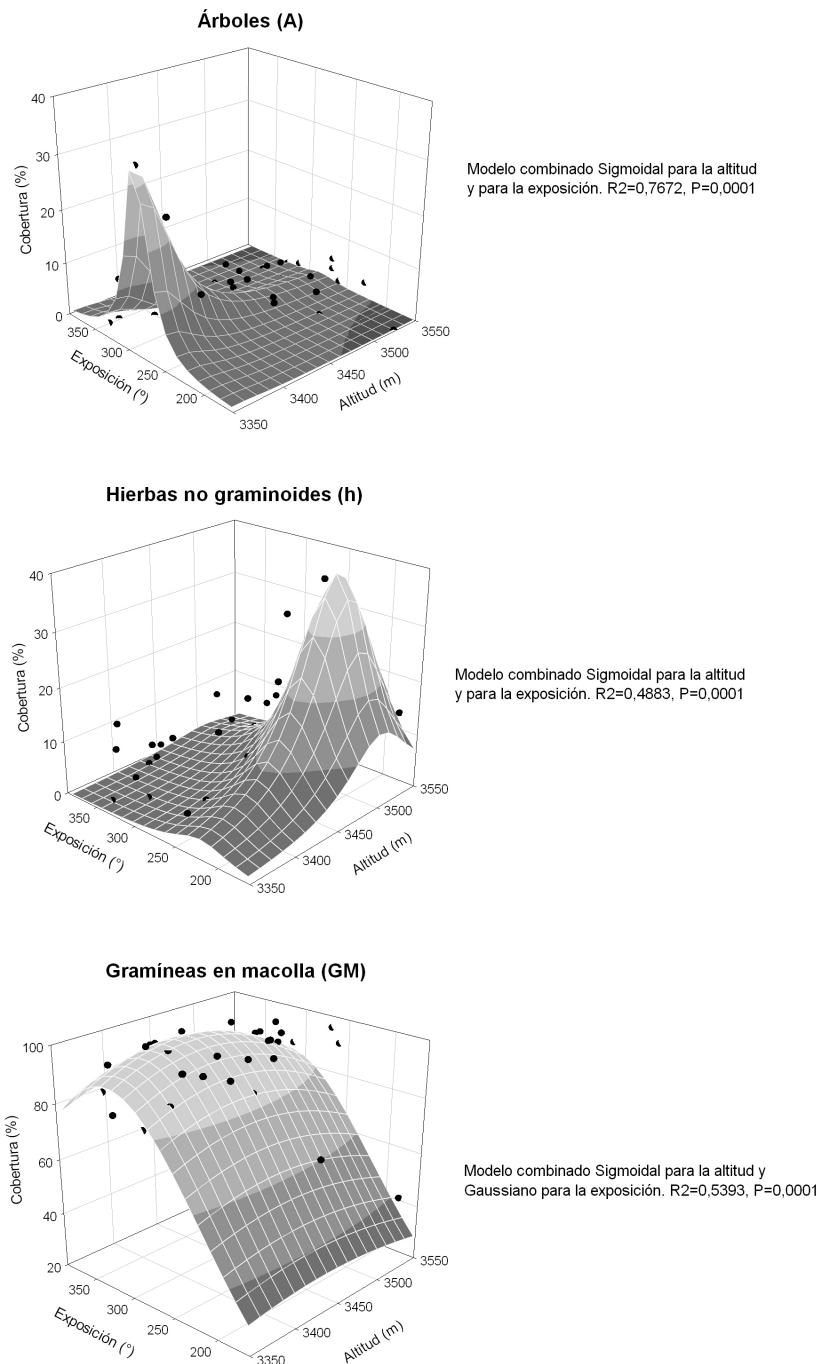


Figura 4a. Modelos de regresión de la distribución de abundancia (porcentaje de cobertura) de las diferentes formas de vida en relación al gradiente altitudinal y el gradiente de exposición en el límite superior de la zona de transición bosque-páramo, en la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida. Formas de vida Árboles (A), Hierbas no gramíneas (h) y Gramíneas en macolla (GM). Se indica los tipos de modelos predictores para cada factor ambiental, el valor del coeficiente de correlación (R^2) y el valor de significancia estadística de la regresión (P). El gradiente de exposición está expresado en grados de orientación desde el extremo Oeste (extremo inferior del eje) hasta el extremo Noreste (Posiciones entre el Norte y el Noreste se expresaron en valores por encima de 360° para mantener la continuidad del gradiente).

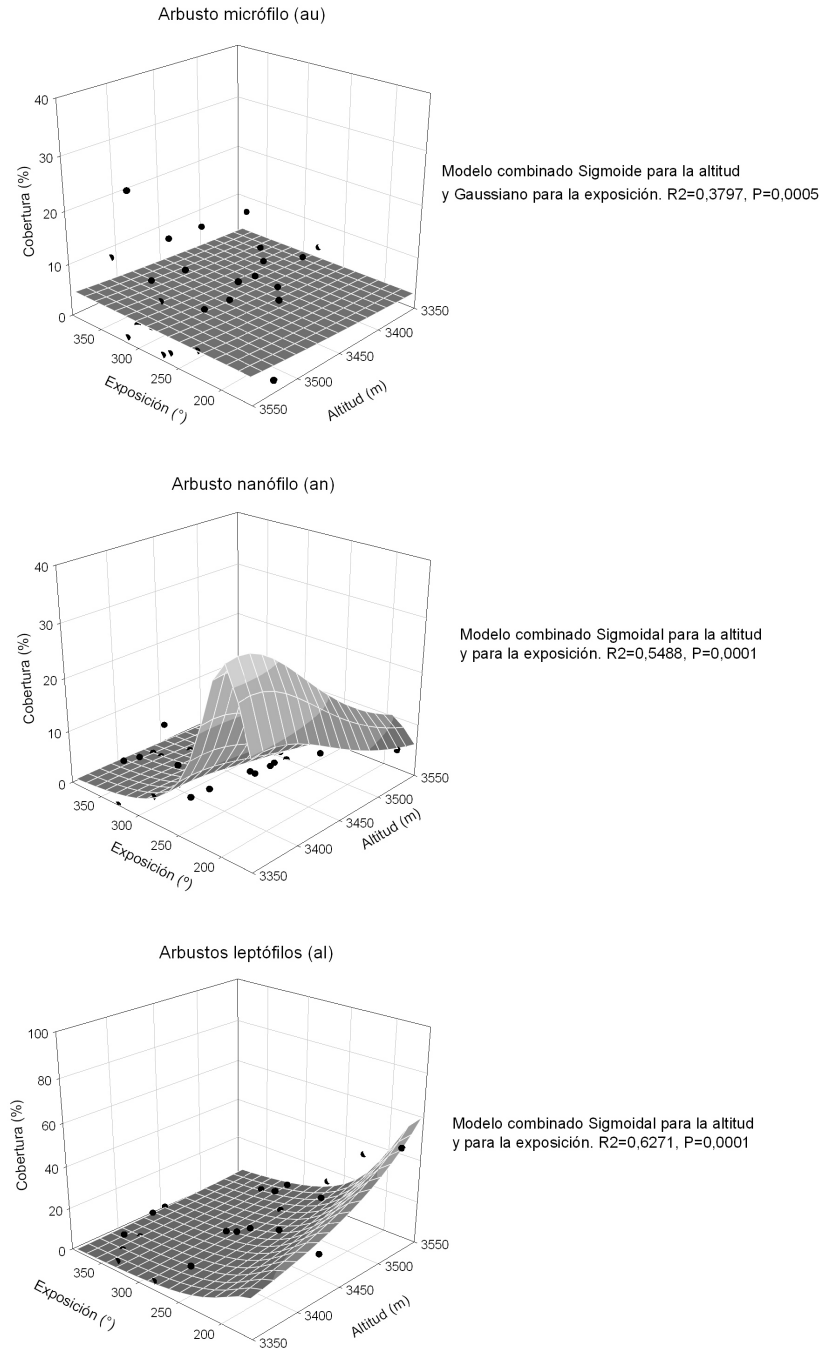


Figura 4b. Modelos de regresión de la distribución de abundancia (porcentaje de cobertura) de las diferentes formas de vida en relación al gradiente altitudinal y el gradiente de exposición en el límite superior de la zona de transición bosque-páramo, en la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida. Formas de vida Arbustos: micrófilos (au), nanófilos (an) y leptófilos (al). Se indica los tipos de modelos predictores para cada factor ambiental, el valor del coeficiente de correlación (R^2) y el valor de significancia estadística de la regresión (P). El gradiente de exposición está expresado en grados de orientación desde el extremo Oeste (extremo inferior del eje) hasta el extremo Noreste (Posiciones entre el Norte y el Noreste se expresaron en valores por encima de 360° para mantener la continuidad del gradiente).

DISTRIBUCIÓN DE FORMAS DE VIDA EN EL ECOTONO BOSQUE-PÁRAMO

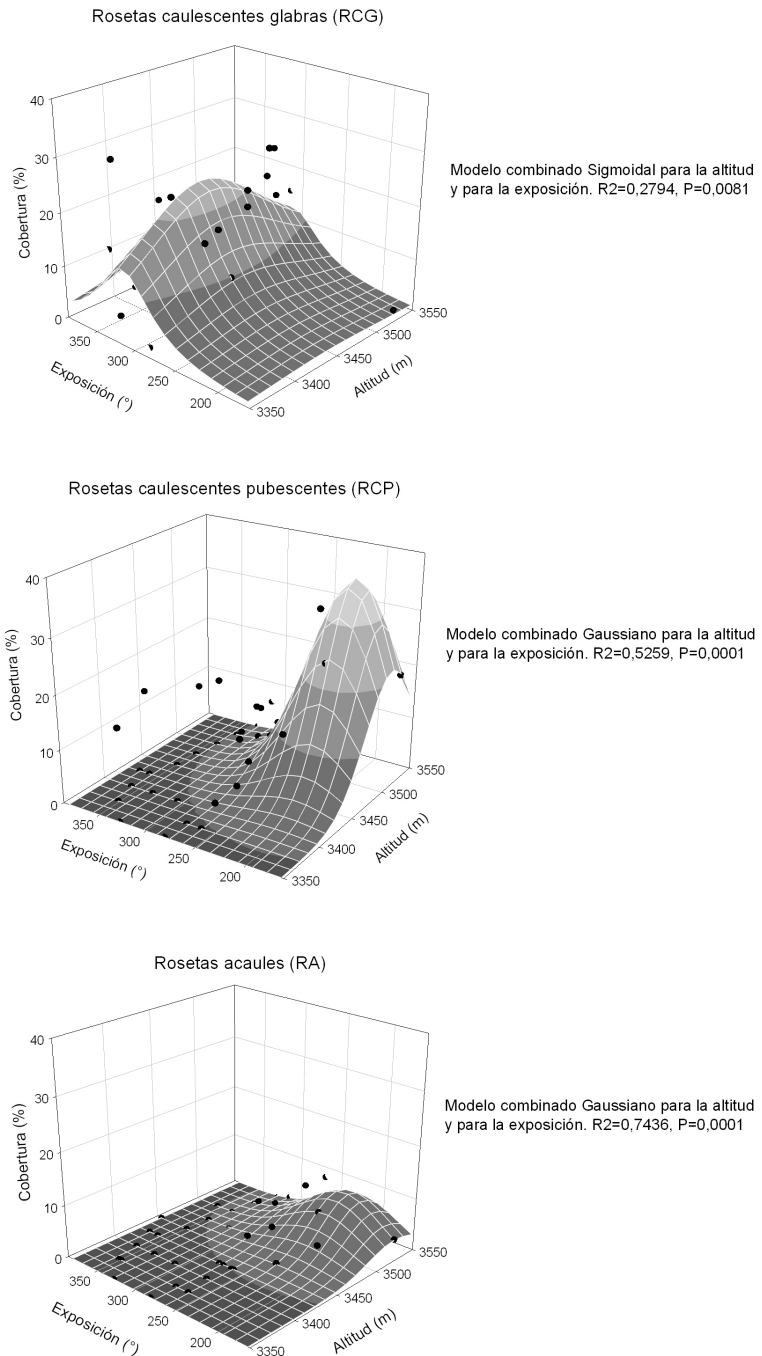


Figura 4c. Modelos de regresión de la distribución de abundancia (porcentaje de cobertura) de las diferentes formas de vida en relación al gradiente altitudinal y el gradiente de exposición en el límite superior de la zona de transición bosque-páramo, en la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida. Formas de vida Rosetas: caulescentes glabras (RCG), caulescentes pubescentes (RCP) y acaules (RA). Se indica los tipos de modelos predictores para cada factor ambiental, el valor del coeficiente de correlación (R^2) y el valor de significancia estadística de la regresión (P). El gradiente de exposición está expresado en grados de orientación desde el extremo Oeste (extremo inferior del eje) hasta el extremo Noreste (Posiciones entre el Norte y el Noreste se expresaron en valores por encima de 360° para mantener la continuidad del gradiente).

Tabla 3. Valores de Lambda A y correlación de las variables ambientales con los ejes de ordenamiento del Análisis Canónico de Correspondencia para la distribución de formas de vida en el límite superior del ecotono bosque-páramo en la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida. Se indican con un asterisco los valores de Lambda A que son estadísticamente significativos ($\alpha=0,05$).

Variable Ambiental	Lambda A	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Exposición	0.07*	-0,54	0,44	0,20
Altitud	0.06*	0,49	0,49	-0,20
Pendiente	0.03	-0,33	-0,19	-0,46

arbustos del chirivital paramero con el incremento en la altitud.

En cuanto a los óptimos altitudinales de distribución de las rosetas caulescentes, Rosquete (2004) reportó para La Aguada que especies del género *Espeletia* (pubescentes) pueden alcanzar altitudes hasta los 4.300 m de altitud, mientras que especies pertenecientes al género *Ruilopezia* (glabras) se encuentran por debajo de los 3.500 m de altitud.

Nuestros resultados sugieren que la exposición juega un papel importante en la distribución de las formas de vida en el límite superior del ecotono bosque-páramo, incrementando marcadamente el poder predictivo de los modelos de regresión al incluir esta variable además de la altitud (Tabla 2) y mostrando una alta correlación con los dos primeros ejes de ordenación del ACC (Tabla 3). Esto sugiere que en esta franja altitudinal estrecha (200 m de diferencia en elevación) ubicada inmediatamente por encima del límite bosque-páramo, las variaciones en exposición pudieran ser tan importantes como la altitud en modificar la estructura de abundancias de las formas de vida. Estudios clásicos en el complejo morrénico del páramo de Mucubají demostraron la importancia de la exposición en inducir cambios significativos en la distribución espacio-temporal de la radiación incidente y el balance térmico local, condicionando a su vez cambios en la estructura de la vegetación (Azócar y Monasterio 1980; Fariñas y Monasterio 1980).

La inclusión de caracteres morfológicos foliares en la definición de las formas de vida parece haber sido importante no solo en el caso de la altitud sino también de la exposición para la detección de patrones consistentes de respuesta. Así, encontramos una mayor cobertura de rosetas caulescentes pubescentes y de arbustos de hojas más pequeñas (leptófilos y nanófilos) en las laderas de exposición oeste, mientras que las

rosetas caulescentes glabras tendieron a mostrar coberturas más altas en las laderas de exposición norte y noroeste. Como se mencionó en la descripción del área de estudio, las laderas que miran al oeste presentan una temperatura media y mínima ligeramente más baja (ver también Azócar y Monasterio 1980). Esto sugiere que pequeños cambios en la temperatura producto del cambio climático global pudieran no solo inducir desplazamientos verticales de la vegetación sino también generar rearrreglos en la distribución horizontal de formas de vida entre zonas con exposiciones contrastantes (para una discusión general de este tema ver Körner 2003). En el caso de Ecuador, Bader *et al.* (2007b) reportan que la exposición, y los cambios asociados en temperatura y radiación son importantes en modular la respuesta de la vegetación en el límite bosque-páramo.

Llama la atención que las variaciones en la pendiente no parecen haber influenciado de manera clara la distribución de las formas de vida estudiadas. Esto pudiera estar vinculado a nuestra exclusión de áreas de vegetación azonal con pendientes extremas, al constituir ambientes con condiciones poco representativas de las dominantes en el ecotono bosque-páramo (i.e. pequeños fondos de valle glaciares o cañadas con pendientes muy abruptas). Por otro lado, la correlación negativa entre la pendiente y la altitud puede haber resultado en que sus efectos sobre la estructura de la vegetación fueran enmascarados. También es importante resaltar que las gramíneas en macolla presentaron una distribución bastante uniforme, con valores de cobertura muy altos a todo lo largo del graiente altitudinal estudiado. Esto sugiere que esta forma de vida, tal y como fue definida, está experimentando condiciones ambientales cercanas al óptimo para su desarrollo a todo lo largo del rango de altitudes muestreado.

DISTRIBUCIÓN DE FORMAS DE VIDA EN EL ECOTONO BOSQUE-PÁRAMO

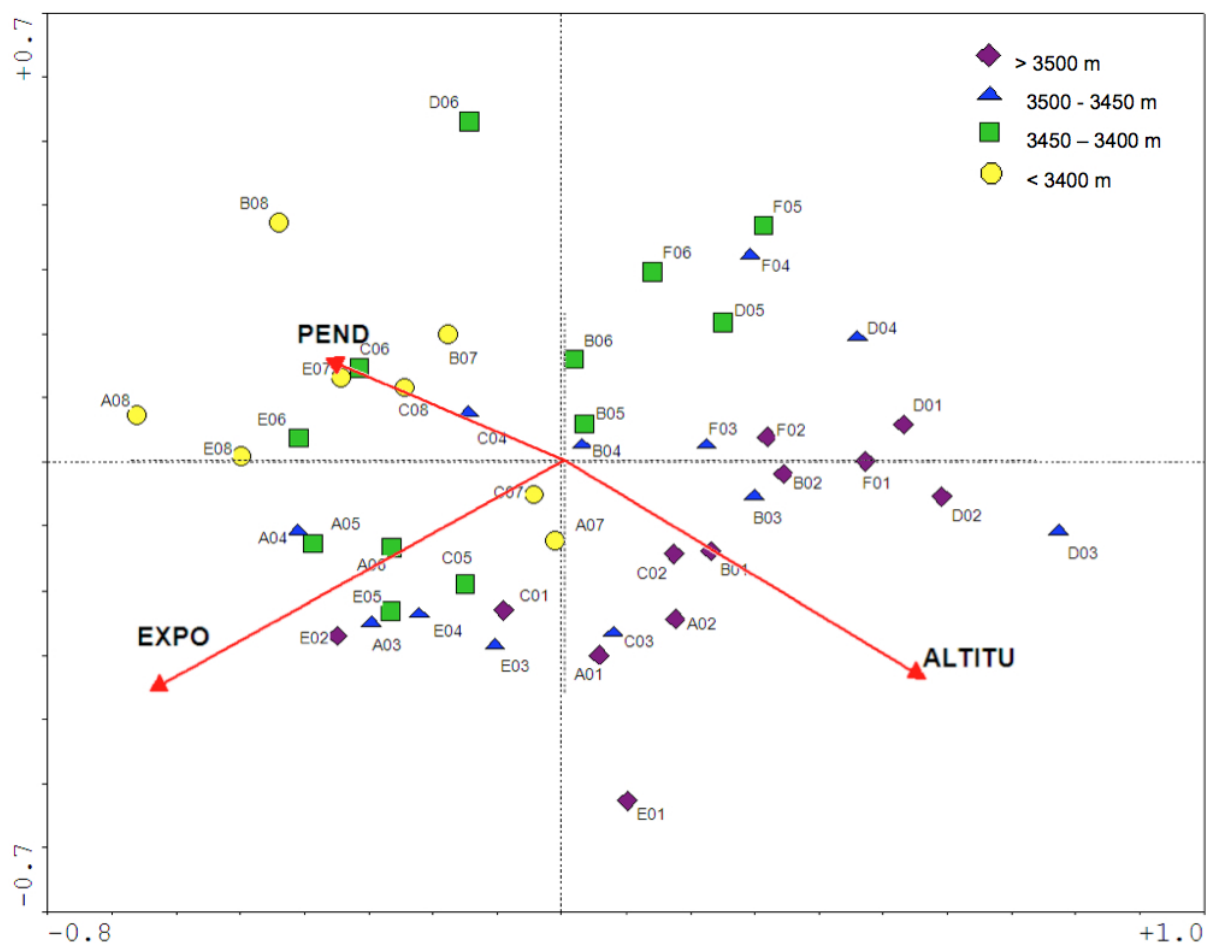


Figura 5a. Ordenamiento de todas las unidades de muestreo en los dos primeros ejes del Análisis Canónico de Correspondencia para la distribución de formas de vida en el ecotono bosque-páramo en la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida. Se indican con vectores la correlación de las variables ambientales con los ejes de ordenamiento. a) Ordenamiento discriminando las unidades de muestreo según el rango altitudinal. El código junto a cada unidad de muestreo corresponde al código asignado en función de la transecta (letras, ver Figuras 1 y 2) y la altitud (desde 1 en las altitudes máximas hasta 8 en las mínimas).

Por otro lado, es posible que para esta forma de vida sea necesaria una clasificación más fina que incorpore caracteres adicionales de valor adaptativo. En este sentido, Márquez *et al.* (2004) encontraron que en un gradiente altitudinal más amplio entre el páramo andino y el altoandino, las especies de gramínea de metabolismo C3 se encuentran preferentemente en las zonas más altas y las especies C4 en zonas bajas.

En conclusión, en el contexto del análisis de los procesos que influyen la estructura y dinámica de la vegetación en el límite forestal montano, los resultados de este estudio apoyan la idea de que es muy importante considerar el efecto modulador de

la exposición sobre los cambios ambientales que ocurren a lo largo de gradientes altitudinales (ver Sarmiento 1986; Körner 2003). Por lo tanto, en el desarrollo de modelos espaciales de simulación del efecto del calentamiento global sobre dinámica de la vegetación, pudiera ser clave incorporar la interacción entre ambas variables (exposición y altitud) y su relación con los cambios en la temperatura y la radiación incidente (ej. Bader 2007). Así mismo, nuestros resultados sugieren que el desarrollo de esquemas de clasificación de especies que capturen la diversidad de formas de vida presentes en el ecotono de la línea de árboles, permiten detectar patrones espaciales consistentes.

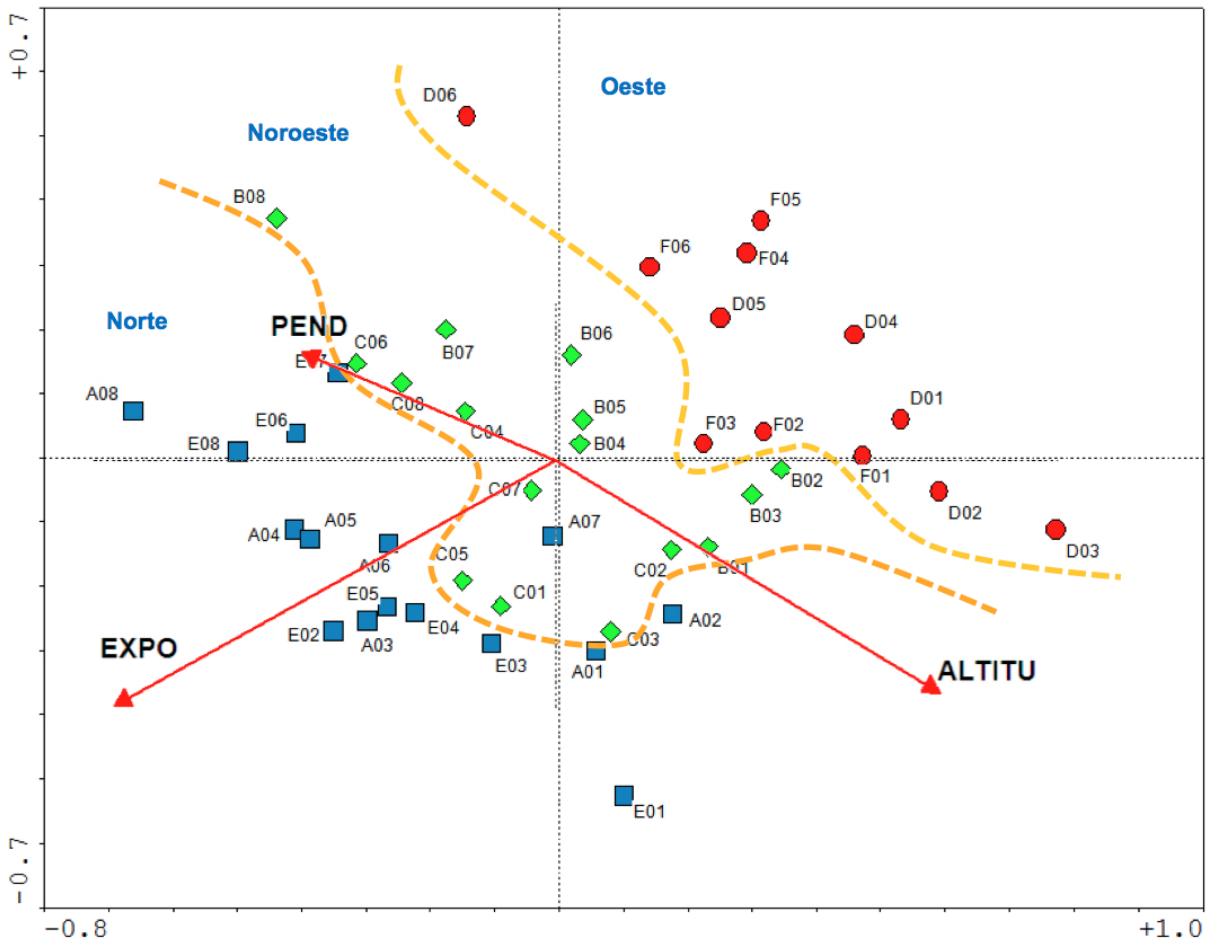


Figura 5b. Ordenamiento de todas las unidades de muestreo en los dos primeros ejes del Análisis Canónico de Correspondencia para la distribución de formas de vida en el ecotono bosque-páramo en la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida. Se indican con vectores la correlación de las variables ambientales con los ejes de ordenamiento. b) Ordenamiento discriminando las unidades de muestreo según la exposición. El código junto a cada unidad de muestreo corresponde al código asignado en función de la transecta (letras, ver Figuras 1 y 2) y la altitud (desde 1 en las altitudes máximas hasta 8 en las mínimas).

Estos patrones pudieran ser interpretados en términos de las respuestas fisiológicas y adaptativas de las plantas a factores ambientales limitantes a través del desarrollo de esquemas de clasificación de especies en grupos funcionales de plantas (Körner 1993; Medina 1996; Gitay y Noble 1997). Un aspecto clave en este contexto es la evaluación de la correspondencia de las formas de vida del páramo con una clasificación de las especies en grupos funcionales, un tema en que la evidencia disponible no es todavía concluyente (ver Azócar *et al.* 2000; Alvizu 2004; Pirela 2006).

En este trabajo, la incorporación de caracteres con un claro valor adaptativo como el tamaño

de la lámina foliar o la pubescencia, parece haber sido particularmente importante en detectar patrones de respuesta consistentes. Por ejemplo, nos permitió detectar el aumento en cobertura de las rosetas caulescentes pubescentes y los arbustos leptófilos en las zonas de mayor altitud y de exposición oeste (donde las condiciones ambientales pudieran ser más limitantes en términos del balance energético de las hojas). Por lo tanto, para poder entender y predecir la respuesta del límite bosque-páramo ante escenarios de cambio ambiental, es clave profundizar nuestra comprensión de las respuestas adaptativas asociadas a la diversidad

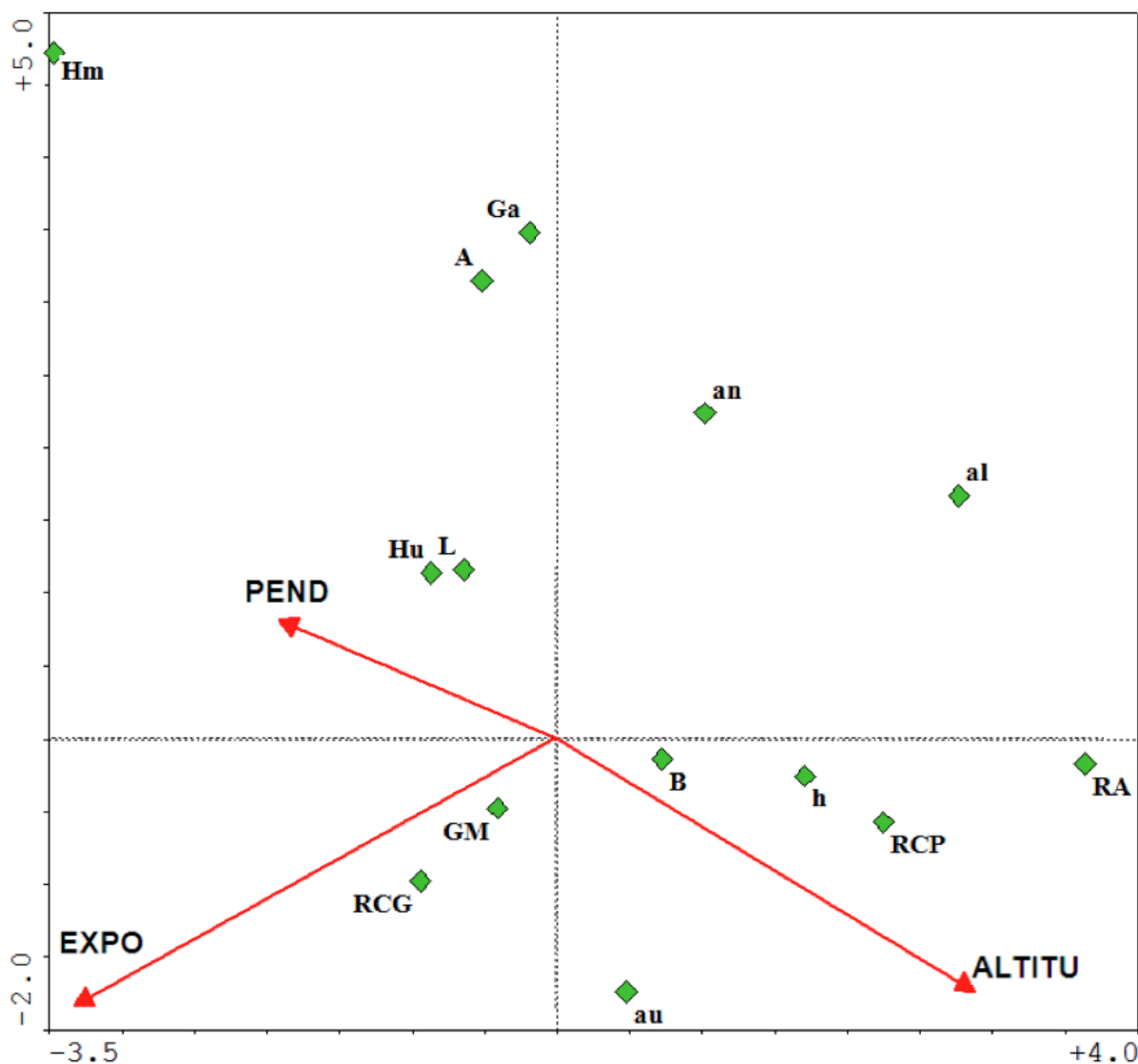


Figura 6. Ordenamiento de las formas de vida en los dos primeros ejes del Análisis Canónico de Correspondencia en el ecotono bosque-páramo en la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida. Se indican con vectores la correlación de las variables ambientales con los ejes de ordenamiento. RCG: rosetas caulescentes glabras, RCP: rosetas caulescentes pubescentes, RA: rosetas acaules, h: hierbas, au: arbustos micrófilos, an: arbustos nanófilos, al: arbustos leptófilos, A: árboles, Hμ: helechos y afines micrófilos, Hm: helechos y afines mesófilos, B: briofitos, L: líquenes, Ga: gramíneas arbustivas, GM: gramíneas en macolla.

de formas de vida presentes en esta compleja zona ecotonal, y así poder desarrollar modelos menos fenomenológicos y más mecanísticos-funcionales de la dinámica de la vegetación.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado gracias al financiamiento otorgado por el Instituto Interamericano para la

Investigación del Cambio Global (IAI) a través del proyecto LEAF CRNII 005. Gracias a la Gerencia del Sistema Teleférico de Mérida y al Instituto Nacional de Parques, por su colaboración en el acceso al área de estudio. Agradecemos también a Francisca Ely, Fermín Rada, Carlos García, Dimas Acevedo y Mario Fariñas por sus comentarios y sugerencias los cuales ayudaron a fortalecer el trabajo.

LITERATURA CITADA

- ALVIZU, P. 2004. Complejidad y respuesta funcional de la vegetación del páramo a lo largo de gradientes altitudinales. Tesis de Doctorado. Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- ANDRESSEN, R y R. PONTE. 1973. Estudio integral de las cuencas de los Ríos Chama y Capazón. Universidad de Los Andes Facultad de Ciencias Forestales, Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales. Mérida Venezuela.
- ARZAC, A. 2008. Distribución espacial de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico en los Andes Tropicales. Tesis de Licenciatura. Departamento de Biología, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- AZOCAR, A. y M. MONASTERIO. 1980. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el páramo de Mucubají. En: Monasterio, M. (Ed): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de los Andes. Mérida. 225 – 262 pp.
- AZOCAR, A., RADA, F., y C. GARCIA-NUÑEZ. 2000. Aspectos ecofisiológicos para la conservación de ecosistemas tropicales contrastantes. Boletín de la Sociedad Botánica de Méjico 65:89-94.
- AZOCAR, A. y F. RADA. 2006. Ecofisiología de plantas de páramo. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 182 pp.
- BADER, M. 2007. Tropical alpine treelines: how ecological processes control vegetation patterning and dynamics. Tesis de Doctorado. Universidad de Wageningen. Wageningen, Holanda.
- BADER, M., M. RIETKERK y A. BREGT. 2007a. Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. Arctic, Antarctic and Alpine Research. 39: 353-364.
- BADER, M., I. VAN GELOOF y M. RIETKERK. 2007b. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. Plant Ecology. 191: 33-45.
- BARBOUR, M., BURK, J., PITTS, F., WILLIAM, F. y M. SCHWARTZ. 1998. Terrestrial Plant Ecology. 3ra edición. Editorial Benjamin/Cummings. California, Estados Unidos.
- BALSLEV, H. y T. DE VRIES. 1989. Life forms and species richness in a bunch grass páramo on Mount Cotopaxi, Ecuador. En: Erdelen, W., Ishwaran, N. y P. Müller (eds.). Proceedings of the Internacional and Interdisciplinary Symposium Tropical Ecosystems. Margraf Scientific Books, Weikersheim. pp. 45-58.
- DULHOSTE, R. 2010. Respuestas ecofisiológicas de plantas del límite arbóreo (selva nublada – páramo) al estrés térmico, hídrico y lumínico en los Andes Venezolanos. Tesis de Doctorado. Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- ELY, F. y F. TORRES. 2003. Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Páramo del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *Plantula* 3(2):101–115.
- FARIÑAS, M. 1996. Análisis de la Vegetación y de sus Relaciones con el Ambiente Mediante Métodos Multivariantes de Ordenamiento. Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales Y Ecológicas. ULA. Mérida. Venezuela. 183 pp.
- FARIÑAS, M. y M. MONASTERIO. 1980. La vegetación del páramo de Mucubají: análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. En: Monasterio, M. (Ed.). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de los Andes. Mérida. 264-307 pp.
- GITAY, H. y I.R. NOBLE. 1997. What are functional types and how should we seek them? En: Smith, T.M., Shugart H.H. y F.I. Woodward (Eds.). *Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HEDBERG, O. 1964. Features of Afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica* 49: 1-144.
- HEDBERG, I. y O. HEDBERG. 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos* 33: 297-307.
- KEATING, P. 1999. Changes in paramo vegetation along an elevation gradient in southern Ecuador. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 129: 159-175.
- KIMBALL, K. y D. WEIHRAUCH. 2000. Alpine vegetation communities and the Alpine-Treeline ecotone boundary in New England as biomonitors for climate change. *USDA Forest Service Proceedings*. 15(3): 93-101.
- KÖRNER, CH. 1993. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. En: Schultze E.D. y H.A. Mooney (Eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer Verlag. Berlin. 97-116 pp.
- KÖRNER, CH. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115:445-459.
- KÖRNER, CH. 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer. Berlin. 344 pp.

DISTRIBUCIÓN DE FORMAS DE VIDA EN EL ECOTONO BOSQUE-PÁRAMO

- LAUER, W. 1979. La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los andes tropicales. En: Salgado-Labouriau, M. (Ed): El Medio Ambiente Páramo. IVIC. Caracas, Venezuela, 29 – 45 pp.
- MARQUEZ, E., FARIÑAS, M., BRICEÑO, B. y F. RADA. 2004. Distribution of grasses along an altitudinal gradient in a Venezuelan Páramo. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 649 – 660.
- MEDINA, E. 1996. Diversidad morfológica y funcional del grupo de productores primarios en sabanas. *Interciencia* 21(4): 193-202.
- MEINZER, F. C., GOLDSTEIN, G., y F. RADA. 1994. Páramo microclimate and leaf thermal balance of Andean giant rosette plants. En: Rundel, P. W., Smith, A. P. y Meinzer, F. C. (Eds). *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. Cambridge University Press. Cambridge, 45 – 59 pp.
- MENA, P. y H. BALSLEV. 1986. Comparación entre la vegetación de los páramos y el cinturón Afroalpino. Reports from the Botanical Institute. Universidad de Arhus, No. 12. Arhus.
- MONASTERIO, M. 1980. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En: Monasterio, M. (Ed). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Editorial de la Universidad de los Andes. Mérida. 93 – 158 pp.
- MONASTERIO, M. y VUILLEUMIER, F. 1986. High tropical mountain biota of the world. En: Vuilleumier F. y M. Monasterio (Eds). *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press. Oxford. 3-7 pp.
- ORTIZ-JAUREGUIZAR, E. y CLADERA, G. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 498-364.
- PDVSA-INTEVEP. 2007. Código estratigráfico de las cuencas petroleras de Venezuela. Editado por el Comité Interfiliial de Estratigrafía y Nomenclatura (CIEN). www.lexico.com/lexico.
- PIRELA, M. 2006. Análisis funcional de la comunidad de plantas en tres unidades geomorfológicas del Páramo de Mucubají. Tesis de pregrado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 95 pp.
- PUNTES, J. 2010. Patrones y mecanismos de establecimiento de dos especies leñosas en la transición entre el bosque paramero y el páramo en los Andes tropicales. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- RAMIREZ, L., LLAMBI, L.D., SCHWARZKOPF, T., GAMEZ, L.E. y N.J. MARQUEZ. 2009. Vegetation structure along the forest – páramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: implications for understanding tropical treeline dynamics. *Ecotrópicos* 22(2): 83-98.
- RAMSAY, P.M. y E.R.B. OXLEY. 1997. The growth form composition of plant communities in the ecuadorian páramos. *Plant Ecology* 131: 173-192.
- ROSQUETE, C. 2004. Estudio del balance energético foliar en *Ruilopezia atropurpurea* (A.C Sm.) Cuatrec. (especie no pubescente) y *Espeletia schultzei* WEDD. (especie pubescente), en el Páramo Venezolano. Trabajo Especial de Grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- SALGADO-LABOURIAU, M. 1980. Paleocología de los páramos venezolanos. En: M. Monasterio (Ed): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 159 – 169 pp.
- SARMIENTO, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier F. y M. Monasterio (Eds): *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press. Oxford. 11-45 pp.
- SARMIENTO, L., LLAMBI, L.D., ESCALONA, A. y N. MARQUEZ. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology* 166:63-74.
- SLATYER, R.O. y I.R. NOBLE. 1992. Dynamics of montane treelines. En: Hansen, a. J. & f. Di Castri (eds). *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows*. Springer New York. 346- 359 pp.
- SQUEO, F., RADA, F., AZOCAR, A. y G. GOLDSTEIN. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: Is it equally represented in species with different plant height?. *Oecologia* 86: 378-382.
- SUÁREZ DEL MORAL, P. y E. CHACON-MORENO. (en prensa). Modelo espacial de distribución del ecotono bosque-páramo en Los Andes venezolanos. Visión actual y en escenarios de cambio climático. *Ecotrópicos*.
- TER BRAAK, C.J.F. y P. ŠMILAUER. 1998. *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows 4.02: Software for Canonical Community Ordination*. Microcomputer Power, USA.
- TIRADO, C. 1997. Estudio florístico de una comunidad Andina escandente. Tesis de Pregrado. 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.
- VAN DER HAMMEN, T. 1979. Historia y tolerancia de ecosistemas parameros. En: Salgado-Labouriau, M. (Ed): *El Medio Ambiente Páramo*. IVIC. Caracas, Venezuela. Pp. 5 –66.
- VARESCHI, W. 1970. *Flora de los Páramos de Venezuela*. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- VARESCHI, W. 1992. *Ecología de la vegetación tropical*. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas. 307 pp.
- VARGAS, O. 2008. Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca). Grupo de Restauración Ecológica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 372 p.
- WILLE, M., HOOGHIEMSTRA, H., HOFTEDE, R., FEHSE, y J. SEVINK. 2002. Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. *Journal of Tropical Ecology* 18: 409-440.
- YANEZ, P. 1998a. Caracterización florística en un sector de cambio Páramo - Selva Nublada en el Parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*. 42(1): 51-62.
- YANEZ, P. 1998b. Análisis de la distribución de especies vegetales a lo largo de un gradiente altitudinal Páramo-Selva Nublada del Parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. Tesis de Maestría. Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. 146 pp.

Recibido 13 de diciembre de 2010; revisado 27 de octubre de 2011; aceptado 13 de diciembre 2011

Anexo 1

Ecuaciones de los modelos predictores

a) Gaussiana

$$y = ae^{\left[-0,5 \frac{(x-x_0)^2}{b}\right]}$$

b) Sigmoidal

$$y = \frac{a}{1 + e^{-\frac{(x-x_0)}{b}}}$$

c) Cuadrática

$$y = y_0 + ax + bx^2$$

d) Gaussiana + Gaussiana

$$z = ae^{\left[-0,5 \left(\frac{(x-x_0)^2}{b} + \frac{(y-y_0)^2}{c}\right)\right]}$$

e) Sigmoidal + Sigmoidal

$$z = \frac{a}{\left[1 + e^{-\frac{(x-x_0)}{b}}\right] \left[1 + e^{-\frac{(y-y_0)}{c}}\right]}$$

f) Parabólico

$$z = z_0 + ax + by + cx^2 + dy^2$$

g) Gaussiana + Sigmoidal

$$z = a \left\{ e^{\left[-0,5 \frac{(x-x_0)^2}{b}\right]} + \frac{1}{1 + e^{-\frac{(y-y_0)}{c}}} \right\}$$