

Citar como:

Ataroff, M. 2001. Venezuela. En: Kappelle, M., Brown, A. (Eds).
Bosques Nublados del Neotrópico. Editorial IMBIO, Costa Rica, pp.
397-442.

Bosques nublados del neotrópico

Maarten Kappelle
Alejandro D. Brown
Editores



634.0

K17b

Kappelle, Maarten, ed.

Bosques nublados del neotrópico / Editado por Maarten Kappelle y Alejandro D. Brown. -1 ed.- Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio

704 p. : ils. ; 16 cm x 23 cm

Incluye mapas, gráficos, fotografías a color y blanco y negro.

ISBN 9968 - 702 - 50 - 1

1. Biodiversidad. 2. Desarrollo sostenible. 3. Recursos naturales.
4. Conservación de bosques. 5. Bosques - América Latina y El Caribe.
I. Brown, Alejandro D. II. Título.

Esta publicación es una producción conjunta del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio) de Costa Rica, la Fundación Agroforestal (FUA) de Argentina, el Comité Holandés de la Unión Mundial para la Conservación de la Naturaleza (NC-IUCN), la Universidad de Amsterdam (UvA) y el Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas (LIEY) de Argentina.

Consejo Editorial INBio: Rodrigo Gámez, Estrella Guier, Vilma Obando, Alfio Piva, Fabio Rojas, Sonia Rojas, Carlos Valerio, Nelson Zamora.

Coordinador editorial: Fabio Rojas Carballo

Editora: Diana Avila S.

Diseño y diagramación: Rodrigo Granados J.

Editores científicos: Maarten Kappelle y Alejandro D. Brown

Mapa de portada: V. Kapos, J. Rhind, M. Edwards and M.F. Price (2000) Developing a map of the world's mountain forests In M.F. Price and N. Butt (eds.) Forests in sustainable mountain development: A state-of-knowledge report for 2000. CAB International, Wallingford.

Fotografía de cubierta: M. Kessler, bosque nublado en Bolivia.

Primera edición, noviembre de 2001; 2.000 ejemplares

© Instituto Nacional de Biodiversidad

Hecho el depósito de ley

Reservados todos los derechos

Prohibida la reproducción total o parcial de este libro.

Hecho en Costa Rica por la Editorial INBio

VENEZUELA

Michele Ataroff S.

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE),
Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela
Correo electrónico: ataroff@ciens.ula.ve

RESUMEN. Las selvas y bosques nublados son los más importantes en extensión y conservación de los ocho tipos forestales húmedos de montaña de Venezuela. Se encuentran en la zona de condensación de nubes orográficas, lo cual determina sus características ecológicas más relevantes, como altas precipitaciones, alta humedad y baja radiación. Su distribución altitudinal depende, entre otros factores, de la continentalidad y masa del bloque montañoso en el que se encuentren, y varía desde 600-800 m en las montañas aisladas costeras hasta 2.000-3.000 m en cordilleras como la de Los Andes.

En este estudio se describen sus características florísticas y faunísticas, los rasgos biogeográficos, la dinámica forestal, las interacciones bióticas, los usos de la tierra y la conservación de los recursos naturales.

ABSTRACT. Cloud forests are the most important in extent and the best preserved of the eight humid montane forest types in Venezuela. Cloud forests can be found along the orographic condensation zone, where clouds determine their main ecological features like high precipitation, high relative humidity and low radiation. Their altitudinal range depends on the continentality and mass of the mountains where they occur, and vary between 600-800 m in the coastal isolated mountains and 2000-3000 m in large continental cordilleras, e.g. the Andes. This chapter describes environmental conditions, characteristics of the fauna and flora, biogeographic traits, forest dynamics, land use and conservation of natural resources.

Introducción

Tipos y distribución de selvas y bosques húmedos en las montañas

En Venezuela pueden reconocerse nueve sistemas montañosos distintos, actualmente desconectados y muy heterogéneos en tamaño, geología y origen. Esto, aunado a su posición con relación a los vientos dominantes y a la distancia del mar (continentales, costeros o insulares), determina condiciones ambientales diferentes

en cada bloque de montañas y en consecuencia una gran diversidad de ecosistemas, que incluyen una larga lista de pajonales, arbustales, bosques y selvas.

La falta de un criterio único para designar estos sistemas ha generado confusión en la literatura a la hora de analizarlos y compararlos entre sí. Ya se publicó un primer análisis (Ataroff 2000) que muestra la diversidad de selvas y bosques en las montañas venezolanas y compara las descripciones existentes en la literatura con el fin de establecer equivalencias, mostrando sus características principales y su distribución altitudinal. En ese estudio se reconocen 13 tipos de bosques y selvas ubicados por encima de 500 m de elevación, de los cuales ocho tienen un período de déficit hídrico no mayor de cuatro meses y una precipitación promedio anual mayor de 800-1.000 mm, mientras que los cinco restantes son más secos. Los bosques y selvas húmedos de montaña, según Ataroff (2000), se enumeran a continuación (en cada caso se citan algunos trabajos donde puede encontrarse la descripción).

A) Bosques altimontanos, que incluyen: A1) bosque altiandino y A2) bosque altotepuyano. Ellos conforman los bosques de mayor altitud, en unidades discontinuas sobre 3.000 m, y han sido descritos para Los Andes (la Cordillera de Mérida) como bosque altiandino (Monasterio 1980, Ataroff y Sarmiento en prensa) y como bosque altotepuyano para la cima de los tepuyes en el Sistema Guayanés (Huber 1995a,b, Vareschi 1992b).

B) Ecosistemas nublados, que incluyen: B1) selva nublada montano alta, B2) selva nublada montano baja, y B3) bosque nublado. Existen sistemas nublados en todas las montañas venezolanas, aunque el tipo y los rangos altitudinales son diferentes. Las selvas nubladas (B1+B2) se encuentran en la Cordillera de Mérida (Los Andes) desde 1.700-1.800 hasta 3.000 m (Sarmiento *et al.* 1971, Ataroff y Monasterio 1987, Veillon 1994, Bono 1996, Ataroff y Sarmiento en prensa); en la Sierra de Perijá desde 1.100 hasta 2.500 m (en promedio, desde 700 m en el extremo norte más cercano a la costa) (Ginés y Foldats 1953, Steyermark y Delascio 1985), aunque algunos autores como Acosta (1986) proponen un rango de 1.700 a 2.400 m para estas últimas; en las Serranías de Falcón y Lara desde 900-1.200 hasta 1.500 m (Steyermark 1975, Matteucci 1987); en la Cordillera de La Costa hasta 2.200-2.400 m comenzando desde 800 m en las laderas norte (frente al mar) y desde 1.200 m en las laderas sur y en la Serranía del Interior Central (Steyermark y Huber 1978, Huber 1986a,b, Monedero y González 1995); en la Serranía del Interior Oriental desde 1.700 hasta 2.400 m (Steyermark 1979); en la Cordillera Araya-Paria desde 1.000 m hasta 1.300 m (Steyermark y Agostini 1966, Bisbal 1998), y en el Cerro Santa Ana (aislado en la Península de Paraguaná) desde 550 hasta 700-800 m (Tamayo 1941, Cavalier 1986, Cavalier y Goldstein 1989, Matteucci 1987). El bosque nublado se encuentra desde 600 hasta 900 m en el Cerro Copey (aislado en la Isla de Margarita) (Cavalier y Goldstein 1989; Hoyos 1985; Sugden 1986) y en los tepuyes del Sistema Guayanés desde 1.500 hasta 2.000 m (Huber 1995a,b).

C) Selvas húmedas, que incluyen: C1) selva húmeda montana y C2) selva húmeda submontana. Las selvas húmedas montanas se han descrito para la Cordillera de Araya-Paria desde 600 hasta 1.000 m (Steyermark y Agostini 1966) y para los tepuyes de Guayana desde 800 hasta 1.500 m (Huber 1995a,b). Las selvas húmedas submontanas se han descrito para la Cordillera de Mérida (Los Andes) desde 150-200 m hasta 800 m (Sarmiento *et al.* 1971, Ataroff y Monasterio 1987, Veillon 1994, Bono 1996, Ataroff y Sarmiento en prensa), para la Sierra de Perijá desde 500 hasta 1.000 m (Ginés y Foldats 1953) y para el Sistema Guayanés desde 400 hasta 800 m (Huber 1995a,b).

D) Selva semicaducifolia montana, que ha sido descrita para la Cordillera de Mérida (Los Andes) desde 800 hasta 1.700 m (Sarmiento *et al.* 1971, Ataroff y Monasterio 1987, Bono 1996, Ataroff y Sarmiento en prensa), para la Sierra de Perijá desde 500 hasta 1.100 m (Ginés y Foldats 1953, Steyermark y Delascio 1985, Huber y Alarcón 1988); para las Serranías de Falcón y Lara desde 400-700 hasta 900-1.200 m (Steyermark 1975, Matteucci 1987); para la Cordillera de La Costa desde 400 hasta 800 m en las laderas Norte y desde 900 hasta 1.200 m en las laderas sur y la Serranía del Interior Central (Steyermark y Huber 1978, Huber y Alarcón 1988); para la Serranía del Interior Oriental desde 1.000 hasta 1.700 m (Steyermark 1979); para los tepuyes del Sistema Guayanés desde 800 hasta 1.500 m (Huber 1995a,b) y para el Cerro Copey (aislado en la Isla de Margarita) desde 250 hasta 600 m en laderas de barlovento y desde 500 hasta 700 m en laderas de sotavento (Hoyos 1985, Sugden 1986).

Como puede apreciarse, estas selvas y bosques húmedos de montaña forman un conjunto demasiado grande como para ser tratado en este capítulo, de manera que hemos preferido centrar la discusión en las selvas y bosques nublados, porque ellos son los más comunes a todos los bloques montañosos y los mejor conservados en la actualidad. Su distribución en todas las montañas de Venezuela puede apreciarse en la Figura 1.

Selvas y bosques nublados: terminología y definición

Las unidades forestales tropicales afectadas por la presencia de neblinas y/o nubes bajas, frecuentes y/o persistentes, presentan ciertas características comunes tanto ambientales como de fisonomía de la vegetación. Esas características, que las distinguen fuertemente de otros tipos forestales, han llevado a tratarlas como un grupo especial. Sin embargo, entre sí presentan diferencias importantes, y esas diferencias, sumadas a la percepción particular de cada investigador que ha trabajado en ellas, han ocasionado que sean citadas en la literatura con una gama muy amplia de nombres. En especial, el idioma español se presta fácilmente para asignar calificativos, así, sólo en publicaciones sobre Venezuela (si incluimos el resto de América Latina la gama es mucho mayor) han recibido

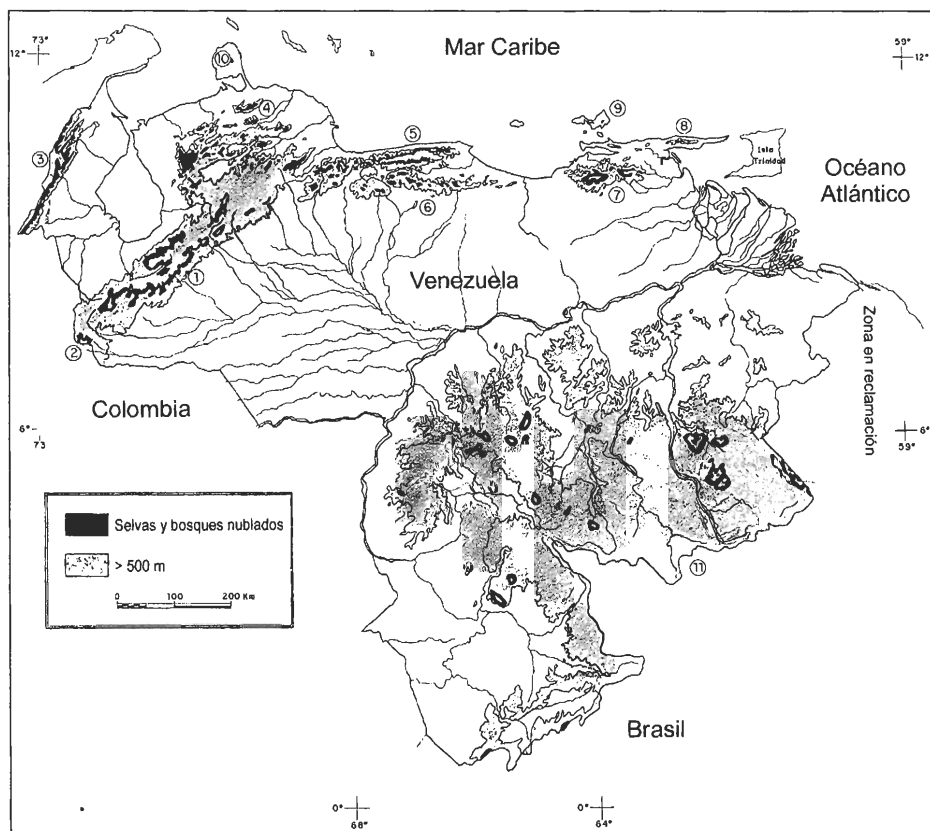


Figura 1. Distribución de las selvas y bosques nublados en Venezuela y principales bloques montañosos: 1: Cordillera de Mérida, 2: Macizo de El Tamá, 3: Sierra de Perijá, 4: Serranías de Falcón y Lara, 5: Cordillera de La Costa, 6: Serranía del Interior Central, 7: Serranía del Interior Oriental, 8: Cordillera Araya-Paria, 9: Cerro Copey, 10: Cerro Santa Ana, 11: Sistema Guayanés.

nombres como: selva nublada (Beebe y Crane 1948, Ginés y Foldats 1953, Steyermark y Agostini 1966, Sarmiento *et al.* 1971; Steyermark 1975, Huber 1986b, Vareschi 1986, 1992a, Monasterio y Ataroff 1994; Veillon 1994, Bono 1996, Michelangeli 1998), selva de neblina (Vareschi 1992a), bosque nublado (Medina 1986, Medina y Huber 1998), etc., en términos que hacen alusión a ese importante factor ecológico; pero también han sido llamadas: selva ombrófila (Tamayo 1941), bosque ombrófilo montano siempreverde (Huber y Alarcón 1988), bosque siempreverde montano alto (Huber 1995b), bosque húmedo alto (Hoyos 1985), asociación higrofítica mesotérmica (Ginés y Foldats 1953), selva subtropical (Ginés *et al.* 1953), selva siempreverde asociación mesotérmica “nublada” (Steyermark y Delascio 1985), selva siempreverde montana alta (Bono 1996), etc. Con frecuencia, un mismo autor asigna más de un nombre, según encuentre diferencias importantes tanto en ambiente como en vegetación, sobre todo relacionadas con la altitud dentro de la unidad que esté estudiando (o comparando distintas cordille-

ras). En este caso, la forma que más se utiliza para nombrarlas es la de agregar los términos "montano alta" o "montano baja" (a veces: montana y submontana, respectivamente, aunque ésto sólo puede aplicarse en montañas de baja altitud).

Este gran espectro de nombres obliga a definir esta importante unidad ecológica cada vez que se nombra. En este estudio, llamaremos selva o bosque nublado a toda unidad ecológica de montaña tropical dominada por árboles y fuertemente afectada por la ocurrencia de nubes bajas y/o neblinas. Distinguiremos entre selva y bosque, diferenciando dos grupos dentro de los ecosistemas dominados por árboles según su complejidad en cuanto a estructura, fisonomía y composición de la vegetación: selva, representando la mayor complejidad, con alta diversidad, varios estratos de árboles y dosel de medio a alto (en general más de 15 m); en contraste con bosque, representando la menor complejidad, con menor diversidad, mínima estratificación (en general un sólo estrato de árboles) y dosel de medio a bajo (en general menor de 15 m) (Ataroff 2000).

Ambiente físico

Clima

El análisis del clima de las selvas nubladas en Venezuela se dificulta por la escasez de estaciones meteorológicas en este ambiente, así, en la mayoría de los casos se basa en registros de corta duración y generalmente incompletos. Sin embargo, la revisión de los datos dispersos en la literatura, pertenecientes a bloques montañosos muy diferentes, permite presentar los rasgos más destacados.

Neblinas: La presencia de neblinas y/o nubes bajas es determinante en la distribución de las selvas nubladas. Ellas ocurren en forma frecuente a altitudes distintas en bloques montañosos con características diferentes, ya que dependen de la topografía y orientación, del tamaño y continentalidad de las masas montañosas, de los vientos predominantes, de la humedad relativa del aire y de la diferencia de temperatura entre superficie y atmósfera, etc. (Stadtmüller 1987). El rango altitudinal en el cual se encuentra este tipo de selva es menos elevado en las montañas aisladas y costeras o insulares, algo más elevado en las serranías costeras y mucho más elevado en las grandes masas montañosas continentales (más alejadas del mar). En el caso de Venezuela, se observan diferencias de 1.200 m entre el límite inferior de la selva en montañas aisladas insulares, comparado con el mismo límite en Los Andes, con mayor masa y continentalidad. Igualmente, existe una diferencia importante entre las laderas de barlovento y sotavento, en particular para las montañas costeras, con el límite inferior de la selva en las laderas de barlovento entre 100 y 400 m más elevado que en las de sotavento.

Desafortunadamente, la ocurrencia de nubes bajas y neblinas, así como su papel en la hidrología de la selva, es difícil de medir o estimar. Normalmente se

acepta que su ocurrencia es frecuente y persistente en las selvas nubladas (alto número de días al año y muchas horas diarias, respectivamente), aunque no existen muchos registros cuantificables para las montañas venezolanas. Existen registros de frecuencias en: A) la Cordillera de La Costa: Beebe y Crane (1948) en Rancho Grande (1.007 m) analizaron seis meses con observaciones diarias horarias de las 06 h a las 22 h. (16 horas), encontrando que la proporción de horas diurnas con nubosidad fue del 41% en el único mes seco observado y una media de 35% en los meses lluviosos (mín. 18%, máx. 61%) sin correlación con las precipitaciones (coef. corr. $-0,09$). Gordon *et al.* (1994) midieron nueve meses en El Avila (2.150 m) y Altos de Pipe (1.750 m) desde las 07 h hasta las 00 h. (17 horas), presentando un promedio de 44% y 26% de ocurrencia de neblina en los meses secos y 51% y 30% en los meses lluviosos (El Avila y Altos de Pipe, respectivamente). En estas localidades, las horas de mayor frecuencia son las de la madrugada, entre las 00 h y las 08 h. B) En Los Andes, Narváez y Soriano (1996) en Montrerey (2.400 m), midiendo en horas nocturnas de las 18 h hasta las 06 horas de la mañana siguiente (medidas semanales, 52 semanas), encontraron un alto porcentaje de ocurrencia de neblina terminando la tarde y un mínimo después de medianoche (de 70% a 18% respectivamente), con una alta correlación entre nubosidad, neblina y precipitaciones. C) En el Cerro Copey (entre 600 y 900 m) Sugden (1986) registró ocurrencia de neblina en el 95% de los 271 días de medida.

El ingreso de agua a la selva por intercepción de neblina sólo puede ser aproximado a partir de estimaciones realizadas con neblinómetros, que no reflejan forzosamente la intercepción real por parte de la vegetación. En Los Andes venezolanos (Cordillera de Mérida) se ha estimado esta intercepción entre 4% y 9% de las entradas totales de agua atmosférica para las localidades de La Mucuy (2.350 m, Estado Mérida; Ataroff 1998, Ataroff y Rada 2000), y El Zumbador (3.100 m, Estado Táchira; Cavalier y Goldstein 1989), respectivamente (Tabla 1). En la Cordillera de La Costa, los valores reportados son mayores. Gordon *et al.* (1994) estimaron la intercepción de neblina en 71% y 35% de la precipitación anual en El Avila (2.150 m) y Altos de Pipe (1.750 m) respectivamente (Tabla 1). En las montañas costeras aisladas, Cavalier y Goldstein (1989) estimaron la intercepción en el Cerro Santa Ana (815 m, Península de Paraguaná) y 480 mm en el Cerro Copey (987 m, Isla de Margarita), correspondientes a 24% y 10% de las entradas, respectivamente (Tabla 1).

Precipitación: En las selvas nubladas de Venezuela las precipitaciones son altas, independientemente del bloque montañoso donde se encuentren. Generalmente, reciben entre 1.000 y 3.000 mm anuales, y tienen menos de dos meses climáticamente secos (Cavalier y Goldstein 1989, Veillon 1989, Ataroff 2000, Steinhardt 1979, entre otros).

El ritmo anual de las precipitaciones depende del bloque montañoso y su orientación con relación a los vientos dominantes. En el caso de las montañas venezolanas, reconocemos patrones de dos y cuatro estaciones: i) tetraestacionales

Tabla 1
Estimaciones anuales de: intercepción de neblina
(In No. de años medidos), % de In en relación al total
de agua atmosférica (At) y al monto de precipitación (pp),
valores anuales de At. y pp (No. de años medidos). At=pp+In.

Localidad	Altitud m	In años mm	% At. (% pp)	At. (pp años) mm
Los Andes				
La Mucuy ^{1,2}	2350	309 ₁	9 (10)	3433 (3124 ₃)
El Zumbador ³	3100	72 ₁	4 (4)	2010 (1938 ₁)
Cordillera de La Costa				
El Avila ⁴	2150	592 ₁	42 (71)	1420 (828 ₂₁)
Altos de Pipe ⁴	1750	354 ₁	26 (35)	1364 (1010 ₂₂)
Montañas aisladas				
Cerro Copey ³	987	480 ₁	10 (11)	4941 (4461 ₁)
Cerro Santa Ana ³	815	518 ₁	24 (32)	2148 (1630 ₁)

1: Ataroff (1998), 2: Ataroff y Rada (2000), 3: Cavalier y Goldstein (1989), 4: Gordon *et al.* (1994)

con dos picos de precipitaciones, uno entre mayo-junio y otro entre septiembre-octubre: por ejemplo en toda la vertiente Norte de Los Andes (Cordillera de Mérida; Monasterio y Reyes 1980), o con los picos invertidos (noviembre-febrero y junio-agosto) como en montañas insulares como el Cerro Copey (Sugden 1986); ii) biestacionales, con un pico en junio-agosto: por ejemplo en toda la vertiente Sur de Los Andes (Cordillera de Mérida; Monasterio y Reyes 1980) y la Cordillera de La Costa (Veillon 1989); y iii) biestacional, con un pico entre noviembre-febrero: por ejemplo en el Cerro Santa Ana (Cavalier y Goldstein 1989).

A modo de ejemplo, la Figura 2 presenta los climadiagramas de selvas nubladas de tres bloques montañosos contrastantes: La Mucuy en la Cordillera de Mérida (masivo y continental), Rancho Grande en la Cordillera de La Costa (masivo y costero) y Cerro Santa Ana (montaña aislada y costera).

Aunque las medias de varios años muestren estos ambientes como muy húmedos, las variaciones interanuales pueden ser muy grandes. Por ejemplo, los registros de 50 años en la Colonia Tovar (Cordillera de La Costa) muestran la ocurrencia de nueve años con precipitaciones medias (pp) ≤ 1.000 mm (18%) en los cuales los meses secos pueden llegar a seis (Veillon 1989).

Radiación: Como consecuencia de las características de nubosidad y neblina, las selvas nubladas presentan los menores promedios de radiación e insolación de los sistemas tropicales. Los registros de radiación en selvas nubladas venezolanas muestran valores medios entre 240 y 400 cal cm⁻² día⁻¹ (Tabla 2). Por otra parte,

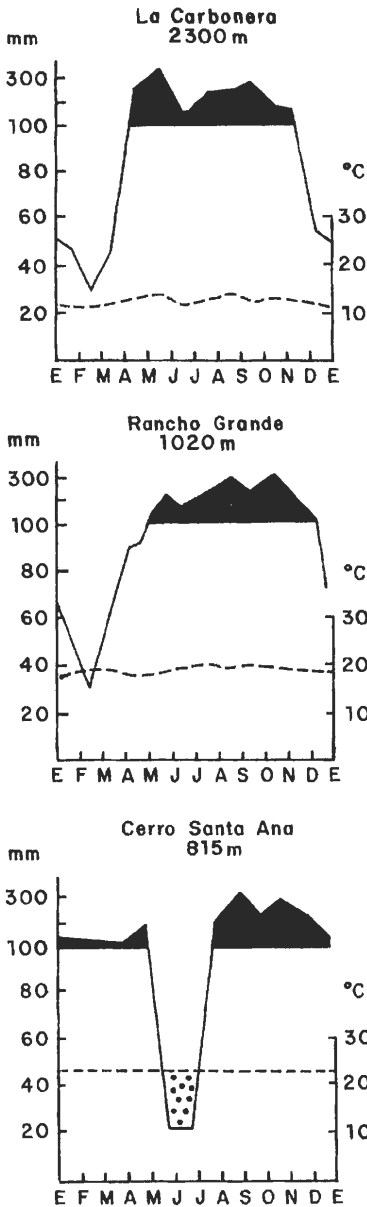


Figura 2. Climadiagramas de tres selvas nubladas venezolanas, a: La Carbonera (también conocida como San Eusebio) en la Cordillera de Mérida, b: Rancho Grande en la Cordillera de La Costa, c: Cerro Santa Ana en la Península de Paraguaná.

Fuentes: Vareschi (1992a) y Cavalier y Goldstein (1989).

los valores de insolación promedio anual de horas diarias con radiación directa son poco mayores de 5 h (en un rango de 4 a 7 h, Tabla 2). En conjunto, la poca luz recibida por estos sistemas sugiere que se trata de ambientes con problemas energéticos, los cuales deben tener repercusiones en las actividades fisiológicas de las plantas y en sus respuestas adaptativas (Medina 1986, Ataroff y Schwarzkopf 1992, Cavalier 1996, entre otros).

Temperatura: El gradiente térmico en montañas tropicales implica una disminución en la temperatura media anual de $0,6^{\circ}\text{C}$ por cada 100 m de ascenso y es relativamente constante a lo largo del año (contrariamente a lo que ocurre en otras latitudes). Las temperaturas medias anuales también tienen poca variación; en el caso de Venezuela, la diferencia entre el mes más caliente y el más frío es menor de 3°C . En contraste, las variaciones térmicas diarias en general son muy importantes, habiéndose medido en la Cordillera de Mérida diferencias entre el día y la noche de un ciclo de 24 horas que pueden ser tan grandes como 50°C , como se ha registrado en el páramo de Piedras Blancas (4.200 m), Estado Mérida (-10 a 40°C ; Monasterio y Sarmiento 1991). En las selvas nubladas los valores no son tan extremos, sin embargo, en la Cordillera de Mérida se han medido diferencias de 10°C a 15°C (Ataroff y Sarmiento, en prep.).

Las notables diferencias en la distribución altitudinal de las selvas nubladas en los diferentes bloques montañosos determinan, en la misma medida, importantes diferencias en las temperaturas medias de cada una de ellas. La selva nu-

Tabla 2
Medias anuales diarias de Insolación (I) y Radiación (R).
Entre paréntesis, mes con el valor mínimo y máximo, respectivamente.

Localidad	Altitud m	I media h día ⁻¹	I max h día ⁻¹	I min h día ⁻¹	R media cal cm ⁻²	R max cal cm ⁻²	R min cal cm ⁻²
Los Andes							
La Carbonera ¹	2300				296	350 (8)	245 (1)
Santa Rosa ²	1950	5,3	7 (1)	4 (4)	357	400 (8)	309 (4)
Cordillera de La Costa							
Colonia Tovar ¹	1790	5,6	7,1 (2)	4,2 (5)	390	430 (8)	364 (10)

1: Veillon 1989, 2: analizado de registros de la Estación Santa Rosa, Estado Mérida

blada montano alta de la Cordillera de Mérida es la más alta de Venezuela, y llega a 9° C de temperatura media anual en su límite superior, el cual coincide con el límite inferior de ocurrencia de heladas. El extremo más cálido, la selva nublada del Cerro Santa Ana (montaña costera aislada), presenta temperaturas medias anuales de hasta 23° C. Entre esos dos extremos se ubica el resto de las selvas y bosques nublados: las selvas nubladas montano alta y montano baja de la Cordillera de Mérida tienen temperaturas medias anuales de 9° C a 14° C y de 14° C a 17° C, respectivamente, la selva nublada de la Sierra de Perijá entre 12° C y 22° C, la de las Serranías de Falcón y Lara entre 17° C y 22° C, en la Cordillera de la Costa la selva nublada montano alta entre 13° C y 19° C y la montano baja entre 17° C y 22° C, en la Serranía del Interior Oriental entre 13° C y 17° C, en la Cordillera Araya-Paria entre 19° C y 21° C, el bosque nublado en el sistema Guayanés está entre 12° C y 18° C, mientras el bosque nublado del Cerro Copey (Isla de Margarita) está entre 19° C y 21° C y la selva nublada del Cerro Santa Ana (Península de Paraguaná) está entre 20° C y 23° C.

Geología, relieve y suelos

Las características geológicas sobre las que se asientan las selvas nubladas en Venezuela dependen en cada caso del bloque montañoso. En montañas pequeñas puede encontrarse un sólo tipo de afloramiento, pero en las grandes cordilleras son muchas las formaciones geológicas que afloran, muy diferentes en edad y en rocas constituyentes. A continuación hacemos un resumen de las características principales con base en el Mapa Geológico Estructural de Venezuela (Belliztia *et al.* 1976) y en González de Juana *et al.* (1980).

En la Cordillera de Mérida, la mayor parte de los afloramientos son de rocas metamórficas muy antiguas, como gneises y granitos del Precámbrico y esquistos del Paleozoico, pero pueden encontrarse también afloramientos de areniscas, lutitas y conglomerados del Mesozoico (principalmente Jurásico y Cretáceo), así como intrusiones ígneas de distintas edades. En la Sierra de Perijá dominan areniscas, calizas y margas del Carbonífero, junto con areniscas y lutitas del Jurá-

sico y calizas y areniscas calcáreas del Cretáceo, sin embargo, un gran sector de la parte más alta es dominado por rocas metamórficas e ígneas paleozoicas.

En la Sierra de San Luis prevalecen rocas sedimentarias: lutitas, areniscas y calizas más recientes que el resto de las cordilleras, puesto que son del Oligoceno y Mioceno. En el Cerro Santa Ana, Península de Paraguaná, afloran rocas efusivas e intrusivas básicas del Mesozoico.

En la Cordillera de La Costa afloran principalmente rocas metasedimentarias, con esquistos calcáreos, metareniscas, metaconglomerados y calizas marmolizadas. En la Serranía del Interior Central, además de esquistos calcáreos, calizas y conglomerados, existen unidades importantes de intrusivas ultrabásicas.

En la Cordillera Araya-Paria dominan los esquistos cuarzo micáceos cloríticos del Mesozoico, con unidades de calizas en ciertos sectores. El Cerro Copey, en la Isla de Margarita, tiene interdigitadas unidades de cuarcitas y esquistos feldespáticos con ígneas ultra máficas.

En el Sistema Guayanés, las montañas (tepuyes) corresponden a mesetas originadas por erosión a partir de la espesa secuencia de areniscas de la Formación Roraima, del Precámbrico. Por el contrario, las otras unidades montañosas nombradas antes son producto de levantamientos, fracturas y plegamientos por procesos tectónicos.

En todos los casos, las áreas con selva nublada presentan pendientes medias muy abruptas entre 20° y 35°, con valles en V en general encajonados, con pocas superficies planas de terrazas en las márgenes de los ríos. Los procesos geomorfológicos activos predominantes son erosión hídrica, movimientos en masa y deposiciones coluviales.

La diversidad de rocas, aunada a la gama de edades tanto de las rocas como de las cordilleras, determina un espectro amplio de material parental sobre el cual evolucionan los suelos de las montañas. A pesar de ésto, bajo el ambiente de selva nublada, esa evolución es orientada por algunos aspectos básicos comunes a todas ellas: las altas pendientes, la alta humedad y los aportes continuos de hojarasca. Asimismo, es importante considerar la temperatura, que si bien no es la misma para todas las selvas nubladas en razón de los distintos rangos altitudinales en que se encuentran, si tienen en común el no ser muy cálidas ni muy frías.

En la Cordillera de Mérida se han reportado los siguientes suelos: en La Montaña (2.600 m) se ha descrito para tres posiciones topográficas (sobre la misma formación geológica) un Typic Humitropept profundo (Ah/Bw/C) en áreas relativamente planas (16%), un Typic Troprothent (Ah/C) poco profundo en pendientes de 23%, y un Lithic Troprothent (Ah/C) muy poco profundo en pendientes cercanas al 100% (Manzanilla 1990). Vera (1992, 1993) analizó los suelos en varias localidades andinas con la misma altitud pero sobre diferentes formaciones geológicas, entre sedimentarias y metamórficas, encontrando los grupos Humoxic Trophumult, Vertic Trophumult y Oxíc Humitropept. En general se trata de suelos profundos, ácidos, con alto contenido de materia orgánica y baja capacidad de retención de humedad (dominio de texturas francas y estructura blocosa subangular) (Vera 1992).

Sobre las calizas de la Sierra de San Luis, en las partes altas, se desarrollan suelos principalmente de tipo Orthids y Orthents (Calcic Xerosols y Lithosols) en las laderas, con espesos Rendolls en las cimas y Tropepts y Orthids en los valles (Matteucci 1987).

En la Cordillera de La Costa, Zinck (1986) reportó una dominancia de Tropohumults en las laderas, asociados a Tropudults y Dystropepts, mientras que en las áreas de menor pendiente predominan los Humults. También alertó sobre la fragilidad de los suelos y la alta probabilidad de grandes desprendimientos en función de las altas pendientes y la alta humedad, en particular cuando las laderas son deforestadas y se altera la dinámica de aguas dentro del sistema. Esa observación en realidad es válida para todas las selvas nubladas.

En general, los suelos forman parte de los Ultisols e Inceptisols. Suelen ser relativamente profundos y, comparando las características generales, las diferencias dentro y entre selvas nubladas parecen depender más de su posición topográfica que del material parental.

Hidrología (ciclos hidrológicos)

A pesar de la importancia de estas selvas en la captación y redistribución de agua, son pocos los trabajos que intentan un análisis de la dinámica hídrica del sistema. En Venezuela existen importantes datos básicos sobre monitoreo de caudales para análisis hidrológico, producto de una campaña de instalación de linígrafos y otros dispositivos en un gran número de ríos por toda la nación a partir de la década de 1960, por parte del entonces Ministerio de Obras Públicas. A pesar de que muchos de los seguimientos ya no se hacen, se logró una colección de registros más o menos continuos durante más de 20 años (R. Rojas, comunicación personal). Desafortunadamente, esos datos corresponden a cuencas muy amplias que incluyen mucho más que las selvas nubladas, por lo cual el efecto de éstas en la dinámica de los ríos no ha sido bien evaluado. Algunos eventos catastróficos de crecidas máximas en ríos que han afectado zonas de alta densidad poblacional, como en el norte de la Cordillera de La Costa y el sureste de Los Andes, deberían generar interés por parte del Estado en las investigaciones conducentes a estimar la dinámica de los cursos de agua y su relación con el grado de conservación de las selvas nubladas.

En la Cordillera de Mérida se están desarrollando investigaciones con el fin de determinar el impacto de la deforestación de las selvas nubladas, y su reemplazo por pastizales de la gramínea africana *Pennisetum clandestinum* (kikuyo), sobre la dinámica del agua en esos sistemas. La selva nublada de La Mucuy (2.300 m), con ingresos por lluvia de 3.124 mm y estimados de captación de neblina de más de 300 mm anuales, presenta valores muy altos de intercepción (51% de las entradas totales) (Ataroff y Rada 2000). Igualmente, en La Carbonera (2.300 m) Steinhardt (1979) encontró una muy alta intercepción que llega a valores del 80%. Normalmente se considera que el agua interceptada vuelve a la atmósfera por evaporación, Sin embargo, Ataroff y Rada (2000) postulan que esto

no es forzosamente cierto en las selvas nubladas, en virtud de la gran masa de epífitas de estas selvas, que tenderá a retenerla. En La Carbonera, Steinhardt (1979) calculó la evapotranspiración (980 mm) como el 62% de las precipitaciones (1.575 mm). La alta intercepción determina que sólo entre el 20% y 49% de las entradas llegue al suelo (La Carbonera y La Mucuy, respectivamente). Allí, una parte es interceptada por la hojarasca (cerca de 6% para La Mucuy) de donde se evapora hacia el sotobosque, otra parte se escurre superficialmente (1% en La Mucuy) y el resto se infiltra. De la fracción infiltrada, una parte es retenida en el suelo, cerca del 16% es tomado por las plantas y devuelto a la atmósfera por transpiración, y un remanente cercano al 26% pasa al flujo subsuperficial, que finalmente contribuirá al mantenimiento del caudal de quebradas y ríos (Ataroff y Rada 2000). La baja proporción de escorrentía superficial (1%) disminuye el riesgo de crecidas rápidas en zonas donde se conserva la selva.

Biogeografía y distribución

Las especies de las selvas nubladas tienen características que les permiten vivir en este ambiente húmedo, relativamente frío y con problemas energéticos. Su carácter montano hace que la distribución dependa en primera instancia de la ubicación de los bloques montañosos. Estos bloques están separados entre sí, determinando un aislamiento geográfico entre las selvas, el cual es difícil de vencer para muchas especies. Dentro de cada bloque montañoso en particular el cinturón de selva nublada es generalmente continuo, sólo interrumpido en el caso de Los Andes por la ocurrencia de valles intramontanos secos que quedan intercalados.

El límite altitudinal superior representa el límite altitudinal de la línea continua de selvas o bosques. En las selvas de mayor altitud, en Los Andes, ese límite coincide con el de las heladas, el cual separa a las selvas del páramo. El límite inferior coincide en todos los casos con el límite de formación de nubes y neblinas orográficas.

La historia del levantamiento y aislamiento de los distintos bloques montañosos también está relacionada con la distribución actual de las especies. Por ejemplo, se estima que durante el Mioceno superior y el Plioceno las montañas andinas venezolanas alcanzaron elevaciones que permitieron la aparición de ambientes de selva nublada hasta 2.400 m, y debió haber ocurrido una evolución adaptativa de ciertos elementos de la flora neotropical de zonas más bajas a las nuevas condiciones de alta montaña, así como la inmigración de especies de la flora y fauna subtropical y templada, primero de América del Sur y más tarde de América del Norte, luego de la formación del istmo de Panamá (Kelly *et al.* 1994; La Marca 1998b). Durante el Cuaternario, los cambios climáticos que acompañaron los ciclos glaciales e interglaciales probablemente ejercieron un efecto notable en la especiación, emigración e inmigración de la flora y fauna de las selvas nubladas y páramos. Por ejemplo, La Marca (1998b) asocia la alta diversidad de

los géneros *Eleutherodactylus*, *Atelopus* y *Nephelobates* (anfibios) de las selvas nubladas con los cambios climáticos y de vegetación ocurridos en este período.

La separación física de las selvas ha determinado la existencia de especies exclusivas y especies endémicas. Para determinar el listado de estas especies es necesario tener un buen conocimiento de la flora y la fauna, lo cual no ocurre; sin embargo, algunos autores han presentado análisis biogeográficos que ayudan a interpretar el grado de relación entre los bloques montañosos.

Kelly *et al.* (1994) realizaron una comparación biogeográfica entre la flora de La Montaña (2.600 m, Cordillera de Mérida) y otras selvas nubladas de Venezuela y Colombia. Según su análisis, la mitad de las familias (angiospermas y pteridofitas) de La Montaña tienen afinidades con zonas templadas de Norteamérica y Suramérica. Las tres especies de árboles más comunes pertenecen una a una familia de la zona templada Norte, otra a una de la zona templada Sur y la tercera a la zona norandina. Sin embargo, La Montaña no presenta tanta afinidad con otras selvas nubladas de Colombia, sugiriendo que la depresión del Táchira, que separa la Cordillera de Mérida del resto de Los Andes con un espacio de 17 km donde las elevaciones son menores de 1.000 m, es una importante barrera en la distribución de especies vegetales. Soriano *et al.* (1998, 1999) encontraron el mismo efecto de aislamiento por esta depresión, en el análisis biogeográfico de los mamíferos.

En La Montaña, Kelly *et al.* (1994) consideran que 45% de las especies es endémico de Venezuela o de Venezuela y Colombia juntos, 25% es endémico de Venezuela y 7% es endémico del Estado Mérida (el más central de los tres estados andinos venezolanos).

Comparando las especies de la selva nublada montano alta y montano baja de la Cordillera de Mérida, usando como base los datos de Bono (1996), vemos diferencias importantes en la composición. Sin embargo, comparten entre 25% y 35% de las especies de árboles, entre 31% y 38% de los arbustos y entre 20% y 44% de hierbas, epifitas y sufrútices. La selva nublada montano baja muestra una riqueza de especies 1,7 veces mayor que la montano alta (Tabla 3).

Para la Sierra de Perijá, Steyermark y Delascio (1985) mencionan que el mayor porcentaje de endemismos ocurre en la selva nublada (comparando los distintos ecosistemas de la sierra), siendo importantes las afinidades con Colombia y con el resto de Los Andes, y menores con América Central, el Caribe y los tepuyes del Sistema Guayanés.

En la Sierra de San Luis (Serranías de Falcón y Lara), Steyermark (1975) determinó que 65% de la flora es de amplia distribución, con 27% endémico de Venezuela y 6% endémico del Estado Falcón (en el cual se encuentra la Sierra de San Luis).

Las montañas costeras aisladas presentan pocos elementos laurásicos, el Cerro Copey (Isla de Margarita) muestra más elementos de origen norandino y amazónico (Sugden 1983, en Kelly *et al.* 1994). Hoyos (1985), analizando la flora de la Isla de Margarita, cita siete especies endémicas del Cerro Copey, todas en el bosque nublado, y cuatro especies de origen antillano no existentes en el continente.

Tabla 3
Riqueza por formas de vida y las familias más representativas
(entre paréntesis, géneros en Pteridophyta) de las selvas nubladas venezolanas
con listados más exhaustivos. Sólo Pteridophyta y Angiospermas.

Los Andes: Cordillera de Mérida	<p>SELVA NUBLADA MONTANO ALTA: CUENCA ALTA DEL RÍO LA GRITA¹ Árboles: Pteridophyta: 1 género (<i>Cyathea</i>), 2 spp.. Angiosp.: 41 familias, 72 géneros, 111 spp., (Melastomataceae 13 spp., Compositae 12 spp., Rubiaceae 6 spp., Araliaceae 5 spp., Cunoniaceae 5 spp., Podocarpaceae 5 spp., Theaceae 5 spp.) Arbustos: Angiosp.: 29 familias, 59 géneros, 111 spp. (Compositae 21 spp., Melastomataceae 16 spp., Ericaceae 9 spp., Solanaceae 9 spp.) Hierbas, sufrutícies, epifitas: Pteridophyta: 13 géneros, 27 spp., (<i>Polypodium</i> 7 spp., <i>Elaphoglossum</i> 4 spp.). Angiosp.: 35 familias, 81 géneros, 145 spp. (Orchidaceae 34 spp., Piperaceae 14 spp., Rubiaceae 9 spp., Compositae 8 spp., Poaceae 8 spp.) SELVA NUBLADA MONTANO BAJA: VARIAS CUENCAS DEL ESTADO TÁCHIRA¹ Árboles: Pteridophyta: 1 género (<i>Cyathea</i>), 3 spp.. Angiosp.: 50 familias, 91 géneros, 146 spp., (Rubiaceae 17 spp., Melastomataceae 13 spp., Myrsinaceae 10 spp., Guttiferae 7 spp., Moraceae 7 spp., Euphorbiaceae 6 spp., Lauraceae 6 spp., Palmae 6 spp.) Arbustos: Angiosp.: 28 familias, 71 géneros, 137 spp. (Solanaceae 20 spp., Compositae 18 spp., Rubiaceae 16 spp., Melastomataceae 15 spp., Piperaceae 12 spp., Ericaceae 10 spp.) Hierbas, sufrutícies, epifitas: Pteridophyta: 29 géneros, 95 spp. (<i>Grammitis</i> 11 spp., <i>Polypodium</i> 11 spp.). Angiosp.: 42 familias, 139 géneros, 289 spp. (Orchidaceae 64 spp., Piperaceae 27 spp., Compositae 22 spp., Bromeliaceae 21 spp., Rubiaceae 18 spp., Poaceae 18 spp., Araceae 17 spp.)</p>
Cordillera de La Costa	<p>SELVA NUBLADA MONTANO BAJA: RANCHO GRANDE² Árboles: Angiosp.: 29 familias, 47 géneros, 65 spp., (Moraceae 12 spp., Legumimimos. 6 spp., Euphorbiaceae 5 spp., Lauraceae 5 spp., Palmae 5 spp.) Arbustos: Angiosp.: 15 familias, 26 géneros, 36 spp. (Piperaceae 9 spp., Rubiaceae 7 spp., Solanaceae 5 spp.) Trepadoras leñosas: Angiosp.: 11 familias, 17 géneros, 18 spp. (Bignoniaceae 4 spp., Compositae 3 spp., Malpighiaceae 2 spp.) Hierbas, sufrutícies: Pteridophyta: 7 géneros, 12 spp. (<i>Diplazium</i> 4 spp.). Angiosp.: 19 familias, 32 géneros, 40 spp. (Marantaceae 6 spp., Musaceae 4 spp., Piperaceae 4 spp.) Epifitas: Pteridophyta: 4 géneros, 4 spp. (<i>Asplenium</i>, <i>Polypodium</i>). Angiosp.: 7 familias, 20 géneros, 35 spp. (Orchidaceae 10 spp., Piperaceae 10 spp., Araceae 6 spp., Bromeliaceae 4 spp.)</p>
Serranías de Falcón y Lara	<p>SELVA NUBLADA: MONTAÑAS DEL ESTADO FALCÓN³ Leñosas, angiosp.: 63 familias, 136 géneros, 202 spp. (Rubiaceae 19 spp., Euphorbiaceae 14 spp., Fabaceae 10 spp., Moraceae 10 spp., Piperaceae 10 spp., Lauraceae 9 spp.)</p>
Cerro Copey	<p>BOSQUE NUBLADO: CERRO COPEY⁴ Árboles, angiosp.: 29 familias, 40 géneros, 42 spp (Flacourtiaceae 3 spp., Leguminosae 3 spp., Myrtaceae 3 spp.) Árboles pequeños y arbustos, angiosp.: 7 familias, 9 géneros, 11 spp (Rubiaceae 4 spp., Solanaceae 3 spp.) Trepadoras, angiosp.: 8 familias, 8 géneros, 9 spp. (Malpighiaceae 2 spp.) Hierbas, angiosp.: 8 familias, 13 géneros, 18 spp. (Poaceae 6 spp., Cyperaceae 4 spp.) Epifitas, angiosp.: 7 familias, 16 géneros, 31 spp. (Orchidaceae 18 spp., Bromeliaceae 5 spp.)</p>

1: Bono 1996, 2: Rodríguez y De Martino 1997, 3: Matteucci 1987, 4: Sugden 1986

Desde el punto de vista de los animales, las características del ambiente de las selvas nubladas de mayor altitud (una combinación de temperaturas relativamente bajas con alta humedad) determinan un umbral en la distribución altitudinal de muchos grupos. Es así como, en la Cordillera de Mérida, puede reconocerse una sustitución altitudinal de especies de anfibios y mamíferos (La Marca 1998b, Soriano *et al.* 1998, 1999). En los mamíferos, este hecho ha sido interpretado en algunos casos como una consecuencia de adaptaciones fundamentalmente fisiológicas a ese ambiente por taxa originalmente de zonas bajas, y en otros casos por taxa de origen extratropical (Soriano 1999, 2000).

De las 149 especies de mamíferos de la Cordillera de Mérida, 10 son endémicas, de las cuales cuatro habitan en las selvas nubladas (Soriano *et al.* 1998). En la misma cordillera se presenta más del 80% de los endemismos de anfibios andinos, de los cuales cerca del 31% son exclusivos de las selvas nubladas (La Marca 1998b). Las montañas de Mérida han sido reconocidas por el Centro de Monitoreo de la Conservación Mundial (WCMC) como un área de aves endémicas (EBA), con un índice spp. R de 18,0, valor que representa el número de especies con rango restringido, este valor es superior al puntaje promedio de los 221 EBA de todo el mundo (Stattersfield *et al.* 1998).

Se ha sugerido una continuidad geográfica entre la Cordillera de La Costa y la Cordillera Araya-Paria hasta la Isla de Trinidad durante el Oligoceno, Mioceno y Plioceno inferior, lapso en el cual debió existir una flora y fauna común (Bisbal 1998). Actualmente, los tres bloques montañosos se encuentran separados. Según Roze (1966, en Bisbal 1998), en la zona más alta de la Cordillera de La Costa (selva nublada) existe un cierto porcentaje de endemismos entre los vertebrados, mientras Visbal *et al.* (1992) reseñan una alta biodiversidad de este grupo zoológico en las selvas nubladas, aunque sin dar mayores detalles.

Actualmente, la mastofauna de la Cordillera Araya-Paria muestra 92% de las especies distribuidas también en la región Guayano-Amazónica, 89% en la Cordillera de La Costa, 58% en los Llanos y 74% en las islas de Trinidad y Tobago (Bisbal 1998). La alta afinidad con la región Guayano-Amazónica apoya la hipótesis de que entre el Mioceno y el presente, el río Orinoco estuvo al nivel de las tierras bajas de la Península de Paria, cambiando luego su curso como parte de su desviación hacia el este, habiendo partido de lo que hoy constituye el Estado Falcón (Bisbal 1998).

Estructura

Cuando se analiza la estructura vertical de las selvas nubladas, en general es difícil definir los estratos. No existe un estrato cerrado, aunque entre todos producen una cobertura alta. En muchos casos existe alguna especie emergente importante, como por ejemplo *Gyranthera caribensis* (que alcanza 50 m) en la Cordillera de La Costa, o *Decussocarpus rospigliosii* (que alcanza 40 m) en la Cor-

dillera de Mérida. Luego se presenta el dosel, en general abierto, de árboles cuya altura depende mucho del tipo de selva nublada y de las características del sistema montañoso. En las selvas nubladas ubicadas a gran altitud, como las encontradas en Los Andes, el dosel está a 20-30 m en la selva nublada montano alta (pudiendo disminuir hasta 10 m en su límite con el páramo), y entre 20 y 35 m en la selva nublada montano baja. En las selvas nubladas ubicadas a mediana altitud, como las de la Cordillera de La Costa, el dosel se encuentra entre 20 m y 30 m en la selva nublada montano alta, y entre 25 m y 30 m en la montano baja. En las selvas nubladas de baja altitud como en el Cerro Santa Ana, el dosel se encuentra entre 14 m y 20 m. En las zonas de fuertes pendientes, que son la mayoría en estas selvas de montaña, el carácter abierto del dosel aumenta la irregularidad en la estructura vertical y determina entradas de luz en patrones heterogéneos que dependen en buena medida de las diferencias en el ángulo de inclinación de los rayos a lo largo del año y del día (Huber 1986b, Acevedo *et al.* en prep.).

Bajo el dosel, se observa un conjunto de árboles medios y bajos de distintas alturas, y finalmente un estrato bajo entre 0 y 4-6 m con arbustos, plántulas de árboles y hierbas.

A lo largo de todo el perfil vertical dentro de la selva, sobre los árboles y algunos arbustos crece un número grande de epífitas y trepadoras, las cuales contribuyen a aumentar la complejidad de la estructura vertical. Medina (1986) analizó la distribución de epífitas y hemiepífitas en 25 árboles de más de 50 cm de diámetro en El Portachuelo (Rancho Grande, Cordillera de La Costa), encontrando como patrón general (desde el suelo hacia el dosel) que a niveles cercanos al suelo se encuentran aráceas juveniles con hojas pequeñas adheridas al tronco, por encima de ellas otras aráceas con hojas mayores (10 x 20 cm) orientadas horizontalmente y separadas del tronco, más arriba aráceas y ciclantáceas con hojas superiores a 15 x 30 cm, por encima de la ramificación del árbol se hacen frecuentes las aráceas con hojas cortadas de más de 65 cm de ancho, y finalmente, en la zona del dosel con mayor exposición a la radiación, aumentan las hemiepífitas, las lianas y las aráceas vuelven a tener hojas de menor tamaño (10 x 20 cm).

A pesar de la dificultad en definir estratos, en la Figura 3 se muestran ejemplos de la distribución vertical de la biomasa en algunas selvas. Aunque se trata de observaciones relativas de los autores, dan una idea de la importancia de distintos niveles en el gradiente vertical.

Los cambios en biomasa en el gradiente vertical de la selva generan a su vez un gradiente de condiciones microclimáticas distintas, que afectan fundamentalmente la cantidad y calidad de luz, la temperatura y la humedad relativa. El patrón de distribución vertical de las epífitas y ciertas características del total del follaje responden a ese gradiente. Cerca del 90% de las especies tienen hojas entre mesófilas y macrófilas (20 a 100 cm² y 100 a 1.000 cm², respectivamente) con más tendencia hacia estas últimas, lo cual implica tamaños grandes con relación a otras selvas (Roth *et al.* 1986, Vareschi 1992a), pero en la selva nublada de Rancho Grande (Cordillera de La Costa) se ha encontrado una gradación ver-

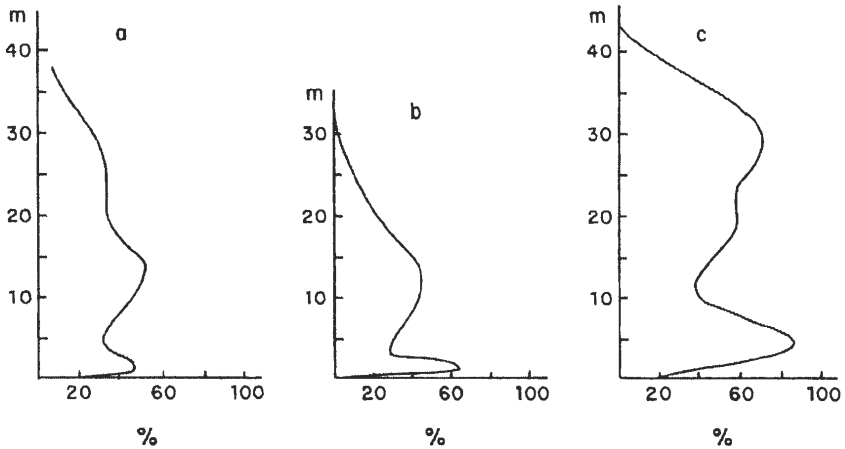


Figura 3. Ejemplos de distribución vertical de la biomasa (estimada) en selvas nubladas venezolanas, a: selva nublada montano baja en la Cordillera de La Costa (Rancho Grande), b: selva nublada montano alta en la Cordillera de La Costa (Rancho Grande), c: selva nublada montano baja en la Cordillera de Mérida (La Carbonera).

Fuentes: Huber (1986b) y Vareschi (1992a)

tical de tamaños según la cual los tamaños grandes son más frecuentes en estratos intermedios altos, en segundo lugar en el dosel, y los tamaños menores son más frecuentes en el estrato más bajo (Roth *et al.* 1986). También en Rancho Grande, Roth *et al.* (1986) encontraron que de 80 especies de todos los estratos sólo el 31% presentó punta de goteo, y de éstas la mitad estaba a 1,3 m del suelo, y la densidad estomática y el largo de los estomas variaron en un gradiente vertical desde el suelo hasta el dosel de 73 a 542 estomas por mm^2 y de 0,032 a 0,017 mm de largo, respectivamente.

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

La biomasa en sistemas tan complejos siempre es difícil de estudiar. Una de las pocas medidas de que disponemos es de La Carbonera (2.300 m, Cordillera de Mérida), donde Brun (1976 en Steinhardt 1979 y Medina 1986) midió 343 Mg ha^{-1} (leño 337,8 y follaje 4,68) para biomasa aérea de árboles, $3,8 \text{ Mg ha}^{-1}$ (leño 1,1 y follaje 2,74) de biomasa de epifitas, $0,89 \text{ Mg ha}^{-1}$ de biomasa de hierbas, 24 Mg ha^{-1} de troncos muertos en pie y $73,3 \text{ Mg ha}^{-1}$ de biomasa de raíces. Delaney *et al.* (1997) calcularon el monto de carbono en diferentes componentes de ecosistema en seis parcelas 50 x 50 m en La Carbonera (entre 2.300 y 2.450 m) y dos parcelas en La Mucuy (2.640 m y 3.000 m), obteniendo como resultado 173 y 157 Mg C ha^{-1} en biomasa aérea con diámetros a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm, $38,0$ y $34,5 \text{ Mg C ha}^{-1}$ en biomasa de

raíces, 3,1 y 2,7 Mg C ha⁻¹ en hojarasca fina sobre el suelo (mantillo), 21,2 y 17,2 Mg C ha⁻¹ en troncos muertos en pie y caídos con DAP \geq 2,5 cm (mantillo grueso), y 253 y 257 Mg C ha⁻¹ en suelo de 0 a 100 cm de profundidad, para La Carbonera y La Mucuy respectivamente, ambas localidades en la Cordillera de Mérida. Estos valores muestran en general un leve decrecimiento en la densidad de C en material vegetal con la altitud, pero son significativamente más altos que en los bosques secos de baja altitud (menos de 200 m) y de los bosques húmedos también de baja altitud a excepción de la biomasa aérea de árboles.

Las medidas basadas en el peso tienen muchas complicaciones metodológicas, pero, siendo los árboles los dominantes en biomasa, otras medidas como número de individuos por unidad de área, área basal, DAP y altura media del fuste o total, en general dan una buena idea indirecta del monto y distribución de la biomasa de árboles. La Tabla 4 resume los datos conocidos sobre estas variables

Tabla 4
Características dendrológicas en selvas nubladas.
Valores mínimo y máximo: (min/max), ind.: individuos,
em.: emergentes, DAP: diámetro a la altura del pecho

Localidad	Altitud m	Nº spp ha ⁻¹	Nº de ind. de árboles ha ⁻¹	Área basal m ² ha ⁻¹	DAP cm	Altura media m
Los Andes						
La Mucuy ¹	2270-3120	35(20/48)	272(204/308) ⁸	33(26/41)	35(31/42) ⁸	Fuste=9 (5/12)
La Montaña ²	2600	44 en 1,5 ha	235 ⁷ (3488 ¹⁰)	35		
La Carbonera ³	2200-2500	26(15/37)	905(690/1313) ⁹	45(43/48)		24 (em. 35)
La Carbonera ⁴	2340	65	746 ⁹	36		
La Carbonera ¹	1860-2220	35(30/40)	216(186/244) ⁸	29(23/36)	37(35/40) ⁸	Fuste=11 (10/13)
Cordillera de La Costa						
Rancho Grande ⁵	1150	60 en 2500m ²	600 ⁹			10-20 a 25 (em.30-50)
Rancho Grande ⁵	1170		500 ⁹			20-30
Rancho Grande ⁵	1670		980 ⁹			10-20
El Avila ⁵	2060		600-1400 ⁹			
Serranía del Interior Central						
Loma de Hierro ⁶	1355		274 ⁸ .721 ⁹ .2714 ¹⁰	40 ⁹ .45 ¹⁰		
Montañas aisladas						
Cerro Copey ⁷	600-900				max: 35-75	13-15 a 22

1: Veillon (1965), 2: Kelly *et al.* (1994), 3: Hetsch y Hoheisel (1976, en Huber 1986b, Kelly *et al.* 1994), 4: Lamprecht (1980, en Arends *et al.* 1991-1992), 5: Huber (1986b), 6: Monedero y González (1994), 7: Sugden (1986), 8: árboles con DAP > 20 cm, 9: árboles con DAP > 10 cm, 10: árboles con DAP > 3,2 cm

para algunas selvas nubladas. Hay que aclarar que, salvo el número de especies por ha, los valores allí expresados dependen del diámetro a partir del cual se cuentan los árboles. En consecuencia, es probable que los valores reportados por Veillon (1965) serían mucho mayores si se hubieran contado los árboles con diámetro superior a 10 cm, y no a partir de 20 cm, como puede notarse en los datos para Loma de Hierro, los cuales fueron medidos considerando varios rangos de diámetro de los árboles (Monedero y González 1994). Igualmente, el número de árboles por ha depende en parte del tamaño de las parcelas originalmente medidas y de su posición en la relación especies/área.

Existen pocos datos sobre la relación especies/área. La Figura 4 muestra las curvas especie/área para dos selvas de la Cordillera de Mérida y una de la Cordillera de La Costa. Se observa que, con los datos existentes, es difícil dar un valor al área mínima, ni siquiera contando sólo los árboles. Esta realidad ilustra sobre lo lejos que estamos de tener inventarios de especies suficientemente buenos para estas selvas.

Diversidad florística

Uno de los principales problemas en la discusión de la riqueza y diversidad florística es la carencia de listados exhaustivos de especies. Vimos cómo en las localidades en las cuales se han construido curvas especies/área, se ha mostrado que la superficie que debe considerarse para generar listados completos es muy grande. Para ciertas localidades, como Rancho Grande en la Cordillera de La Costa, así como La Carbonera, La Mucuy y La Montaña en la Cordillera de Mérida, pueden encontrarse buenos listados de árboles, pero no siempre del resto de las plantas. En el sur de la Cordillera de Mérida (Estado Táchira), en vez de inventarios por localidades individuales, Bono (1996) reunió información de varias localidades pertenecientes a la misma unidad de vegetación, para producir listados más generales considerando todas las plantas vasculares. Si bien no disponemos de listados completos, pueden nombrarse las especies más comunes para la generalidad de las selvas y bosques nublados, así como la distribución de taxa por formas de vida en algunas de ellas. Esta información se resume en las Tablas 3 y 5.

Es interesante notar que las epífitas no están tan bien representadas como se supone que deben estar en una selva nublada, salvo en los listados andinos, donde comprenden entre 43% y 57% de las especies, es decir cerca de 120 especies de angiospermas (Kelly *et al.* 1994, Bono 1996). Para la selva nublada de Rancho Grande (incluyendo montano alta y baja, Cordillera de La Costa), Medina y Huber (1998) reportaron 154 spp. de angiospermas, pertenecientes a 51 géneros de 12 familias. Es probable que las dificultades de recolección e identificación de algunos grupos impidan tener buena información en las epífitas vasculares, siendo mucho más grave la situación en las no vasculares. Como ejem-

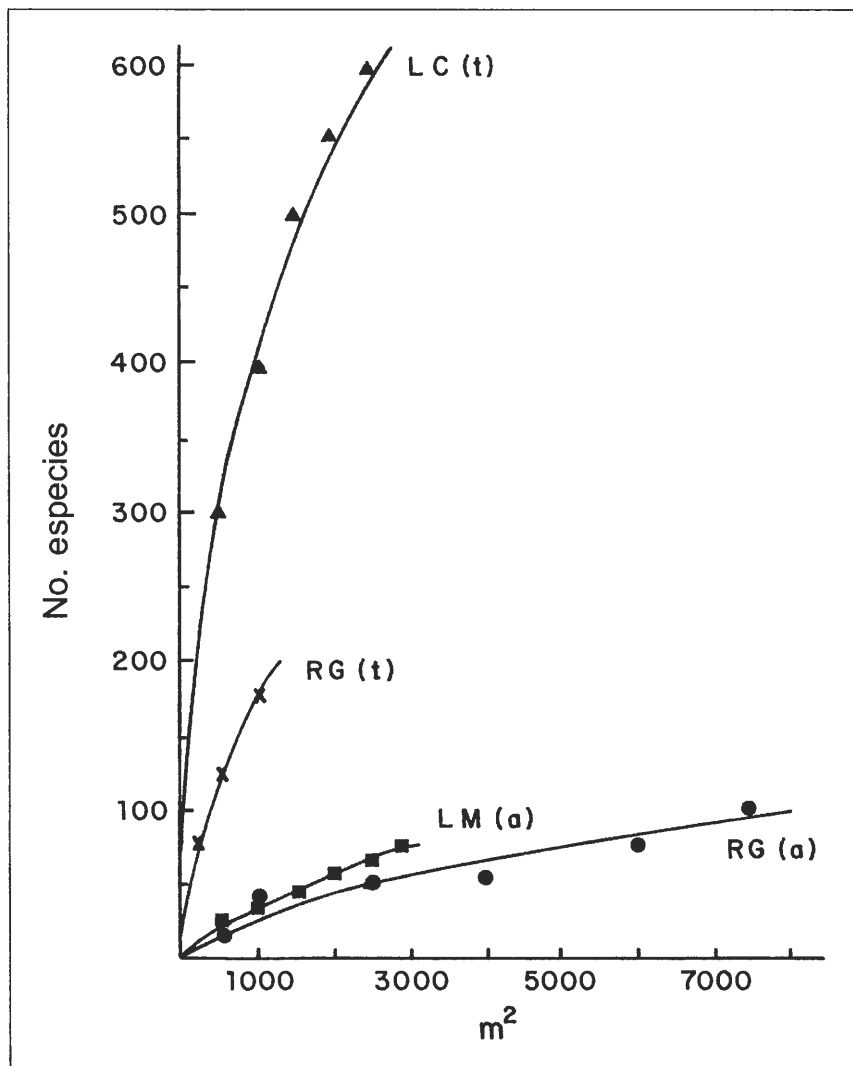


Figura 4. Curvas especies/área para tres selvas nubladas de Venezuela, LC (t): La Carbonera, todas las especies; RG (t): Rancho Grande, todas la especies; RG (a): Rancho Grande, sólo árboles; LM (a): La Montaña, sólo árboles.

Fuentes: Vareschi (1986,1992a) y Kelly *et al.* (1994).

plo de su riqueza, podemos citar que sobre un sólo individuo de *Podocarpus oleifolius* de 18 m en la selva de La Mucuy (Cordillera de Mérida) Vareschi (1992a) reconoció más de 60 especies de epífitas: 14 spp. de Orchidaceae, cuatro spp. de Piperaceae, tres spp. de Bromeliaceae, dos spp. de Ericaceae, una sp. de Acantaceae, una sp. de Malpighiaceae, 13 spp. de líquenes, siete spp. de musgos, siete spp. de musgos hepáticas, cinco spp. de filices, tres spp. de himenofiláceas y

Tabla 5
Especies vegetales más representativas de las selvas nubladas
venezolanas (adaptado de Ataroff 2000)

Los Andes: Cordillera de Mérida	<p>SELVA NUBLADA MONTANO ALTA: Más de 100 spp. de árboles. Árboles importantes (20-30 m): <i>Podocarpus oleifolius</i>, <i>Oreopanax moritzii</i>, <i>Hedyosmum brasiliense</i>, <i>Ocotea calophylla</i>, <i>Billia columbiana</i>, <i>Brunellia acutangula</i>, <i>Persea mutisii</i>, <i>Weinmannia jahnii</i>, <i>Clusia multiflora</i>. El sotobosque es relativamente denso con más de 100 especies: <i>Palicourea demissa</i>, <i>Psychotria aubletiana</i>, <i>Solanum meridense</i>, <i>Monochaetum meridense</i>, <i>Fuchsia venusta</i>, <i>Begonia mariae</i>, <i>Dodonea viscosa</i>. Trepadoras: <i>Anthurium gehrigeri</i>, <i>A. julianii</i>, <i>Passiflora mollissima</i>, <i>Mikania</i> spp., <i>Bomarea multiflora</i>. Las epífitas son muy importantes (109 spp en 1,5 ha), como ejemplo: <i>Tillandsia te-trantha</i>, <i>T. biflora</i>, <i>Epidendrum dendrobii</i>, <i>Oncidium falcipetalum</i>, <i>Pleurothallis roseo-punctata</i>, <i>Peperomia microphylla</i>. (1,2,3,4,5,6,7,8,9)</p> <p>SELVA NUBLADA MONTANO BAJA: Más de 150 spp. de árboles. Árboles importantes (20-35 m): <i>Decussocarpus rospigliosii</i>, <i>Montanoa quadrangularis</i>, <i>Alchornea grandiflora</i>, <i>Cecropia santanderensis</i>, <i>Billia columbiana</i>, <i>Ilex laurina</i>, <i>Protium tovarense</i>, <i>Guettarda steyermarkii</i>, <i>Brunellia integrifolia</i>, <i>Weinmannia balbisiana</i>. Trepadoras: <i>Anthurium subsagittatum</i>, <i>Philodendron karstenianum</i>, <i>Bomarea purpurea</i>. El sotobosque tiene más de 140 especies: <i>Miconia meridensis</i>, <i>Piper diffamatum</i>, <i>Palicourea venezuelensis</i>, <i>Psychotria meridensis</i>, <i>Chusquea fendleri</i>, <i>Solanum perfidum</i>. Las epífitas son muy importantes: <i>Tillandsia usneoides</i>, <i>T. denudata</i>, <i>Odontoglossum odoratum</i>, <i>Oncidium zebrinum</i>. (1,2,3,4,5,6,7,8,9)</p>
Sierra de Perijá	<p>SELVA NUBLADA: Árboles emergentes (30-40 m): <i>Ficus urbaniana</i>, <i>Cordia alliodora</i>, <i>Guarea trichilioides</i>, y del dosel (20-25 m): <i>Weinmannia pinnata</i>, <i>Heliocarpus popayanensis</i>, <i>Bravaisia integerrima</i>, <i>Miconia serrulata</i>. En el sotobosque se encuentran <i>Piper aequale</i>, <i>Piper glanduligerum</i>, <i>Palicourea crocea</i>, <i>Hyptis mutabilis</i>, <i>Psychotria araguana</i>, <i>Psychotria hebeclada</i>, <i>Hoffmannia pauciflora</i>, <i>Chamaedorea pinnatifrons</i> y los helechos <i>Adiantum macrophyllum</i>, <i>A. polyphyllum</i>, <i>Diplazium callipteris</i>, <i>D. centripetale</i>, <i>Dryopteris aspidioides</i>, <i>Pteris gigantea</i>, y helechos arborescentes como <i>Cyathea divergens</i>. Las epífitas son muy importantes: las orquídeas <i>Pleurothallis chamaensis</i> y <i>Dichaea muricata</i>, así como especies de los géneros <i>Stanhopea</i>, <i>Epidendrum</i>, <i>Oncidium</i>, <i>Stelis</i>, <i>Maxillaria</i>, <i>Koellensteinia</i> y <i>Zygopetalum</i>, las bromeliáceas <i>Tillandsia deppeana</i> y <i>Guzmania patula</i>, y los helechos epífitos <i>Salpichlaena volubilis</i> y <i>Polypodium repens</i>. Las trepadoras: <i>Passiflora adenopoda</i>, <i>Cuphea speciosa</i>, <i>Tournefortia bicolor</i> y <i>Manettia calycosa</i>, todos ellos en la cuenca del río Negro (10). En la cuenca del río Tokuko (11) destacan los árboles <i>Chimarrhis perijaensis</i>, <i>Posoqueria coriacea</i>, <i>Micropholis crotonoides</i>, <i>Matayba arborescens</i>, <i>Ficus macbridei</i>, <i>Miconia dodecandra</i>, también <i>Cyathea divergens</i> y <i>C. meridensis</i>, y entre las epífitas cerca de 100 spp. de orquídeas como <i>Elleanthus linifolius</i>, <i>Maxillaria spilotantha</i>, <i>Epidendrum siphonosepalum</i>, <i>Pleurothallis truxillensis</i>.</p>
Serranías de Falcón y Lara	<p>SELVA NUBLADA: Más de 200 especies de árboles: <i>Ficus cuatrecasana</i>, <i>Guapira olfersiana</i>, <i>Tetrarchidium rubrivenium</i>, <i>Hieronyma moritziana</i>, <i>Alchornea triplinervia</i>, <i>Protium tovarense</i>, <i>Ruagea pubescens</i>, <i>Clusia multiflora</i>, <i>Miconia spinulosa</i>, <i>Rapanea ferruginosa</i>, <i>Persea mutisii</i>, <i>Qualea calophylla</i>, <i>Laplacea fruticosa</i>, <i>Eschweilera fendle-</i></p>

Tabla 5 (continuación)

	<p><i>riana</i>, <i>Graffenrieda latifolia</i>, <i>Dendropanax fendleri</i>, <i>Ladenbergia moritziana</i>. Sobre estos árboles se apoyan más de 74 especies de epífitas vasculares y más de 42 especies de trepadoras, entre las epífitas más importantes: <i>Polypodium glaucophyllum</i>, <i>P. duale</i>, <i>Maxillaria miniata</i>, <i>M. venusta</i>, <i>Elaphoglossum lingua</i>, <i>Anthurium scandens</i>, <i>Tillandsia spiculosa</i>, <i>Pleurothallis monocardia</i>, <i>Oncidium meirax</i>, <i>Epidendrum secundum</i>, <i>Peperomia reflexa</i>. Entre las trepadoras <i>Philodendron karstenianum</i>, <i>P. rubens</i>, <i>Iresine diffusa</i>, <i>Begonia glabra</i>, <i>Tournefortia bicolor</i>, <i>Solanum caipense</i>, <i>S. geminatum</i>, <i>S. aturense</i>, <i>Passiflora laurifolia</i>, <i>P. subpelata</i>. En el sotobosque se encuentran más de 30 especies de arbustos y 66 especies de hierbas terrestres, entre ellos <i>Piper aequale</i>, <i>P. marginatum</i>, <i>P. guayanum</i>, <i>S. tovarense</i>, <i>Monnina pubescens</i>, <i>Miconia racemosa</i>, <i>Psychotria deflexa</i>, <i>Cyathea arborea</i>, <i>Geonoma paraguayensis</i>, <i>Diplazium hians</i>, <i>Panicum glutinosum</i>, <i>Anthurium nimphaefolium</i>, <i>Canna indica</i>, <i>Heliconia bihai</i>, <i>Renealmia platycolea</i>, <i>Psychotria aubletiana</i>. (12,13)</p>
Cordillera de La Costa	<p>SELVA NUBLADA MONTANO ALTA: Arboles importantes del dosel (20-30 m): <i>Ecclinusa abbreviata</i>, <i>Sloanea</i> sp., <i>Guapira olfersiana</i>, <i>Chimarris microcarpa</i>, <i>Cordia alliodora</i>, <i>Protium araguense</i>, <i>Licania cruegeriana</i>, <i>Nectandra kunthiana</i>, <i>N. reticulata</i>, <i>Inga coruscans</i>, <i>I. marginata</i>, <i>Platymiscium polystachyum</i>, <i>Euterpe precatoria</i>, <i>Dictyocaryum fuscum</i>. Entre 8 y 15 m: <i>Rollinia fendleri</i>, <i>R. mucosa</i>, <i>Alchornea triplinervia</i>, <i>Inga fastuosa</i>, <i>I. quaternata</i>, <i>Ficus guianensis</i>, <i>F. mathewsii</i>, <i>Trophis racemosa</i>, <i>Urera caracasana</i>, <i>Piper reticulatum</i>, las palmas <i>Bactris setulosa</i>, <i>Chamaedorea pinnatifrons</i>, <i>Euterpe precatoria</i>, <i>Geonoma simplicifrons</i>, las trepadoras <i>Tournefortia foetidissima</i>, <i>Macfadyena unguis-cati</i>, <i>Mascagnia eggertiana</i>. Las epífitas son muy importantes: orquídeas <i>Jacquinilla teretifolia</i>, <i>Oncidium boothianum</i>, <i>Pleurothallis loranthophylla</i>, bromeliáceas <i>Guzmania ligulata</i>, <i>Tillandsia anceps</i>, la cactácea <i>Epiphyllum hookeri</i>. (14,16)</p> <p>SELVA NUBLADA MONTANO BAJA: Especies importantes: el emergente (40-50 m) <i>Gyranthera caribensis</i>, en el dosel (25-30 m) <i>Trichilia pleana</i>, <i>Guarea kunthiana</i>, <i>Guapira ferruginea</i>, <i>Zinowiewia australis</i>, <i>Heliocarpus americanus</i>, <i>Turpinia heterophylla</i>, <i>Poulsenia armata</i>, <i>Myrcianthes karsteniana</i>, <i>Tetrorchidium rubrinervium</i>, <i>Alchornea</i> sp., <i>Gustavia hexapetala</i>, y <i>Bactris setulosa</i>. (15,16,17,18)</p>
Cordillera de Araya-Paria	<p>SELVA NUBLADA: Arboles importantes del dosel (15-30 m): <i>Laplacea fruticosa</i>, <i>Eschweilera trinitensis</i>, y <i>Topobea steyermarkii</i>, con un sotobosque con árboles más pequeños y arbustos como <i>Psychotria cuspidata</i>, <i>Piper parianum</i>, <i>Clibadium surinamense</i>, y un estrato herbáceo con los helechos <i>Dryopteris leprieurii</i>, <i>Trichomanes fimbriatum</i>, y las hierbas <i>Heliconia steyermarkii</i>, <i>Renealmia silvicola</i>, <i>Calathea casupito</i> y <i>Besleria hirsutissima</i>. Las epífitas son muy importantes: <i>Asplundia moritziana</i>, <i>Elleanthus arpophyllostachyus</i>, <i>Epidendrum dunstervillei</i>, <i>Anthurium aripoense</i>, <i>Philodendron</i> sp., <i>Guzmania coriostachya</i>, <i>Aechmea aripensis</i>, <i>Peperomia tyleri</i>, <i>Glomeropitcairnia erectiflora</i>, <i>Trichomanes cristatum</i>, <i>Asplenium serra</i>, <i>Elaphoglossum glossophyllum</i>, <i>Hymenophyllum polyanthos</i>, <i>Nephrolepis biserrata</i>, <i>Oleandra articulata</i>, <i>Polybotrya cervina</i>, y <i>Polypodium loriceum</i>. (19)</p>
Sistema Guayanés	<p>BOSQUE NUBLADO: Árboles principales (5-10 m): en Macizo Chimantá <i>Bonnetia tepuiensis</i>, <i>B. roraimae</i>, <i>Magnolia ptaritepuiana</i>, <i>Podocarpus</i> spp., <i>Schefflera</i> spp. y <i>Weinmannia</i> spp.; en la Sierra de Maigualida <i>Cyrilla racemiflora</i>, <i>Clusia</i> spp., <i>Pe-</i></p>

Tabla 5 (continuación)

	<p><i>rissocarpa</i> sp., <i>Ecclinusa ulei</i>, <i>Gongylolepis</i> sp., <i>Byrsonima</i> sp., <i>Schefflera</i> sp. y <i>Brocchinia tatei</i>; en la Serranía Uasadi <i>Perissocarpa</i> sp., <i>Clusia</i> sp., <i>Schefflera</i> sp. y muchas palmas; en Cerro Yaví <i>Schefflera hitchcockii</i>, <i>Clusia</i> sp., <i>Ilex retusa</i>, <i>Ternstroemia</i> sp., <i>Cyrilla racemiflora</i> y <i>Weinmannia</i> sp.; en Cerro Yutajé <i>Micropholis</i> sp., <i>Clusia pachyphylla</i>, <i>Ilex</i> sp., <i>Hedyosmum</i> sp., <i>Schefflera hitchcockii</i>, y las palmas <i>Geonoma appuniana</i> y <i>Euterpe</i> sp.; en Cerro Duida <i>Tyleria floribunda</i>, <i>T. spathulata</i>, <i>Neotatea longifolia</i>, <i>Gongylolepis</i> sp. y <i>Schefflera</i> sp.; en Sierra de la Neblina <i>Bonnetia neblinae</i> y <i>Neotatea neblinae</i>. Sotobosque denso con: <i>Orectanthe ptaritepuiana</i>, <i>Brocchinia tatei</i>, <i>Didymiantrum stellatum</i>, y las bambusoides <i>Myriocladus</i> spp., en macizo Chimantá, y <i>Saxofridericia duidae</i>, <i>Stegolepis grandis</i>, <i>Everardia</i> sp. y <i>Brocchinia</i> sp. En cerro Duida. (20)</p>
Cerro Santa Ana	<p>SELVA NUBLADA: Árboles importantes (14-20 m): <i>Ardisia cuneata</i>, <i>Clusia rosea</i>, <i>Coccoloba coronata</i>, <i>Coccoloba swartzii</i>, <i>Myrcia splendens</i>, <i>Weinmannia pinnata</i>, <i>Amnona purpurea</i>, <i>Annona glabra</i>, <i>Rapanea guyanensis</i>, son importantes también numerosas epífitas bromeliáceas, helechos y orquídeas de los géneros <i>Oncidium</i> y <i>Epidendrum</i>. Las trepadoras son raras. El sotobosque alcanza 2 m y lo componen mayormente arbustos, palmas y helechos. (13,21,22).</p>
Cerro Copey	<p>BOSQUE NUBLADO: Árboles representativos (9-15 m): <i>Ilex guianensis</i>, <i>Dendropanax arboreum</i>, <i>Ocotea leucoxylo</i>, <i>Persea caerulea</i>, <i>Margaritaria nobilis</i>, <i>Inga macrantha</i>, <i>Blakea monticola</i>, <i>Symplocos martinicensis</i>, <i>Styrax glaber</i>, <i>Esenbeckia grandiflora</i>, y las palmas <i>Bactris setulosa</i> y <i>Euterpe precatória</i>. Arbustos representativos: <i>Psychotria</i> spp., <i>Tournefortia</i> spp, <i>Symplocos suaveolens</i>, <i>Rinorea</i> sp., <i>Acalypha macrostachya</i>, <i>Solanum arboreum</i>, <i>Mikania johnstonii</i> y las palmas <i>Coccothrinax barbadensis</i> y <i>Geonoma pinnatifrons</i>. Epífitas importantes: orquídeas (géneros <i>Pleurothallis</i>, <i>Elleanthus</i> y <i>Epidendrum</i>), bromeliáceas (<i>Tillandsia</i> spp, <i>Guzmania lingulata</i>, <i>Glomeropitcairnia erectiflora</i>), helechos (géneros <i>Elaphoglossum</i>, <i>Trichomanes</i> y <i>Polypodium</i>), musgos y hepáticas. (23,24)</p>

1) Sarmiento *et al.* 1971, 2) Veillon 1994, 3) Bono 1996, 4) Ataroff y Sarmiento 1999, 5) Lamprecht 1954, 6) Kelly *et al.* 1994, 7) Pietrangeli 1997, 8) Ortega *et al.* 1987, 9) Ataroff y Monasterio 1987, 10) Ginés y Foldats 1953, 11) Steyermark y Delascio 1985, 12) Steyermark 1975, 13) Matteucci 1987, 14) Steyermark y Huber 1978, 15) Monedero y González 1994, 16) Huber 1986b, 17) Huber y Alarcón 1988, 18) Rodríguez y De Martino 1997, 19) Steyermark y Agostini 1966, 20) Huber 1995b, 21) Tamayo 1941, 22) Cavellier 1986, 23) Hoyos 1985, 24) Sugden 1986

un número indeterminado de especies de hongos. Por su parte, en la flora líquénica, Marcano (1994) señaló 54 géneros y 208 especies de líquenes para las selvas nubladas andinas de Venezuela.

Esta desigualdad en el tratamiento de los taxa impide establecer buenas comparaciones o hacer inferencias ecológicas entre y dentro de los principales bloques montañosos. Según nuestra experiencia en selvas nubladas, además de la diversidad florística al considerar las selvas como una gran unidad, existe una gran diversidad de subtipos de estas selvas que debería ser estudiada. La separación entre montano alta y montano baja es importante pero insuficiente para diferenciar la extensa gama de comunidades diferentes.

Diversidad faunística

Los vertebrados terrestres conforman los grupos mejor estudiados entre la fauna de las selvas nubladas. Al igual que para las plantas, los listados para la mayoría de las localidades son insuficientes. Sin embargo, las aves tienen un lugar especial, gracias a la labor realizada por Phelps y De Schauensee (1994), a través de la cual es posible ordenar listas para la mayoría de los bloques montañosos, según niveles altitudinales y características de la vegetación. En las Tablas 6 y 7 se resume la información para los bloques montañosos mejor muestreados en mamíferos y aves.

Para los mamíferos, la mejor información se tiene para las cordilleras de Mérida y de La Costa más la Serranía del Interior Central, con listados de 70 spp. y 80 spp. respectivamente (Tabla 6, Soriano *et al.* 1999; Visbal *et al.* 1992; Fernández-Badillo 1998; Ochoa *et al.* 1995). En todos los casos, los murciélagos son el grupo con mayor número de especies, seguido de los roedores. Por su alta diversidad de hábitos alimentarios, los murciélagos probablemente también sean los mamíferos con mayor impacto ecológico en estas selvas.

Las aves conforman los vertebrados con mayor riqueza, con números superiores a 300 spp. en las cordilleras mayores. Entre ellas, las Passeriformes son las que están mejor representadas, seguidas de las Apodiformes y las Falconiformes (Tabla 7).

A pesar de que la herpetofauna no ha sido estudiada en muchas montañas o los listados son aún muy incompletos, se piensa que tiene menor riqueza que las aves o los mamíferos. En la Cordillera de Mérida, los anfibios tienen 26 spp. en la selva nublada montano baja y 29 spp. en la montano alta, entre los que podemos citar *Atelopus carbonerensis*, *Centrolene altitudinale*, *Hyalinobatrachium loreocarmatum*, *Nephelobates alboguttatus*, *Hyla meridensis* y *Eleutherodactylus vanadisae* (La Marca 1998a,b). En la Sierra de Perijá hasta ahora sólo se han reconocido dos especies del orden Anura, *Centrolene andinum* e *Hyla platyactyla* (La Marca 1994a,b).

En la selva nublada de la Cordillera de La Costa se han listado 26 spp. del orden Anura, de las cuales 15 son exclusivas de esta cordillera (Manzanilla *et al.* 1995). La familia mejor representada es Leptodactylidae, con nueve spp., de las cuales seis son exclusivas de la selva nublada. Algunas especies representativas son *Hyalinobatrachium antisthenesi*, *Colostethus bromelicola*, *Gastrotheca ovifera* y *Eleutherodactylus bicumulus*. El orden Caudata sólo tiene una especie en esta cordillera, *Bolitoglossa borburata*, la cual es exclusiva de la selva nublada (Manzanilla *et al.* 1995).

Los reptiles tienen 34 spp. en la selva nublada de la Cordillera de La Costa (Visbal *et al.* 1992; Fernández-Badillo 1998). El orden Sauria tiene 15 spp., entre las cuales podemos citar *Gonatodes taniae*, *Anadia marmorata*, *Anolis squamulatus* y *Amphisbaena alba*. El orden Serpentes tiene 29 spp., entre las cuales podemos citar *Atractus lancini*, *Clelia clelia*, *Liophis reginae*, *Dendrophidion percarinatus*, *Chironius carinatus*, *Imantodes cenchoa*, *Rhadinaea larestigia* y *Micrurus bipartitus*. Para la selva nublada de la Sierra de Perijá, poco estudiada, sólo se reconoce una especie de Serpentes, *Tropidodipsas perijanensis* (Alemán 1953, La Marca comunicación

Tabla 6
 Riqueza de mamíferos en selvas y bosques nublados de Venezuela: número de especies por Orden/bloque montañoso, y listado de algunas especies.

	Cordillera de Mérida ¹	Cordillera de La Costa y Serranía del Interior Central ^{2,3,4,5}	Sierra de Perijá ⁶	Cordillera Araya-Paria ⁷	Sistema Guayanés ⁸	Cerro Santa Ana ⁹
Didelphimorphia	7 spp., <i>Didelphis albiventris</i> <i>Gracilianus dryas</i> <i>Micoureus demerarae</i>	6 spp., <i>Caluromys philander</i> <i>Didelphis marsupialis</i> <i>Monodelphis brevicaudata</i>	? <i>Caluromys laniger</i>	2 spp., <i>Didelphis marsupialis</i> <i>Marmosops fuscatus</i>	?	1 sp. <i>Marmosa robinsoni</i>
Paucituberculata	0	0	0	0	0	0
Xenarthra	3 spp., <i>Choloepus hoffmanni</i> <i>Dasyypus novemcinctus</i>	2 spp., <i>Bradypus variegatus</i> <i>Dasyypus novemcinctus</i>	? <i>Tamandua mexicana</i> <i>Dasyypus novemcinctus</i>	2 spp., <i>Tamandua tetradactyla</i> <i>Cyclopes didactylus</i>	?	?
Insectivora	1 sp., <i>Cryptotis meridensis</i>	0	?	0	?	?
Chiroptera	32 spp., <i>Anoura geoffroyi</i> <i>Sturnira bidens</i> <i>Platyrrhinus umbratus</i>	43 spp., <i>Anoura caudifera</i> <i>Sturnira ludovici</i> <i>Platyrrhinus vittatus</i>	? <i>Anoura geoffroyi</i>	23 spp., <i>Anoura geoffroyi</i> <i>Sturnira ludovici</i> <i>Platyrrhinus umbratus</i>	?	?

1: Soriano *et al.* (1999), 2: Visbal *et al.* (1992), 3: Fernandez Badillo (1998), 4: Ochoa *et al.* (1995), 5: Soriano, com. personal, 6: Méndez (1953), 7: Bisbal (1998), 8: Ochoa y Gorzula (1992), 9: Bisbal (1990)

Tabla 6 (continuación)

Primates	1 sp., <i>Alouatta seniculus</i>	2 spp., <i>Alouatta seniculus</i>	?	?	2 spp., <i>Alouatta seniculus</i>	?	?
Carnivora	11 spp., <i>Tremarctos ornatus</i> <i>Nassella olivacea</i> <i>Leopardus tigrinus</i>	10 spp. <i>Eira barbara</i> <i>Potos flavus</i> <i>Leopardus tigrinus</i>	?	<i>Eira barbara</i> <i>Potos flavus</i> <i>Leopardus pardalis</i>	6 spp. <i>Eira barbara</i> <i>Potos flavus</i> <i>Leopardus pardalis</i>	?	2 spp. <i>Cercopithecus thomasi</i> <i>Leopardus pardalis</i>
Perissodactyla	0	1 sp., <i>Tapirus terrestris</i>	?	?	0	?	?
Artiodactyla	1 sp., <i>Mazama bricenii</i>	2 spp., <i>Mazama americana</i>	?	?	1 sp., <i>Mazama americana</i>	?	1 sp. <i>Mazama gouazoubira</i>
Rodentia	15 spp., <i>Aepeomys lugens</i> <i>Ichthyomys hydrobates</i> <i>Oryzomys meridensis</i>	14 spp., <i>Oryzomys caraculus</i> <i>Rhipidomys mastacalis</i> <i>Ichthyomys pittieri</i>	?	<i>Heteromys anomalus</i> <i>Agouti paca</i>	6 spp., <i>Coendou prehensilis</i> <i>Agouti paca</i> <i>Proechimys guairae</i>	?	4 spp. <i>Heteromys anomalus</i> <i>Rhipidomys venezuelae</i> <i>Proechimys guairae</i>
Lagomorpha	0	0	?	?	0	?	?
Total	71	80	?	?	?	?	?

Tabla 7

Riqueza de aves en selvas y bosques nublados de Venezuela: número de especies por Orden/bloque montañoso, y listado de algunas especies. Selva nublada montano alta: MA, selva nublada montano baja: MB

	Cordillera de Mérida ¹	Cordillera de La Costa y Serranía del Interior Central ^{2,3,4,5}	Sierra de Perijá ⁶	Cordillera Araya-Paria ⁷	Sistema Guayanés ⁸	Cerro Santa Ana ⁹
Tinamiformes	MA 1 sp., MB 2 spp. <i>Nothocercus bonapartei</i> <i>Tinamus tao</i>	MA 4 spp., MB 4 spp. <i>Nothocercus bonapartei</i> <i>Tinamus tao</i>	3 spp. <i>Nothocercus bonapartei</i> <i>Tinamus tao</i>	1 sp. <i>Tinamus tao</i>	4 spp. <i>Crypturellus piatepui</i> <i>Crypturellus soui</i>	0 sp.
Podicipediformes	MA 0 sp., MB 0 sp.	MA 1 sp., MB 1 sp. <i>Podiceps dominicus</i>	1 sp. <i>Podiceps andinus</i>	0 sp.	1 sp. <i>Podiceps dominicus</i>	0 sp.
Ciconiiformes	MA 0 sp., MB 0 sp.	MA 0 sp., MB 4 spp.	1 sp.	1 sp. <i>Agamia agami</i>		4 spp. <i>Hydranassa tricolor</i>
Anseriformes	MA 2 spp., MB 2 spp. <i>Merganetta armata</i>	MA 1 sp., MB 2 spp. <i>Anas discors</i>	3 spp. <i>Anas discors</i>	2 spp. <i>Anas discors</i>	1 sp. <i>Anas discors</i>	1 sp. <i>Anas discors</i>
Falconiformes	MA 11 spp., MB 14 spp. <i>Buteo leucorhous</i> <i>Oroaetus isidori</i> <i>Accipiter bicolor</i>	MA 20 spp., MB 27 spp. <i>Buteo leucorhous</i> <i>Oroaetus isidori</i> <i>Harpophalietus solitarius</i>	19 spp. <i>Buteo leucorhous</i> <i>Oroaetus isidori</i> <i>Falco rufigularis</i>	10 spp. <i>Falco sparverius</i> <i>Buteo brachyurus</i> <i>Accipiter striatus</i>	18 spp. <i>Harpia harpyia</i> <i>Falco columbarius</i> <i>Falco femoralis</i>	11 spp. <i>Calharies atratus</i> <i>Calharies burrovianus</i> <i>Buteo albicaudatus</i>
Galliformes	MA 3 spp., MB 4 spp. <i>Penelope montagnii</i> <i>Penelope argyrovris</i>	MA 2 spp., MB 3 spp. <i>Pauxi pauxi</i> <i>Penelope argyrovris</i>	6 spp. <i>Penelope montagnii</i> <i>Penelope argyrovris</i>	2 spp. <i>Penelope argyrovris</i> <i>Colinus cristatus</i>	3 spp. <i>Odontophorus gujanensis</i> <i>Crax allector</i>	2 spp. <i>Ortalis ruficauda</i> <i>Crax alberti</i>

1: analizado a partir de: Phelps y Meyer de Schauensee (1994), 2: Stattersfield *et al.* (1998), 3: Fernandez Badillo (1998), 4: Bisbal (1990)

Tabla 7 (continuación)

Gruiformes	MA 2 spp., MB 2 spp. <i>Aramides cajaneus</i> <i>Porzana carolina</i>	MA 6 spp., MB 6 spp. <i>Aramides axillaris</i> <i>Rallus maculatus</i>	3 spp. <i>Aramides axillaris</i> <i>Porzana carolina</i>	2 spp. <i>Porzana carolina</i>	3 spp. <i>Porzana carolina</i>	1 sp. <i>Aramides axillaris</i>
Charadriiformes	MA 3 spp., MB 3 spp. <i>Gallinago gallinago</i> <i>Tringa melanoleuca</i>	MA 3 spp., MB 3 spp. <i>Gallinago gallinago</i> <i>Tringa melanoleuca</i>	4 spp. <i>Gallinago gallinago</i> <i>Tringa melanoleuca</i>	3 spp. <i>Gallinago gallinago</i> <i>Actitis macularia</i>	2 spp. <i>Actitis macularia</i>	2 spp. <i>Actitis macularia</i>
Columbiformes	MA 4 spp., MB 6 spp. <i>Columba subvinacea</i> <i>Columba fasciata</i> <i>Claravis mondetoura</i>	MA 7 spp., MB 12 spp. <i>Columba subvinacea</i> <i>Columba fasciata</i> <i>Claravis mondetoura</i>	12 spp. <i>Columba subvinacea</i> <i>Columba fasciata</i> <i>Claravis mondetoura</i>	5 spp. <i>Leptotila verreauxi</i> <i>Columba fasciata</i> <i>Columba speciosa</i>	2 spp. <i>Geotrygon montana</i> <i>Columba fasciata</i>	5 spp. <i>Leptotila verreauxi</i> <i>Geotrygon linearis</i> <i>Geotrygon violacea</i>
Psittaciformes	MA 4 spp., MB 4 spp. <i>Pyrrhura rhodoccephala</i> <i>Araitinga wagleri</i>	MA 5 spp., MB 5 spp. <i>Pionus hoematotiss</i> <i>Touit batavica</i>	6 spp. <i>Pionus sordidus</i> <i>Araitinga wagleri</i>	4 spp. <i>Brotogeris chrysopterus</i> <i>Araitinga wagleri</i>	10 spp. <i>Amazona brasiliensis</i> <i>Nannopsittaca panychlora</i>	2 sp. <i>Araitinga pertinax</i> <i>Pyrrhura viridacata</i>
Cuculiformes	MA 3 spp., MB 3 spp. <i>Piaya cayana</i> <i>Crotophaga ani</i>	MA 3 spp., MB 5 spp. <i>Dromococcyx pavonius</i> <i>Crotophaga ani</i>	5 spp. <i>Dromococcyx pavonius</i> <i>Piaya cayana</i>	2 spp. <i>Crotophaga ani</i> <i>Tapera naevia</i>	2 spp. <i>Piaya cayana</i> <i>Dromococcyx pavonius</i>	3 spp. <i>Crotophaga ani</i> <i>Tapera naevia</i>
Sirigiformes	MA 3 spp., MB 4 spp. <i>Otus watsonii</i> <i>Otus ingens</i>	MA 3 spp., MB 6 spp. <i>Galucinium brasilianum</i> <i>Otus ingens</i>	10 spp. <i>Otus watsonii</i> <i>Otus ingens</i>	2 spp. <i>Galucinium brasilianum</i> <i>Ciccaba virgata</i>	4 spp. <i>Otus guatemalae</i> <i>Galucinium brasilianum</i>	1 sp. <i>Galucinium brasilianum</i>
Caprimulgiformes	MA 3 spp., MB 2 spp. <i>Caprimulgus longirostris</i> <i>Uropsalis lyra</i>	MA 4 spp., MB 7 spp. <i>Lurocalis semitorquatus</i> <i>Caprimulgus longirostris</i>	6 spp. <i>Lurocalis semitorquatus</i> <i>Caprimulgus longirostris</i>	3 spp. <i>Nyctidromus albigollis</i> <i>Caprimulgus longirostris</i>	2 sp. <i>Caprimulgus whiteleyi</i> <i>Caprimulgus longirostris</i>	4 spp. <i>Caprimulgus cayennensis</i> <i>Chordeiles acutipennis</i>

Tabla 7 (continuación)

Apodiformes	MA 23 spp., MB 29 spp. <i>Doryfera ludoviciae</i> <i>Phaethornis augusti</i> <i>Campylopterus falcatius</i> <i>Colibri delphinae</i> <i>Helangelus spencei</i>	MA 21 spp., MB 30 spp. <i>Phaethornis augusti</i> <i>Campylopterus falcatius</i> <i>Colibri thalassinus</i> <i>Metallura traxinda</i>	30 spp. <i>Phaethornis augusti</i> <i>Campylopterus falcatius</i> <i>Colibri thalassinus</i> <i>Metallura traxinda</i>	12 spp. <i>Phaethornis augusti</i> <i>Campylopterus falcatius</i> <i>Colibri thalassinus</i> <i>Hylomyphya macrocerca</i>	18 spp. <i>Doryfera johannae</i> <i>Campylopterus ensipennis</i> <i>Campylopterus duidae</i>	4 spp. <i>Phaethornis augusti</i> <i>Chlorostilbon missouri</i> <i>Chlorostilbon gibsoni</i> <i>Oxyopogon guerinii</i>
Trogoniformes	MA 4 spp., MB 4 spp. <i>Pharomachrus antisianus</i> <i>Trogon collaris</i>	MA 2 spp., MB 2 spp. <i>Pharomachrus fulgidus</i> <i>Trogon collaris</i>	4 spp. <i>Pharomachrus antisianus</i> <i>Trogon collaris</i>	1 sp. <i>Pharomachrus fulgidus</i> <i>Trogon collaris</i>	3 spp. <i>Trogon personatus</i>	0 sp.
Coraciiformes	MA 1 sp., MB 1 sp. <i>Chloroceryle inda</i>	MA 1 sp., MB 2 spp. <i>Chloroceryle inda</i>	1 sp. <i>Chloroceryle inda</i>	1 sp. <i>Chloroceryle inda</i>	0 sp.	2 spp. <i>Chloroceryle inda</i>
Piciformes	MA 7 spp., MB 11 spp. <i>Malacoptila mystacalis</i> <i>Andigena nigrostris</i> <i>Picus rivolti</i>	MA 7 spp., MB 9 spp. <i>Malacoptila mystacalis</i> <i>Aulacorynchus sulcatus</i> <i>Picus rubiginosus</i>	11 spp. <i>Malacoptila mystacalis</i> <i>Ramphastos ambigua</i> <i>Picumnus olivaceus</i>	3 spp. <i>Aulacorynchus sulcatus</i> <i>Picumnus squamulatus</i> <i>Veniliornis fumigatus</i>	4 spp. <i>Aulacorynchus derbianus</i> <i>Picumnus exilis</i> <i>Picus rubiginosus</i>	2 spp. <i>Melanerpes rubricapillus</i> <i>Aulacorynchus sulcatus</i>
Passeriformes	MA 124 spp., MB 197 spp. <i>Synallaxis moesta</i> <i>Pipreola neffleri</i> <i>Diglossa gloriosa</i> <i>Thraupis cyanocephala</i>	MA 157 spp., MB 173 spp. <i>Synallaxis unirufa</i> <i>Seiurus noveboracensis</i> <i>Diglossa caerulea</i> <i>Pipreola formosus</i>	214 spp. <i>Synallaxis moesta</i> <i>Pipreola neffleri</i> <i>Diglossa caerulea</i> <i>Thraupis cyanocephala</i>	64 spp. <i>Synallaxis cirnamomea</i> <i>Pachyrhamphus albobriscus</i> <i>Diglossa venezuelensis</i> <i>Thraupis episcopus</i>	101 spp. <i>Synallaxis moesta</i> <i>Diglossa duidae</i> <i>Pranga leucoptera</i> <i>Tangara cyanoptera</i>	35 spp. <i>Xiphorhynchus picus</i> <i>Dendroica striata</i> <i>Seiurus noveboracensis</i> <i>Saltator coerulescens</i>
TOTAL	MA 198 spp., MB 288 spp.	MA 247 spp., MB 303 spp.	339 spp.	118 spp.	178 spp.	79 spp.

personal). Mientras, en el bosque nublado del Cerro Copey (Isla de Margarita), se han listado dos spp. de Sauria y dos spp. de Serpentes (Roze 1964).

Los invertebrados han sido poco estudiados. En Rancho Grande, la comunidad de artrópodos presenta una riqueza impactante. Aunque no existen suficientes trabajos que permitan una real cuantificación de diversidad, algunas citas dan un indicativo de la riqueza y abundancia de este grupo faunístico. Clavijo (1998) reporta que en una sola noche se han recolectado más de 300 especies de Pyralidae (Lepidoptera) y se ha observado también en una noche la acumulación de una masa de individuos del género *Mocis* (Lepidoptera:Noctuidae) de 10 cm de alto sobre una superficie de 6 m² en las inmediaciones de luces de vapores de mercurio (utilizadas para atraer insectos).

En la Cordillera de Mérida, Narváez y Soriano (1996) encontraron que la comunidad de Sphingidae (lepidópteros nocturnos) de Monterrey (2.400 m, Estado Mérida) comparte 34 de sus 40 spp. con Rancho Grande en la Cordillera de La Costa (García 1978), siendo esta última mucho más rica, con 88 spp. Sin embargo, hay que considerar la cercanía de la localidad estudiada con El Portachuelo, reconocido paso para atravesar la cordillera utilizado por especies de aves migratorias entre el litoral y el continente, pudiendo afectar otras especies voladoras.

Dinámica forestal

Los procesos reproductivos están entre los más estudiados en las selvas nubladas. Pueden reconocerse varios patrones reproductivos en la vegetación. Una primera clasificación permite separar dos grupos de especies de plantas: uno con producción continua de flores y frutos y otro con producción discreta, y dentro de cada uno puede haber uno o varios picos. Estudiando 16 especies posibles de ser dispersadas por murciélagos en la Cordillera de Mérida, Soriano (1983) distinguió 7 spp. con producción continua, de las cuales 4 spp. presentaron un solo pico anual, mientras 3 spp. presentaron dos picos, y 9 spp. con producción discreta con uno, dos o más de dos picos (4, 2 y 3 spp. respectivamente). Sin embargo, dado que los picos de distintas especies ocurren en momentos diferentes a lo largo del año, se observan especies en reproducción durante todo el año, aportando recursos que eventualmente permitirían el mantenimiento de una comunidad de dispersores (Soriano 1983). Huber (1986b) y Medina (1986) mostraron este mismo efecto de especies en reproducción todo el año para Rancho Grande (1.150 m, Cordillera de La Costa) estudiando la fenología de 53 y 18 spp. respectivamente. Sin embargo, en ambos casos los árboles del dosel mostraron una mayor estacionalidad que las plantas del estrato inferior (árboles pequeños, arbustos, hierbas). Los datos de Huber (1986b), Sobrevila (1978) y Rodríguez y De Martino (1997) revelan que la mayoría de las especies de árboles se reproducen en la estación más lluviosa, período en el que ocurre tanto la floración como la fructificación, independientemente de si son caducifolias o siempreverdes.

Durante el año y medio de seguimiento fenológico realizado por Huber (1986b) en Rancho Grande, el 35% de las especies de árboles (12 spp.) no florecieron ni fructificaron. Aunque el número de individuos por especie fue pequeño, así como el tamaño de la parcela, el resultado apoya la idea de la importancia de patrones irregulares (tal vez oportunistas, respondiendo a ciertas condiciones espaciales o temporales) o con ciclos multianuales. Ataroff y Schwarzkopf (1992) mostraron para la palma *Chamaedorea bartlingiana* (Monte Zerpa, 2.100 m, Cordillera de Mérida) un patrón desincronizado a nivel poblacional y con ciclos de tres años a nivel individual.

El ritmo de producción de hojas nuevas ha sido estudiado por Huber (1986b) en la Cordillera de La Costa, encontrando una producción continua en la comunidad de árboles, con un máximo que corresponde al período de mayores precipitaciones. A pesar de ser selvas siempreverdes, las selvas nubladas pueden presentar un cierto porcentaje de especies caducifolias. En la Cordillera de La Costa (Rancho Grande, 1150 m), Huber (1986b) encontró que 25% de las especies son caducifolias, perdiendo sus hojas a finales de la época seca y renovando el follaje a comienzos de la época lluviosa, invirtiendo menos de un mes entre ambos procesos. Matteucci (1987) reportó para la selva nublada de la Sierra de San Luis un porcentaje bajo pero existente (<5% en cobertura) de especies caducifolias en los árboles altos, árboles bajos y arbustos.

La producción de hojarasca es variable, existiendo registros de entre 4,5 y 11 Mg ha⁻¹ año⁻¹ (Tabla 8). Las tasas conocidas de caída de hojarasca indican una producción continua pero no constante, salvo en el caso de Rancho Grande, donde se han registrado valores mensuales cercanos a la media de 0,63 Mg ha⁻¹ mes⁻¹ (Medina 1986). Generalmente, la producción es estacional, con ocurrencia de picos máximos, que en la Cordillera de Mérida pueden ser desde uno como en La Montaña (Tanner *et al.* 1992), hasta tres máximos como en La Carbonera y La Mucuy (Fassbender y Grimm 1981, Ramírez y Ataroff en prep.). Estas tasas de producción de hojarasca son bajas comparadas con otras de selvas húmedas de baja altitud.

La hojarasca juega un papel muy importante en la dinámica de los nutrientes en la selva. Antes de su caída, muchas especies muestran tasas importantes de retención de ciertos nutrientes, como parte de las estrategias de economía de nutrientes. Las tasas para selvas nubladas de todo el mundo abarcan desde 16% a 48% de nitrógeno y de 25% a 69% de fósforo. En ese marco, en Venezuela se han medido valores relativamente bajos de 31% y 20% para el nitrógeno en La Carbonera y La Mucuy, respectivamente (Fassbender y Grimm 1981, Ramírez y Ataroff en prep.). Para el fósforo, Fassbender y Grimm (1981) midieron 25% en La Carbonera. La hojarasca caída en estas selvas presenta concentraciones altas de nitrógeno y fósforo: 0,99% y 1,4 % para el nitrógeno en La Carbonera y La Mucuy, respectivamente, y 0,06% para el fósforo en La Carbonera (Fassbender y Grimm 1981, Ramírez y Ataroff en prep.). En balance del sistema, el nitrógeno transferido por esta vía se ha medido entre 52 y 104 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Steinhardt 1979, Fassbender y Grimm 1981, Tanner *et al.* 1992, Ramírez y Ataroff en prep.).

Tabla 8
Producción de hojarasca en selvas nubladas de Venezuela
Hojarasca fina=hojas+ramas finas+flor y/o fruto+partes de epífitas

Localidad	Altitud m	hojarasca fina Mg ha ⁻¹ año ⁻¹	hojas Mg ha ⁻¹ año ⁻¹	ramas finas Mg ha ⁻¹ año ⁻¹	flor-fruto Mg ha ⁻¹ año ⁻¹	epífitas Mg ha ⁻¹ año ⁻¹
Los Andes						
La Montaña ¹	2600	4.50				
La Mucuy ²	2350	7,71	5.62	1.59	0.27	0.04
La Carbonera ³	2200	6.97	3.38	2.27	1.09	0.23
Cordillera de La Costa						
Rancho Grande ⁴	1126	7,80				
Serranía del Interior Central						
Loma del Hierro ⁵	1355	10.70	7.70	1.90	1.10	

1: Tanner *et al.* (1992), 2: Ramírez y Ataroff (en prep.), 3: Fassbender y Grimm (1981), 4: Medina (1986), 5: Monedero y González (1996)

Al caer, la hojarasca restituye a la superficie del suelo una fracción de lo asimilado por las plantas. Sin embargo, la liberación de los nutrientes hacia el suelo depende de los procesos de descomposición. Monedero y González (1995) midieron tasas de desaparición del mantillo de 45% anual (con un máximo al inicio de la época lluviosa) en Loma del Hierro (Serranía del Interior Central), mientras en la Carbonera y La Mucuy (Cordillera de Mérida) se han medido tasas anuales del 72% y 75%, respectivamente (Fassbender y Grimm 1981, Ramírez y Ataroff en prep.). La medida de respiración edáfica también es un indicador de las tasas de descomposición: se han reportado valores (promedios anuales) de 195 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ para La Carbonera, 195 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ para Rancho Grande, 346 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ para Cumbre de Choróní, y 184 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ para Loma del Hierro (Monedero y González 1995).

La fracción gruesa del mantillo o madera muerta (troncos y ramas gruesas) ha sido poco estudiada. En la Cordillera de Mérida, Delaney *et al.* (1998) midieron 21 Mg ha⁻¹ en La Carbonera (2.300 a 2.400 m) y 8 Mg ha⁻¹ en La Mucuy (2.640 a 3.000 m) en el mantillo, pero estos montos aumentan a 42 y 35 Mg ha⁻¹ respectivamente si se incluye a los troncos muertos en pie, con un contenido de carbono de 21 y 17 Mg C ha⁻¹ para estas localidades, de seis a siete veces mayor que el contenido de carbono en el resto del mantillo (fracción fina) (Delaney *et al.* 1997). Esta necromasa tiene un tasa de retorno más lenta que la fracción fina, con tasas de 0,13 y 0,11 por año para La Carbonera y la Mucuy, respectivamente, lo cual representa una vida media de aproximadamente cinco años (Delaney *et al.* 1998).

Además de la producción de hojarasca, existe un importante movimiento de nutrientes desde la biomasa aérea hacia el suelo, el cual depende de los flujos de agua. Esta dinámica ha sido estudiada por Steinhart (1979) en La Carbonera (Cordillera de Mérida), para N, P, K, Al, Ca, Mg, Fe, Na y Mn. Este autor pudo determinar que las entradas de estos nutrientes por precipitación son superiores a las salidas por percolación (medidas con lisímetros), indicando por estas vías un balance positivo para la selva. Determinó, además, que al atravesar la biomasa aérea el agua se enriquece en K, P, Ca, Na y Mn, elementos que toma del lavado foliar, pero pierde N, Mg y Fe, sugiriendo una captación por parte de las estructuras aéreas. El aluminio no mostró ser afectado por ese proceso.

Las características de la selva cambian cuando son alteradas o están en proceso de sucesión secundaria. En La Carbonera, Cordillera de Mérida, Arends *et al.* (1991-1992) estudiaron la vegetación secundaria luego de 10 años de abandono de parcelas pequeñas (0,7 ha) totalmente taladas. Encontraron que la recuperación fue muy lenta, a pesar de estar rodeadas de selva original, con sólo el 12% de la biomasa de la selva original vecina y el 14% de las especies de árboles (9 vs. 65 spp. ha⁻¹ en la selva original). En contraste, la producción de hojarasca fue muy similar (7,1 vs. 7,4 Mg ha⁻¹ en la selva original).

Interacciones bióticas

Los estudios sobre las interacciones entre plantas y animales son escasos; en general están relacionados con la polinización y dispersión de propágulos de plantas por parte de los animales. Este tipo de relación es muy importante en estas selvas, sin embargo, Webster (1995) sugirió que el alto porcentaje de especies dioicas encontrado en ciertas selvas nubladas puede correlacionarse con un alto número de especies anemófilas. Sobrevila (1978) encontró un alto porcentaje de árboles dioicos (31%) en la selva de Altos de Pipe (1.700 m, Cordillera de La Costa), pero no así entre los arbustos, trepadoras y hierbas (3%). Sobrevila y Arroyo (1982), en la misma selva, encontraron un bajo número de especies autocompatibles (57%) en comparación con selvas de baja altitud, pero de aquellas con autoincompatibilidad el 74% aparentemente son polinizadas por insectos o aves.

Entre los insectos, la alta diversidad de especies de Sphingidae (lepidópteros nocturnos, frecuentemente mencionados como buenos polinizadores) que se encontró en las selvas nubladas de la Cordillera de La Costa (García 1978) y de la Cordillera de Mérida (Narváez y Soriano 1996) sugiere que tienen un importante papel en la polinización de estos ecosistemas.

Entre los vertebrados voladores, los murciélagos han sido los más estudiados. Los frugívoros y nectarívoros son el 54% de las especies de murciélagos de las selvas nubladas andinas (47% y 7%, respectivamente), (Soriano *et al.* 1999). Soriano (1983) mostró que el patrón reproductivo de los murciélagos frugívoros (ocho especies, Monterrey, Cordillera de Mérida) está correlacionado con la producción

de frutos de las especies de plantas que dispersan (al menos 20 especies a las cuales pudo estudiar su fenología). Este autor determinó que los momentos de mayores requerimientos en la alimentación, es decir durante la lactancia, coinciden con los de mayor disponibilidad de recursos. También sugirió una correspondencia entre los patrones de búsqueda de alimento y la fenología de las plantas, según la cual las especies de murciélagos que se movilizan por grandes distancias en la selva sin refugio fijo (nómadas) se alimentan de árboles con producción masiva y estacional de frutos (en general, árboles del dosel), mientras que las especies de vuelos cortos con refugio estable (sedentarias) se alimentan de plantas de producción continua de frutos (en general, especies del sotobosque) (Soriano 1983, 2000).

La alta riqueza de ciertos grupos de aves como los Apodiformes, dominada por especies de colibríes polinizadores, o los Passeriformes, muchos de los cuales son dispersores o depredadores de semillas, sugiere un gran impacto de la avifauna en los procesos reproductivos de las plantas. Sin embargo, ésto ha sido muy poco estudiado en las selvas nubladas venezolanas.

Geografía humana y uso de la tierra

Las selvas nubladas han sido los ecosistemas forestales de montaña menos alterados desde épocas prehispánicas hasta el siglo XX. A lo largo de la historia, son muy pocos los pueblos que se han asentado en zonas de selva nublada en Venezuela. En la Cordillera de Mérida, los estudios arqueológicos revelan una importante ocupación humana en los valles altos secos, pero los registros para las selvas nubladas no son claros (Monasterio 1980, Wagner 1993). Tal vez las condiciones ambientales actuales no faciliten el trabajo arqueológico, o quizás la población prehispánica sólo utilizó estas selvas para la extracción de ciertos productos, como carne de cacería. De manera similar, después del período de contacto y hasta finales del siglo XIX no hay evidencias de importantes asentamientos humanos o manejo de la selva nublada para uso agrícola o pecuario.

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

En Los Andes, desde finales del siglo XIX hasta mediados del siglo XX se practicó una importante tala de las selvas nubladas para la fabricación de carbón, dejando luego el terreno para ganadería extensiva. Algunos intentos de colonización para desarrollo agrícola a comienzos del siglo XX, como por ejemplo en la cuenca alta del río El Molino (Cordillera de Mérida), fracasaron, aparentemente

por intentar cultivos como el trigo, no aptos para ambientes tan húmedos; sin embargo, la selva ya había sido talada y finalmente ha quedado para ganadería extensiva de vacunos (Tulet y Ataroff 1986).

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

La ganadería es el tipo de manejo que está causando la tala de mayor superficie de selva. Los programas de desarrollo de la llamada "ganadería de altura" (ganadería de vacunos para leche de alta calidad) han tenido un fuerte impacto en muchos sectores de la Cordillera de Mérida. Más recientemente, en varios valles altos se ha desarrollado ganadería para lidia. Sin embargo, la ganadería intensiva tiene muchos requerimientos de insumos que no pueden ser afrontados por la mayor parte de los productores, así, las áreas más grandes bajo uso ganadero tienen un manejo extensivo. Tanto intensivo como extensivo, en la mayoría de los casos se ha implantado el pasto africano kikuyu (*Pennisetum clandestinum*), el cual cubre actualmente grandes extensiones. Su manejo para la producción intensiva de leche, así como su rendimiento en asociación con otras especies, ha sido motivo de estudio por parte del Instituto de Investigaciones Agropecuarias de la Universidad de Los Andes (Dávila *et al.* 1996). Sin embargo, el impacto ecológico de este manejo apenas comienza a estudiarse, revelando consecuencias importantes en los flujos hídricos (Ataroff y Rada 2000, Ataroff y Sánchez 1999) y procesos erosivos (Sánchez y Ataroff 1997, Forti 1999).

La alta cantidad y calidad de las aguas en la selva nublada ha favorecido la instalación de truchiculturas en ciertos valles andinos, convirtiendo la trucha arcoiris, pez no autóctono, en uno de los "manjares andinos" más buscados por los turistas. Además de las truchiculturas privadas comerciales, existe el "Campo Experimental Truchícola La Mucuy" del Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias (FO-NAIAP), en el cual se realizan estudios sobre la ecología, reproducción, alimentación y desarrollo de *Oncorhynchus mykiss* (trucha arcoiris) (Bastardo *et al.* 1996). El impacto ecológico ocasionado por la introducción de las truchas *O. mykiss* y *Salvelinus fontinalis* (actualmente los únicos peces depredadores de fauna de deriva en las lagunas y ríos andinos) sigue bajo estudio, así como el impacto de su pesca no controlada (Bastardo *et al.* 1994, Segnini y Bastardo 1995, Coché y Taphorn 1996).

Fuera de las cordilleras de Mérida y de La Costa, las selvas nubladas montano altas en las montañas venezolanas han sido poco intervenidas y se encuentran bajo diferentes formas de protección.

Conservación de recursos naturales

Las selvas nubladas montano altas de diferentes sistemas montañosos venezolanos se encuentran bien representadas en varias Areas Bajo Régimen de Administración Especial, del Gobierno Nacional. Sin embargo, no ocurre lo mismo con las selvas nubladas montano bajas, las cuales son las más afectadas por la tala y el reemplazo por pastizales para ganadería lechera de altura. La forma más común de protección ha sido a través de los parques nacionales. En el caso de Venezuela, la protección de recursos hidráulicos es uno de los aspectos relevantes en la declaración de muchos parques (Gondelles *et al.* 1977), y en este sentido la selva nublada es el ecosistema que juega el mayor papel.

A continuación, presentamos los parques nacionales y monumentos naturales que incluyen selvas nubladas. Los datos se han recopilado de la Propuesta de Decreto del Plan Nacional de Ordenación del Territorio (MARNR 1997) y otras publicaciones del Ministerio del Ambiente y los Recursos Naturales Renovables (Gondelles *et al.* 1977). La falta de mapas de unidades ecológicas con buena definición impide el cálculo de la proporción de superficie correspondiente a estas selvas y, por la misma razón, la proporción correspondiente a zonas con intervención humana.

En Los Andes, varias áreas protegidas incluyen selva nublada: 1) en la Cordillera de Mérida se encuentran los siguientes Parques Nacionales (P.N.) y Monumentos Naturales (M.N.). En el Norte el P.N. General Cruz Carrillo (Páramo de Guaramacal), con 21.000 ha totales y altitudes de 900 a 3.200 m; el P.N. Dinira, con 45.328 ha y altitudes de 1.000 a 3.500 m; y el P.N. Yacambú, con 14.850 ha y altitudes entre 1.000 y 1.800 m. En el centro el P.N. Sierra Nevada (el primero en decretarse en Los Andes y el segundo en Venezuela en 1952), con 276.446 ha y altitudes entre 600 y 5.007 m; el P.N. Sierra de La Culata, con 200.400 ha totales; y el M.N. Chorreras Las González, con 126 ha. En el Sur el P.N. General Juan Pablo Peñaloza (Páramos Battallón y La Negra), con 92.500 ha totales y altitudes de 1.800 hasta 3.300 m. 2) en el Macizo de El Tamá (una estribación en territorio venezolano de la Cordillera Oriental de Colombia) se encuentra el P.N. El Tamá, con 109.100 ha, donde la zona de selva nublada sufre los efectos de una actividad ganadera que se inició antes de la creación del parque y continúa hoy en día. 3) en la Sierra de Perijá el P.N. Sierra de Perijá, en el extremo sur de la sierra, con un total de 295.288 ha. Según Smith (1985), por su baja densidad poblacional, en general población indígena, y por razones culturales e históricas, en la sierra se mantenía hasta 1985 el 78% de la vegetación original.

En la Cordillera de La Costa, los parques nacionales con selva nublada son el P.N. Henri Pittier (Rancho Grande), el primer P.N. decretado en Venezuela en 1937, con 107.800 ha totales y altitudes hasta 2.430 m; el P.N. El Ávila, con 81.800 ha y altitudes hasta 2.765 m; el P.N. Macarao, con 15.000 ha y altitudes entre 1.000 y 2.098 m; el P.N. Yurubí, con 23.670 ha y altitudes hasta 1.700 m. Mientras en la Serranía del Interior Central se ubica el P.N. Guatopo, con 122.464 ha y altitudes desde 200 hasta 1.450 m. Además existen varios Monumentos Naturales como el Pico Codazzi, con 11.850 ha.

En las serranías de Falcón y Lara, parte de la selva nublada se encuentra protegida por el P.N. Sierra de San Luis (Juan Crisóstomo Falcón), con 2.000 ha y altitudes desde 200 hasta 1.500 m.

En la Cordillera Araya-Paria se encuentra el P.N. Península de Paria, con 37.500 ha.

Buena parte de las zonas montañosas del Sistema Guayanés está bajo algún régimen de protección del Estado. Los parques nacionales y monumentos naturales que protegen áreas con bosques nublados son: P.N. Serranía de La Neblina (1.360.000 ha), P.N. Duida-Marahuaca (320.000 ha), P.N. Parima-Tapirapécó (3.900.000 ha), M.N. Cerro Yaví (40.000 ha), M.N. Serranía Yutajé-Corocoro (210.000 ha), M.N. Cerro Camani y Morrocoy (120.000 ha), M.N. Cerro Guanay (100.000 ha), M.N. Cerro Cuao-Sipapo y Moriche (1.120.000 ha), M.N. Marutani (267.500 ha) y M.N. Sierra Maigualida (340.000 ha).

Las dos montañas aisladas costeras más importantes están bajo protección por el P.N. Cerro Copey (7.130 ha) en la Isla Margarita, y M.N. Cerro Santa Ana (1.900 ha) en la Península de Paraguaná.

La presión que podría generar una alta densidad poblacional sobre las selvas nubladas dentro y fuera de las áreas protegidas no es alarmante en la mayoría de las montañas venezolanas, en buena medida porque la alta montaña húmeda es aún bastante despoblada. Las cordilleras con más larga historia de ocupación postconquista, la de La Costa y la de Mérida, son las más afectadas. Sin embargo, el número de asentamientos humanos que se observa aún hoy día es bajo. Desde la colonia, este par de cordilleras ha tenido un tránsito importante de población, que obligatoriamente tiene que cruzarlas para conectar las ciudades y las zonas de cultivos ubicados en los valles intramontanos con la costa o con la región llanera, con lo cual uno de sus principales "usos" ha sido el de "pasos" entre áreas geográficas separadas. Por el contrario, las montañas costeras aisladas y los bosques nublados de los tepuyes del Sistema Guayanés no son paso obligado hacia ninguna parte, salvo hacia su propia cima.

Conclusiones y recomendaciones

- Los bosques y selvas húmedos de montaña han sido poco estudiados en Venezuela, por lo que es escaso el conocimiento que tenemos sobre la biodiversidad en sus aspectos más básicos: composición florística y faunística, estructura e interacciones de las comunidades. Menor aún es el conocimiento de la relación entre las comunidades con su medio físico.
- Sin embargo, las selvas húmedas, y en particular las selvas nubladas, son consideradas de vital importancia en la captación y regulación de flujos de agua. En buena medida, ese efecto sobre la dinámica del agua es determinante para el desarrollo de las comunidades humanas instaladas agua abajo.

- La tala de las selvas y su reemplazo por pastizales para ganadería lechera genera cambios en los flujos de agua y en los procesos erosivos, los cuales no sólo afectan las zonas de alta montaña donde tienen lugar sino también el caudal y carga de los ríos, así como la ocurrencia de eventos máximos en crecidas y desbordes que pueden alterar dramáticamente el desarrollo de actividades agropecuarias, la geomorfología de las zonas medias y bajas, y/o el mantenimiento de centros urbanos.
- El equilibrio entre las áreas de selva natural y pastizales sería lo deseable para mantener como uso sostenible ése que es el principal manejo de estos ambientes altos y húmedos: la producción lechera de alta calidad. Esto sólo puede lograrse con un conocimiento cuantificable del impacto de esta actividad, que permita trazar planes adecuados de manejo que combinen ocupación humana, desarrollo socioeconómico de las comunidades locales y superficies con selvas protegidas.
- Aparte de las selvas nubladas, las otras selvas húmedas en la mayoría de los bloques montañosos han sido fuertemente alteradas en su extensión, con diferentes grados de cambio y de duración del impacto, por lo que, frecuentemente, sólo quedan relictos.
- Hasta ahora, los mejores esfuerzos por preservar la biodiversidad (para un futuro, puesto que en la actualidad no es motivo de un uso directo importante) y prevenir el impacto de las deforestaciones han sido los decretos por parte del Gobierno Nacional de Áreas Bajo Régimen de Administración Especial, en las cuales los Parques Nacionales tienen un papel importante. En este sentido, sigue bajo estudio una Propuesta del Plan Nacional de Ordenamiento del Territorio, la cual produjo un primer documento de trabajo en 1997.
- Sin duda, las investigaciones en selvas húmedas de montaña deberían acelerarse y multiplicarse en estudios de biodiversidad y dinámica de los ecosistemas, así como en análisis de impacto de los usos actuales y potenciales. Los estudios realizados hasta el momento se revelan como insuficientes en la generación de la información de base necesaria para proponer planes de desarrollo que estén acordes con un uso sostenible de estos ambientes de montaña.

Agradecimientos

A Pascual Soriano, Enrique La Marca, Carlos Rengifo, Ma. del Coro Arisméni y Samuel Segnini, por su inestimable ayuda en la corrección de las listas de animales y/o suministro de información.

Bibliografía

- Acevedo, M.F.; Monteleone, S.; Ataroff, M.; Estrada, C. Aberturas del Dosel y Espectro de la Luz en el Sotobosque de una Selva Nublada Andina de Venezuela. En consideración.
- Acosta, C. 1986. Análisis Geográfico del Parque Nacional Sierra de Perijá con Fines de Determinar Zonas de Manejo y Dirección. Tesis Escuela de Geografía, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, 104 p.
- Alemán, C. 1953. Contribución al estudio de los reptiles y batracios de la Sierra de Perijá. *In: Sociedad de Ciencias Naturales La Salle (eds.). La Región de Perijá y sus Habitantes.* Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Cuaderno 6, Caracas. p. 279-298.
- Arends, E.; Villaquirán, A.; Calderón, O. 1991-1992. Caracterización de la vegetación secundaria en un área talada de la selva nublada, estado Mérida. *Revista Forestal Venezolana* 15-16(35-36):13-22.
- Ataroff, M.; Monasterio, M. 1987. Ecología y desarrollo en Los Andes tropicales: pisos de vegetación y asentamientos humanos. *In: Anales IV Congreso Latinoamericano de Botánica, Simposio Ecología de Tierras Altas, Medellín.* p. 65-81.
- Ataroff, M.; Schwarzkopf, T. 1992. Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia (Berlin)* 92:250-256.
- Ataroff, M. 1998. Importance of cloud-water in Venezuelan Andean cloud forest water dynamics. *In: Schemenauer, R.S.; Bridgamm, H. (eds.). Proceedings of the First International Conference on Fog and Fog Collection.* Ottawa, IDRC. p. 25-28.
- Ataroff, M.; Sánchez, L.A. 1999. Precipitación, intercepción y escorrentía en cuatro ambientes de la cuenca media del río El Valle, estado Táchira, Venezuela. *Revista Geográfica Venezolana* 40(2). *En prensa.*
- Ataroff, M.; Rada, F. 2000. Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *Ambio* 29(7):438-442.
- Ataroff, M. 2000. Selvas y bosques de montaña. *In: Aguilera, M.; Azocar, A.; González-Jiménez, E. (eds.). Biodiversidad en Venezuela.* Capítulo 48. Ediciones CONICIT-Fundación Polar. *En prensa.*
- Ataroff, M.; Sarmiento, L. Las unidades ecológicas de Los Andes de Venezuela. *In: LaMarca, E.; Soriano, P. (eds.). Reptiles de Los Andes de Venezuela.* *En prensa.*
- Ataroff, M.; Sarmiento, L. Las unidades ecológicas del estado Mérida, Venezuela. *En preparación.*
- Bastardo, H.; Infante, O.; Segnini, S. 1994. Hábitos alimenticios de la trucha arcoiris, *Oncorhynchus mykiss*, en una quebrada altiandina venezolana. *Revista de Biología Tropical* 42(3):685-693
- Bastardo, H.; Sofía, S.; Vásquez, C. 1996. Edad y talla media de reproducción de la trucha arcoiris, *Oncorhynchus mykiss*, en condiciones de cultivo. *In: Memorias de Jornadas Científicas de la Región Andina, FONAIAP, Mérida, Venezuela.* p. 46-47.
- Beebe, W.; Crane, J. 1948. Ecología de Rancho Grande, una selva nublada subtropical en el norte de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 73:217-256

- Bellizzia, A.; Pimentel, N.; Bajo, R. (comp.). 1976. Mapa Geológico Estructural de Venezuela. Caracas, Ediciones FONINVES.
- Bisbal, F. 1990. Inventario Preliminar de la Fauna del Cerro Santa Ana, Península de Paraguaná-Estado Falcón, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 41: 177-185.
- Bisbal, F. 1998. Mamíferos de la Península de Paria, Estado Sucre, Venezuela, y sus Relaciones Biogeográficas. *Interciencia* 23(3): 176-181.
- Bono, G. 1996. Flora y Vegetación del Estado Táchira, Venezuela. Monografía XX, Museo Reg. Scienze Naturali, Torino. 951 p.
- Brun, R. 1976. Methodik und Ergebnisse zur Biomassenbestimmung eines Nebelwaldökosystems in den venezolanischen Anden. XVI IUFRO World Congr., Div. I, p. 490-499, Oslo.
- Cavelier, J. 1986. Relaciones Hídricas y de Nutrientes en Bosques Enanos Nublados. Tesis Magister Scientiae Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 273 p.
- Cavelier, J. 1996. Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. In: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L.; Smith, A.P. (eds.). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. New York, Chapman & Hall. p. 399-439.
- Cavelier, J.; Goldstein, G. 1989. Mist and fog interception in elfin cloud forests in Colombia and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 5: 309-322.
- Clavijo, J. 1998. La fauna de artrópodos de la selva nublada. In: Michelangeli, F. (ed.). *La Selva Nublada: Rancho Grande*. Caracas, Armitano Editores. p. 125-147.
- Coché, Z.; Taphorn, D. 1996. Evaluaciones de algunas poblaciones de trucha en las lagunas de gran altura del Edo. Mérida, Venezuela. In: *Memorias de Jornadas Científicas de la Región Andina, FONAIAP, Mérida, Venezuela*. p. 45.
- Dávila, C.; Urbano, D.; Moreno, P. 1996. Efecto de la asociación kikuyo-alfalfa (*Pennisetum clandestinum-Medicago sativa*) sobre la producción de leche en sistema intensivo en la zona alta del estado Mérida. In: *Memorias de Jornadas Científicas de la Región Andina, FONAIAP, Mérida, Venezuela*. p. 49.
- Delaney, M.; Brown, S.; Lugo, A.E.; Torres-Lezama, A.; Bello, N. 1997. The distribution of organic carbon in major components of forests located in five life zones of Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 13: 697-708
- Delaney, M.; Brown, S.; Lugo, A.E.; Torres-Lezama, A.; Bello, N. 1998. The quantity and turnover of dead wood in permanent forest plots in six life zones of Venezuela. *Biotropica* 30 (1): 2-11
- Fassbender, H.; Grimm, U. 1981. Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de Los Andes Occidentales de Venezuela. II. Producción y descomposición de los residuos vegetales. *Turrialba* 31(1):39-47
- Fernández-Badillo, A. 1998. Los vertebrados de la selva nublada. In: Michelangeli, F. (ed.). *La Selva Nublada: Rancho Grande*. Caracas, Armitano Editores. p. 151-167.
- Fernández-Badillo, A.; Sykora, A. 1998. Hombres y ciencias, en la selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. In: Michelangeli, F. (ed.). *La Selva Nublada: Rancho Grande*. Caracas, Armitano Editores. p. 173-184.

- Forti, A. 1999. Escorrentía y Erosión Bajo Diferentes Grados de Cobertura y Sistemas de Siembra en Suelos de Ladera. Tesis Magister Scientiae, Manejo de Cuencas, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- García, J.L. 1978. Influencia de los factores ambientales sobre la captura nocturna de Spingidae (Lepidoptera) en Rancho Grande, estado Aragua, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (Maracay)* 9(4):63-107
- Ginés, Hno.; Foldats, E. 1953. Aspectos geobotánicos de la región. *In: Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* (eds.). La región de Perijá y sus habitantes. Cuaderno 6. Caracas. p. 327-340.
- Ginés, Hno.; Foldats, E.; Matos, F. 1953. Flórula de la Cuenca del Río Negro, Perijá. Pp. 345-551. *In: Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* (eds.). La Región de Perijá y su Habitantes. Cuaderno 6. Caracas.
- Gondelles, R.; García, J.R.; Steyermark, J. 1977. Los Parques Nacionales de Venezuela. Instituto de la Caza Fotográfica y Ciencias de la Naturaleza (INCAFO)/ Centro Iberoamericano de Cooperación (CIC.), Madrid. 223 p.
- González de Juana, C.; Iturralde, J.M.; Picard, X. 1980. Geología de Venezuela y de sus Cuencas Petrolíferas. Tomos I y II. Caracas, Ed. Foninves. 1.031 p.
- Gordon, C.A.; Herrera, R.; Hutchinson, T.C. 1994. Studies of fog events at two cloud forests near Caracas, Venezuela. I. Frequency and duration of fog. *Atmospheric Environment* 28(2):317-322
- Gorzula, S. 1992. La herpetofauna del Macizo del Chimantá. *In: Huber, O.* (ed.). El macizo de Chimantá. Caracas, Editorial Oscar Todtmann. p. 267-294.
- Hetsch, W.; Hoheisel, H. 1976. Standorts -und Vegetationsgliederung in einem tropischen Nebelwald. *Allgem. Forst- u. Jagd-Zeitung* 147 (10/11): 200-209
- Hoyos, J. 1985. Flora de la Isla de Margarita, Venezuela. *Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, Monografía 34, Caracas. 927 p.
- Huber, O. 1986a. El clima. *In: Huber, O.* (ed.). La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. Caracas, Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. p. 17-30.
- Huber, O. 1986b. Las selvas nubladas de Rancho Grande: observaciones sobre su fisonomía, estructura y fenología. *In: Huber, O.* (ed.). La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. Caracas, Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. p. 131-170.
- Huber, O. 1995a. Geographical and physical features. *In: Berry, P.E.; Holst, B.K.; Yatskievych, K.* (eds.). Flora of the Venezuelan Guayana. Vol. 1. Missouri Botanical Garden, St. Luis & Timber Press, Portland. p. 1-62.
- Huber, O. 1995b. Vegetation. *In: Berry, P.E.; Holst, B.K.; Yatskievych, K.* (eds.). Flora of the Venezuelan Guayana. Vol. 1. Missouri Botanical Garden, St. Luis & Timber Press, Portland. p. 97-160.
- Huber, O.; Alarcón, C. 1988. Mapa de Vegetación de Venezuela. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR), Caracas.
- Kelly, D.L., Tanner, E.V.J.; Nic Lughagha, E.M.; Kapos, V. 1994. Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography* 21:421-440.

- La Marca, E. 1998a. Biogeografía de los Anfibios de la Cordillera de Mérida, Andes de Venezuela. Tesis Doctorado Ecología Tropical, CIELAT, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, 427 p.
- La Marca, E. 1998b. Biodiversidad de anfibios en Los Andes de Venezuela: análisis preliminar por pisos de vegetación. *In: Halffter, G. (ed.). La Diversidad Biológica de Iberoamérica. III. Volumen Especial, Acta Zoológica Mexicana, nueva serie. Xalapa, México, Instituto de Ecología. p. 199-210.*
- La Marca, E. 1994a. Geographic Distribution (Anura): *Centrolene andinum*. *Herpetological Review* 25(4):159
- La Marca, E. 1994b. Geographic Distribution (Anura): *Hyla platyadactyla*. *Herpetological Review* 25(4):160-161
- Lamprecht, H. 1954. Estudios Silviculturales en los Bosques del Valle de La Mucuy, Cerca de Mérida. Fac. Ciencias Forestales, Univ. de Los Andes, Mérida, Venezuela. 130 p.
- Lamprecht, H. 1980. Silvicultura en los Trópicos. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH. 335 p.
- Manzanilla, R. 1990. Caracterización e Interpretación de una Toposecuencia de la Selva Nublada de la Vertiente Norte de la Sierra Nevada, Estado Mérida. Tesis Magister Scientiae, Fac. Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Manzanilla, J.; Fernández-Badillo, A.; La Marca, E.; Visbal, R. 1995. Fauna del Parque Nacional Henri Pittier, Venezuela: composición y distribución de los anfibios. *Acta Científica Venezolana* 46: 294-302.
- Marcano, V. 1994. Flora Liguénica de Los Andes. Volumen I. Mérida, Venezuela, Ediciones Fundacite-Mérida, Colección Museo de Ciencia, Tecnología, Arte y Oficios. 338 p.
- MARNR 1997. Propuesta de Decreto del Plan Nacional de Ordenación del Territorio. Ministerio de Ambiente y de los Recursos Naturales (MARNR), Caracas.
- Matteucci, S. 1987. The vegetation of Falcon state, Venezuela. *Vegetatio* 7: 67-91.
- Medina, E. 1986. Aspectos ecofisiológicos de plantas de bosques nublados tropicales: el bosque nublado de Rancho Grande. *In: Huber, O. (ed.). La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas. p.189-196.*
- Medina, E.; Huber, O. 1998. Bosques nublados tropicales, el hábitat óptimo de las epífitas vasculares. *In: Michelangeli, F. (ed.). La Selva Nublada: Rancho Grande. Caracas, Armitano Editores. p. 103-121.*
- Méndez, J.L. 1953. Estudio de los mamíferos colectados. *In: Sociedad de Ciencias Naturales La Salle (eds.). La Región de Perijá y sus Habitantes. Cuaderno 6. Caracas.*
- Michelangeli, F. (ed.). 1998. La Selva Nublada: Rancho Grande. Caracas, Armitano Editores. 195 p.
- Monasterio, M. 1980. Poblamiento humano y uso de la tierra en los altos Andes de Venezuela. *In: Monasterio, M. (ed.). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. p. 170-198.*
- Monasterio, M.; Sarmiento, L. 1991. Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 6(12): 387-391

- Monasterio, M.; Ataroff, M. 1994. Las Cuencas de los Ríos Nuestra Señora y Aricagua, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Mapa de Diversidad. Centro de Investigaciones Ecológicas de Los Andes Tropicales (CIELAT) de Universidad de Los Andes-CYTED-IUBS-UNESCO, Mérida, Venezuela.
- Monasterio, M.; Reyes, S. 1980. Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de Los Andes venezolanos. *In*: Monasterio, M. (ed.). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. p. 47-92.
- Monedero, C.; González, V. 1994. Análisis cuantitativo de la estructura arbórea en una selva nublada del ramal Interior de la Cordillera Caribe. Loma de Hierro (Edo. Aragua), Venezuela. I. Características estructurales generales de la comunidad. *Acta Biologica Venezuelica* 15 (1):51-62.
- Monedero, C.; González, V. 1995. Producción de hojarasca y descomposición en una selva nublada del ramal interior de la Cordillera de La Costa, Venezuela. *Ecotropicos* 8(1-2):1-14.
- Narváez, Z.; Soriano, P. 1996. Composición y estructura de la comunidad de Sphingidae (Insecta: Lepidoptera) en una selva nublada andina. *Ecotropicos* 9(1):9-20
- Ochoa, J.; Gorzula, S. 1992. Los mamíferos del macizo del Chimantá con algunos comentarios sobre las comunidades de las cumbres tepuyanas. *In*: Huber, O. (ed.). El Macizo de Chimantá. Caracas, Editorial Oscar Todtmann. p. 295-302.
- Ochoa, J.; Aguilera, M.; Soriano, P. 1995. Los mamíferos del Parque Nacional Guatopo (Venezuela): lista actualizada y estudio comunitario. *Acta Científica Venezolana* 46: 174-187.
- Ortega, F.; Aymard, G.; Stergios, B. 1987. Aproximación al conocimiento de la flora de las montañas de Guaramacal, Estado Trujillo, Venezuela. *Biollania* 5: 1-60.
- Phelps, W.H.Jr.; De Schauensee, R.M. 1994. Una Guía de las Aves de Venezuela. Caracas, Editorial Ex Libris. 495 p.
- Pietrangeli, M.A. 1997. Caracterización Florística y Ecológica de la Cuenca del Río El Valle, Estado Táchira. Tesis doctoral, Postgrado en Ecología, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 1210 p.
- Ramírez, M.E.; Ataroff, M. Producción de hojarasca y contenido de nitrógeno en una selva nublada de Los Andes venezolanos. *En preparación*.
- Rodríguez, H.; De Martino, G. 1997. Inventario florístico de angiospermas y pteridófitas en la selva nublada cercana al edificio de la Estación Biológica de Rancho Grande del Parque Nacional Henri Pittier, Estado Aragua, Venezuela. *Ernstia* 7(1-4): 7-151.
- Roth, I.; Mérida, T.; Lindorf, H. 1986. Morfología y anatomía foliar de plantas de la selva nublada. *In*: Huber, O. (ed.). La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. Caracas, Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. p. 205-241.
- Roze, J.A. 1964. La herpetología de la Isla de Margarita, Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 24(69): 209-241.
- Roze, J.A. 1966. La Taxonomía y Zoogeografía de los Ofidios en Venezuela. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Ediciones de la Biblioteca. 362 p.
- Sánchez, L.A.; Ataroff, M. 1997. Pérdidas de suelo en cultivos hortícolas, Río Arriba, El Cobre, Edo. Táchira, Venezuela. *Memorias XIV Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo*, edición electrónica D.L. FR 2529710, Biblioteca Nacional de Venezuela.

- Sarmiento, G.; Monasterio, M.; Azócar, A.; Castellano, E.; Silva, J. 1971. Vegetación Natural. Estudio Integral de la Cuenca de los Ríos Chama y Capazón. Sub-proyecto N° III. Oficina de Publicaciones Geográficas, Instituto de Geografía, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 63 p.
- Schwarzkopf, T. 1985. Patrones de Distribución en Plantas del Sotobosque de una Selva Nublada. Tesis Licenciatura Biología, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 117 p.
- Schwarzkopf, T.; Ataroff, M.; Fariñas, M. 1985. Una solución objetiva a la interpretación del método de la Cascada de Información. Resúmenes de la XXXV Convención Anual de la Asociación Venezolana para el Avance de la Ciencia, Mérida, Venezuela.
- Segnini, S.; Bastardo, H. 1995. Cambios ontogenéticos en la dieta de la trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*) en un río andino neotropical. *Biotropica* 27(4): 495-508
- Smith, R. 1985. La vegetación de las cuencas de los ríos Guasare, Socuy y Cachirí, estado Zulia. *Boletín de Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* XL(143): 295-325.
- Sobrevila, C. 1978. Ecología Reproductiva de un Bosque Montañoso Siempreverde de Venezuela. Tesis Licenciatura Biología, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 204 p.
- Sobrevila, C.; Arroyo, M.T.K. 1982. Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Pl. Syst. Evol.* 140:19-37
- Soriano, P. 1983. La Comunidad de Quirópteros de las Selvas Nubladas de Los Andes de Mérida. Patrón Reproductivo de los Frugívoros y las Estrategias Fenológicas de las Plantas. Tesis Magister Scientiae, Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, 113 p.
- Soriano, P. 1999. Determinantes Ecofisiológicos de la Estructura Funcional en Comunidades de Murciélagos de los Altos Andes Tropicales. Tesis Doctoral Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, 112 p.
- Soriano, P.J. 2000. Changes in functional structure between bat communities from tropical rain forests and cloud forests. *Ecotropicos* 13(1). *En prensa*.
- Soriano, P.; Díaz-Pascual, A.; Ochoa, J.; Aguilera, M. 1998. Las comunidades de roedores de Los Andes venezolanos. *In: Halffter, G. (ed.). La Diversidad Biológica de Iberoamérica III. Volumen Especial, Acta Zoológica Mexicana, nueva serie. Instituto de Ecología, Xalapa, México. p. 211-226.*
- Soriano, P.; Díaz-Pascual, A.; Ochoa, J.; Aguilera, M. 1999. Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia* 24(1): 17-25
- Stadtmüller, T. 1987. Los Bosques Nublados en el Trópico Húmedo. Costa Rica, Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). 85 p.
- Stattersfield, A.J.; Crosby, M.J.; Long, A.J.; Wege, D.C. 1998. Endemic Bird Areas of the World: Priorities for Biodiversity Conservation. BirdLife International, 860 p.
- Steinhardt, U. 1979. Untersuchungen über den Wasser- und Nährstoffhaushalt eines Andinen Wolkenwaldes in Venezuela. *Göttinger Bodenkundliche Berichte* 56: 1-185
- Steyermark, J. 1975. Flora de la Sierra de San Luis (estado Falcón, Venezuela) y sus afinidades fitogeográficas. *Acta Botanica Venezuelica* 10(1-4): 131-218.
- Steyermark, J. 1979. El Cerro Turimiquire y la región oriental adyacente. *Acta Botanica Venezuelica* 1(3-4): 104-168.

- Steyermark, J.; Agostini, G. 1966. Exploración botánica del Cerro Patao y zonas adyacentes Pto. Hierro, en la Península de Paria, Edo. Sucre. *Acta Botanica Venezuelica* 2(2): 7-80.
- Steyermark, J.; Delascio, F. 1985. Contribuciones a la flora de la Cordillera de Perijá, Estado Zulia, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* XL(143): 153-179.
- Steyermark, J.; Huber, O. 1978. Flora del Avila. Caracas, Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. 971 p.
- Sugden, A. 1983. Determinants of species composition in some isolated neotropical cloud forests. *In: Sutton, S.L.; Whitmore, T.C.; Chadwick, A.C. (eds.). Tropical Rain Forest: Ecology and Management. Oxford, Blackwell Sc. Publ. p. 43-56.*
- Sugden, A. 1986. The montane vegetation and flora of Margarita Island, Venezuela. *Journal of the Arnold Arboretum* 67: 187-232.
- Tamayo, F. 1941. Exploraciones botánicas en la Península de Paraguaná, Estado Falcón. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* VII(47): 1-90.
- Tanner, E.V.; Kapos, V.; Franco, W. 1992. Nitrogen and phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology* 73(1): 78-86
- Tulet, J.C.; Ataroff, M. 1986. Le renforcement de la petite paysannerie dans une vallée andine. Venezuela, Environnements et Changements. Serie: Travaux et Documents de Géographie Tropicale, 57: 47-62, CEGENET-CNRS, Bordeaux.
- Vareschi, V. 1986. Cinco breves ensayos ecológicos acerca de la selva virgen de Rancho Grande. *In: Huber, O. (ed.). La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. Caracas, Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. p. 171-187.*
- Vareschi, V. 1992a. Ecología de la Vegetación Tropical. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas. 306 p.
- Vareschi, V. 1992b. Observaciones sobre la dinámica vegetal en el macizo de Chimantá. *In: Huber, O. (ed.). El Macizo de Chimantá. Caracas, Editorial Oscar Todtmann. p. 179-188.*
- Veillon, J.P. 1965. Variación altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente nor-occidental de la Cordillera de Los Andes, Venezuela. *Turrialba* 15(3): 216-224
- Veillon, J.P. 1989. Los Bosques Naturales de Venezuela. Parte I: el Medio Ambiente. Instituto de Silvicultura, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, 118 p.
- Veillon, J.P. 1994. Especies Forestales Autóctonas de los Bosques Naturales de Venezuela. Mérida, Venezuela, Instituto Forestal Latinoamericano. 226 p.
- Vera, M. 1992. Incidencias del manejo tradicional sobre las propiedades física, químicas y biológicas de un Vertic Trophumult en ambiente bioclimático de selvas nubladas. *Agronomía Tropical* 42(1-2): 5-26
- Vera, M. 1993. El cambio de uso de la tierra y su efecto sobre las propiedades de los suelos en ambiente de selvas nubladas. *Revista Geográfica Venezolana* 34(1): 15-42.
- Visbal, R.; Manzanilla, J.; Fernández-Badillo, A. 1992. Importancia de los Vertebrados del Parque Nacional Henri Pittier y Consideraciones para su Conservación. Caracas, Dirección General Sectorial de Parques Nacionales. 73 p.

- Wagner, E. 1993. La prehistoria de la Cordillera de Mérida. *In*: Schubert, C.; Vivas, L. (eds.). El Cuaternario de la Cordillera de Mérida, Andes Venezolanos. Universidad de Los Andes-Fundación Polar. Mérida, Venezuela. p. 271-305.
- Webster, G.L. 1995. The panorama of neotropical cloud forests. *In*: Churchill, S.P.; Balslev, H.; Forero, E.; Luteyn, J.L. (eds.). Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests. New York, The New York Botanical Garden. p. 53-77.
- Zinck, A. 1986. Características y fragilidad de los suelos en ambiente de selva nublada: ejemplo de Rancho Grande. *In*: Huber, O. (ed.). La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. Caracas, Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. p: 31-66.