

**Universidad de los Andes
Facultad de Ciencias
Departamento de Biología
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas**

**CARACTERIZACIÓN DEL COMPONENTE LEÑOSO EN COMUNIDADES DEL
ECOTONO BOSQUE PARAMERO-PÁRAMO EN SAN JOSÉ, ESTADO MÉRIDA.**

Trabajo Especial de Grado para optar al título de Licenciado en Biología

**Autor: Br. Erika M. Rodríguez R.
Tutor: Dra. Teresa Schwarzkopf
Cotutor: M.Sc. Raphaël Dulhoste**

Mérida, de 2010

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

ERIKA M. RODRIGUEZ R.

En Mérida a los 22 días del mes de abril del año 2010, a las 10 a.m. se reunieron los Profesores: Teresa Schwarzkopf (tutora), Benito Briceño de la Facultad de Ciencias, y Ana Quevedo de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, miembros del jurado nombrado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el Trabajo Especial de Grado que sobre el tema: “Caracterización del componente leñoso en comunidades del ecotono bosque paramero páramo en San José, Estado Mérida”, presentó el Bachiller: **Erika M. Rodriguez R**, titular de la Cédula de Identidad N° V018124024, para optar al título de:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó la **Bachiller: Erika M. Rodriguez R.**

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

Finalmente el Jurado lo declaró **APROBADO** con la Calificación de **Veinte (20) PUNTOS**. Y recomendado para su publicación.



Prof. Teresa Schwarzkopf
Tutora



Prof Raphaël Dulhoste
Cotutor



Prof. Benito Briceño



Prof. Ana Quevedo

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

Hay quien obedece a sus propias reglas
Porque se saben en lo cierto;
Quien cosecha un especial placer en hacer algo bien;
Quienes adivina algo más que lo que sus ojos ven;
A quienes prefieren arriesgar y vivir.
Rompe las cadenas de tu pensamiento, y romperás también las cadenas de tu cuerpo.

Por ser este el único espacio de producción literaria que no está sujeto a las reglas del método científico, correcciones de tutores y jurados, es muy importante plasmar las ideas tal y como fluyen... y para no caer en cursilerías o esquemas prefabricados comienzo la “comedera” de flor de la siguiente manera:

A la Pachamama por regalarme toda su magia.

A mis padres por apoyarme, entenderme, aguantar mis locuras durante toda la carrera y darme siempre la fuerza que necesito para seguir adelante.

A mis hermanas Kiki y Charo por confiar en mí.

A la profesora Teresa por su asesoramiento y estímulo.

Al Prof. Raphael por sus consejos, cariño, ayuda y sobre todo por ser mi amigo.

A la Prof. Anairamiz por su disposición permanente siempre dispuesta a ayudarme y aclarar todas mis dudas.

A toda mi cuerda e' flojos por que juntos aprendimos que un deporte se puede parecer mucho a la vida.

A todos mis panas... y no tan panas: estudiantes, profesores, trabajadores, deportistas, malabaristas, montañistas, ciclistas, escaladores, ecólogos, ambientalistas, técnicos...y a todas las personas que me escucharon y me dieron una sonrisa cuando la necesitaba... los quiero.

Por último...

Gracias a todos!!!

Pero sobre todo... gracias a MÍ.

La zona de transición entre el páramo y la selva nublada en los Andes está representada por una franja de bosque paramero. En esta zona se pueden presentar fragmentos de vegetación de bosque dentro del páramo en forma de lenguas, las cuales podrían constituir focos de avance de un ecosistema sobre otro. Las razones que limitan el avance altitudinal del bosque en esta región aun está en estudio. En este contexto, esta investigación busca contribuir al entendimiento de la dinámica de la vegetación por medio de la caracterización del componente leñoso en lenguas de bosque, en la transición bosque paramero-páramo en San José estado Mérida, Venezuela. Para ello se realizaron muestreos de vegetación arbórea en tres lenguas de bosque, y se analizaron variables de la estructura del dosel. Se encontró una composición florística muy similar a la reportada para otras zonas de ecotono bosque-páramo en los Andes Tropicales; la diversidad y la riqueza de las especies leñosas fueron diferentes entre transectas apicales y basales. Las especies leñosas *Clusia multiflora*, y *Drimys winteri* con diámetro a la altura del pecho mayor a 2,5 cm se encuentran en el interior del bosque, mientras que *Cybianthus marginatus*, y *Macleania rupestres* se encuentran en zonas de interior y bordes. Los individuos con diámetro a la altura del pecho menor a 2,5 cm de las mismas especies se establecen en el interior del bosque, borde y en zonas de páramo con exposición Norte, la presencia de individuos leñosos en zonas de páramo con esta exposición se atribuye al efecto de sombreado generado por la latitud, lo cual podría estar generando micrositios favorables para el establecimiento y desarrollo de juveniles. Los individuos de la especie *Diplostegium venezuelense* con diámetro a la altura del pecho mayor y menor a 2,5 cm son dominante en zonas de borde y en páramo abierto tanto en orientaciones Norte y Sur, lo cual podría indicar que esta especie tiene altos requerimientos de luz, y gran tolerancia a la alta radiación y, por lo tanto, presenta una mayor capacidad de establecimiento en zonas de páramo. Adicionalmente, el análisis del comportamiento de parámetros de la estructura del dosel como índice de área foliar y transmisión de luz difusa permitieron establecer los límites de contacto entre el bosque paramero y el páramo revelando que estos son muy abruptos con transiciones de muy pocos metros. En general, nuestros resultados sugieren que cambios en la incidencia de la radiación puede ser un limitante importante en el establecimiento de especies leñosas en páramo abierto, sin embargo la topografía está jugando un papel importante en el avance del límite de bosque, permitiendo el establecimiento de especies en zonas de páramo con orientación Norte.

Sección 1. Introducción	1
1.1 Sobre el límite superior del bosque o <i>treeline</i>	1
1.2 Estructura de la vegetación en el ecotono bosque paramero-páramo en zonas tropicales	2
1.3 La radiación como factor limitante	3
1.4 Planteamiento del problema y justificación	4
Sección 2. Hipótesis y objetivos	6
2.1 Hipótesis	6
2.2 Objetivo general	6
2.3 Objetivos específicos	6
Sección 3. Área de estudio	7
3.1 Ecosistema en estudio	7
3.2 Localización	8
3.3 Geología	8
3.4 Clima	8
Sección 4. Materiales y métodos	9
4.1 Establecimiento de transectas y parcelas	9
4.2 Análisis de datos	10
4.2.1 En individuos leñosos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 2,5 cm.	10
4.2.2 En individuos leñosos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) menor a 2,5 cm.	10
4.3 Diversidad	10
4.4 Pruebas estadísticas	11
4.5 Estructura del dosel	11
4.6 Promedios ponderados	11
Sección 5. Resultados	12
5.1 Individuos leñosos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 2,5 cm.	12
5.1.1 Áreas basales	13
5.1.2 Rango de abundancia de las especies	14
5.2 Individuos leñosos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) menor a 2,5 cm.	16
5.2.1 Rango de abundancia de las especies	16
5.3 Diversidad	19
5.4 Estructura del dosel	19
5.5 Promedios ponderados	20
Sección 6. Discusión y conclusiones	22
Sección 7. Referencias	25
Anexos	
Anexo 1. Listado de especies arbóreas encontradas en la zona de estudio	A1-i
Anexo 2. Listado de las especies arbóreas con diámetro a la altura del pecho mayor a 2,5 cm incluidas en la categoría Otras.	A1-ii
Anexo 3. Listado de las especies arbóreas con diámetro a la altura del pecho menor a 2,5 cm incluidas en la categoría Otras.	A1-ii

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 3.1	Ecosistema en estudio en el Páramo de San José Mérida, Venezuela	7
Figura 3.2	Representación esquemática de la zona de transición en el límite superior del bosque continuo	7
Figura 3.3	Ubicación relativa del área de estudio	8
Figura 4.1	Lenguas de bosque en matriz de páramo seleccionadas para el estudio	9
Figura 4.2	Representación esquemática de la ubicación de transectas y parcelas para cada una de las tres lenguas de bosque	10
Figura 5.1	Áreas basales (m^2/ha) en el gradiente exterior-borde-interior de las transectas basales y apicales de las tres lenguas	13
Figura 5.2	Distribución del área basal (cm^2/m^2) por especie para las transectas basales y apicales de las tres lenguas	13
Figura 5.3	Abundancia de las especies leñosas de mayor tamaño para las transectas basales y apicales de las tres lenguas	14
Figura 5.4	Distribución del número de individuos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) > 2,5 cm de las especies <i>Clusia multiflora</i> , <i>Cybianthus marginatus</i> , <i>Drimys winteri</i> , <i>Diplostephium venezuelense</i> y <i>Macleania rupestres</i> a lo largo de un gradiente exterior- borde-interior para las tres lenguas en estudio	15
Figura 5.5	Abundancia de las especies leñosas de menor tamaño para las transectas basales y apicales de las tres lenguas	17
Figura 5.6	Distribución del número de individuos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) < 2,5 cm de las especies <i>Clusia multiflora</i> , <i>Cybianthus marginatus</i> , <i>Drimys winteri</i> , <i>Diplostephium venezuelense</i> y <i>Macleania rupestres</i> a lo largo de un gradiente exterior- borde-interior para las tres lenguas en estudio	18
Figura 5.7	Variación en el Índice de área foliar (IAF) y transmisión de luz difusa (%) por parcela para las tres lenguas en estudio	20
Figura 5.8	Valor indicativo, amplitud y valores máximos y mínimos registrados de las especies <i>C. marginatus</i> , <i>D. winteri</i> , <i>M. rupestris</i> , <i>C. multiflora</i> , y <i>D. venezuelense</i> con respecto al índice de área Foliar y la transmisión estimada de luz difusa	21

INDICE DE TABLAS

Tabla 4.1	Coordenadas de las transectas apicales y basales para cada una de las tres lenguas de bosque	9
Tabla 5.1	Listado de las especies leñosas con Diámetro a la altura del pecho (DAP) > 2,5 cm en cada lengua de bosque	12
Tabla 5.2	Listado de las especies leñosas con Diámetro a la altura del pecho (DAP) < 2.5 cm en cada lengua de bosque	16
Tabla 5.3	Números de Hill para todas las transectas (Total) y diferenciando entre las transectas apicales y basales	19
Tabla 5.4	Índice de diversidad de Shannon para las transecta apicales y basales de las tres lenguas	19

La transición entre el bosque y el páramo en montañas tropicales ha sido relacionada con el efecto de la altitud sobre variables ambientales como la temperatura y la radiación. Esta última puede jugar un rol importante en el establecimiento de las especies leñosas en zonas de páramo abierto. En este sentido es de gran importancia determinar el efecto que esta variable podría tener sobre la distribución y el establecimiento de las especies leñosas por encima de este límite continuo. El tema general de este trabajo es caracterizar los cambios del componente leñoso adulto-juvenil y la estructura del dosel en lenguas de bosques, en el ecotono bosque paramero-páramo andino.

A continuación se discutirán las bases teóricas esenciales en torno al límite de bosque, la dinámica de su vegetación, las hipótesis y los mecanismos propuestos de su formación. Adicionalmente se plantea una visión general de la estructura de la vegetación, y las evidencias más aceptadas que explican la formación de este ecotono en zonas tropicales. Se discute también la relación existente entre la estructura del dosel y la distribución teórica de luz determinada mediante fotografías hemisféricas. Finalmente, se definen las hipótesis propuestas y los objetivos planteados.

1.1 Sobre el límite superior del bosque o *treeline*.

El ecotono bosque-páramo en zonas tropicales andinas corresponde al límite superior continuo de crecimiento arbóreo. Este límite es definido como la transición entre el bosque montano superior y la vegetación alpina continua (Bader *et al.* 2007 a). Esta zona se caracteriza por una disminución gradual del tamaño de los árboles, doseles menos densos, cambios en la composición florística y disminución del número de especies cuando se aumenta en altitud y se alcanzan zonas de páramo abierto (Körner, 1998; Yáñez, 1998). Este ecotono, bien sea en zonas tropicales o templadas se caracteriza por su dinamismo, influenciado principalmente por la variabilidad climática, al igual que por factores como el viento, la disponibilidad de nutrientes, el drenaje en el suelo, la pendiente y la exposición (Dudley, 1978; Camarero *et al.* 2000; Arzac, 2008).

Los cambios climáticos producto de las oscilaciones entre periodos glaciales e interglaciares permitieron el avance y retroceso en altitud de los límites de páramo y selva nublada, al igual que la reducción y ampliación de estos cinturones de vegetación (Van Der Hammen, 1974; Monasterio y Sarmiento, 1991; Hooghiemstra *et al.* 2004). Por otro lado, análisis palinológicos evidencian que la dominancia de especies arbóreas y herbáceas ha cambiado a lo largo de estos periodos (Graf, 1996). Estos movimientos han permitido contactos directos entre zonas de islas de páramo, generando intercambio de especies y aislamiento de poblaciones facilitando la especiación y la aparición de endemismos (Van Der Hammen, 1974). Debido a que la vegetación presente en estas zonas de montaña tropical se encuentra restringida por características climáticas como la alta radiación, disminución de la presión de vapor de agua y las variaciones diurnas de temperaturas (Lauer, 1979; Azócar y Rada, 2006), la zona transicional bosque paramero-páramo, puede ser empleada como un indicador potencial de la respuesta de la vegetación a los cambios climáticos globales (Camarero *et al.* 2000; Kimball *et al.* 2000).

La expansión de los rangos de distribución y la reorganización de las comunidades puede verse afectado por el actual cambio climático, en particular por el aumento de la temperatura (Roux y Mcgeoch, 2008). Se espera que el impacto de estos cambios sobre los ecosistemas sean mayores en zonas de alta montaña (Beniston *et al.* 1997) en donde, sin duda, producirán una modificación en la distribución de la vegetación y, por lo tanto, un cambio a nivel de paisaje. Bajo ciertos y posibles escenarios de cambio climático podría producirse la migración de las especies vegetales a pisos altitudinales superiores, sin embargo, la distribución y abundancia futura de las especies es determinada por los mecanismos de dispersión, sus características fisiológicas, interacciones interespecíficas, la plasticidad y rango de tolerancia a los cambios (Hansen *et al.* 2001; Theurillat y Guissan, 2001; Jump y Piñuelas, 2005).

Los patrones espaciales del límite continuo de crecimiento arbóreo son diferentes en cada parte del mundo, por ejemplo, su ubicación altitudinal depende de la zona: para Venezuela varía entre 3.100 y 3.300 m, en Ecuador se presenta entre los 2.800 y 3.600 m, mientras que en Hawai se encuentra entre los 1.900 m de altitud. Por otro lado el ancho de esta franja también puede variar al igual que sus límites. Las respuestas al por qué de estos cambios son muy poco

conocidas y entendidas, lo cual ha llevado a la formulación de hipótesis las cuales aun no han podido explicar su ocurrencia de manera global (Bader *et al.* 2007 a).

Körner (1998 a) en una revisión amplia ha resumido las diferentes proposiciones para explicar la aparición del límite superior de los bosques en cinco hipótesis:

1. Hipótesis del estrés: hace referencia a factores como el daño repetido por heladas, la desecación por hielo o efectos fototóxicos.
2. Hipótesis de la perturbación: explica la aparición del límite arbóreo por el daño mecánico producido por los fuertes vientos la acumulación de hielo y nieve, daños por herbivoría y hongos patógenos.
3. Hipótesis reproductiva: se refiere a limitaciones ambientales a la polinización, al crecimiento del tubo polínico, al desarrollo, a la dispersión, a la germinación de semillas y al establecimiento de las plántulas.
4. Hipótesis del balance de carbono: la adquisición de carbono disminuye con la altitud, generando un balance de carbono insuficiente para el establecimiento de árboles por encima del límite arbóreo.
5. Hipótesis de la limitación de crecimiento: los procesos de síntesis y transporte de azúcares y aminoácidos en la planta, pueden no alcanzar las tasas mínimas requeridas, independientemente de la disponibilidad de recursos para el crecimiento y renovación de tejidos.

Cada una de estas hipótesis ha sido puesta a prueba tanto en zonas templadas como tropicales encontrando que la mayoría de ellas pueden contribuir potencialmente a la formación del límite, aún cuando es muy poco probable que solo una juegue un rol importante en su determinación. Sin embargo, (Körner, 1998 a) sugiere que el mecanismo más universal para explicar el límite altitudinal de los árboles es la limitación de crecimiento, ya que en un micrositio dado, la temperatura del aire disminuye a medida que aumenta la distancia desde el suelo, esta temperatura mínima limitante del crecimiento afectaría primero a los árboles que a otras formas de vida.

1.2 Estructura de la vegetación en el ecotono bosque paramero-páramo en zonas tropicales.

Las investigaciones sobre límites arbóreos han sido, en su mayoría desarrolladas en zonas templadas, por lo que estudios explicativos para límites tropicales suelen ser escasos (Körner, 1998). A pesar de esto, las características de estos límites son importantes para desarrollar explicaciones generales. Durante los últimos años se han llevado a cabo varios estudios entre los cuales se encuentran:

Bader *et al.* (2007 a) estudiaron la variación en la estructura del dosel entre el bosque y el páramo en varias zonas andinas tropicales, encontrando transiciones abruptas formadas por franjas de bosque de árboles pequeños y doseles bajos, arbustos y helechos, transiciones medianamente abruptas, transiciones graduales y en parches, posiblemente resultado de procesos de retroalimentación positivos mediados por las diferencias microclimáticas entre ambos ecosistemas. Además, encontró a lo largo de todo el rango geográfico estudiado una estructura vertical de la vegetación tanto de bosque como de páramo muy similar, lo cual sugiere que los límites de bosque en los Andes Tropicales, coinciden tanto en estructura de la vegetación como en composición florística a nivel de género.

Keating (1999) estudió la composición y estructura de la vegetación en comunidades de arbustos de páramo a lo largo de un gradiente altitudinal desde los 3250 a 3385 m en Ecuador, reconociendo tres comunidades de vegetación: páramo herbáceo, páramo arbustivo, y parches de arbustos a mayores elevaciones. Aunque la mayoría de las especies herbáceas se encontraban en una amplia gama de hábitats, la distribución de las especies leñosas varió notablemente con la altitud. Otro estudio sobre la estructura de la zona de contacto bosque paramero-páramo en el norte de Ecuador, señala que esta zona está formada por lenguas de bosque interdigitadas por páramo, parches aislados de bosque entre los 3800 y 3900 m, y parches aislados de bosque por encima de los 4000 m, (Wille *et al.*, 2002).

En Venezuela se han realizado algunos trabajos sobre la estructura de la vegetación en el límite entre el bosque y el páramo. Yáñez (1998) evaluó el cambio en la composición florística en un gradiente altitudinal en la zona de transición entre la selva nublada y el páramo andino, encontrando que esta zona se caracteriza por una mezcla de elementos vegetales provenientes de zonas altas y bajas, un grupo de especies propias de la zona de transición, presentándose eventualmente avances de la vegetación de páramo hacia el bosque o desde el bosque hacia el páramo en forma de islas y lenguas de vegetación. El cambio presente en la estructura de la vegetación se encuentra relacionado directamente con la altitud, presentándose tres zonas: la primera dominada por gramíneas a los 3600 m, la segunda por un arbustal bajo de árboles pequeños dispersos y entremezclados a los 3200 m y la tercera a 2850 m donde domina un bosque típico de selva nublada con árboles de hasta 30 m de alto (Yáñez, 1998).

Arzac (2008), al evaluar la distribución espacial de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico en los Andes Tropicales, señala cómo éstas se encuentran asociadas a diferentes posiciones en relación al límite superior del bosque paramero, lo cual señala adaptaciones al ambiente y a características climáticas. Entre los patrones de distribución más obvio encuentra que la forma de vida formada por helechos se encuentran restringidos a las zonas más bajas del gradiente, mientras que la forma de vida arbórea se extiende hasta los 3450 m, disminuyendo su abundancia por encima de esta altitud. Además sugiere que la distribución de los árboles puede estar determinada por la temperatura y la exposición, y que la alta radiación después de noches frías, puede ser la causa de la ubicación del límite de bosque (Arzac, 2008).

Ramírez (2008) caracterizó la vegetación en la zona de transición entre el bosque y el páramo al sur de la estación la Aguada en el teleférico de Mérida, encontrando que la diversidad y la riqueza de las especies del estrato arbóreo disminuyen con la altitud. Por otra parte, el análisis de las zonas de borde bosque-páramo se comportan como comunidades diferentes de las de bosque y las de páramo, lo que indica que funcionan como zona de transición en una misma altitud desde un ecosistema cerrado a un ecosistema abierto, en las cuales existen condiciones microclimáticas y de luz favorables al establecimiento de especies leñosas pioneras en la colonización de áreas de páramo abierto, entre las especies leñosas que son capaces de establecerse en los límites inferiores del páramo se encuentran *Diplostrophium venezuelense* Cuatrec, y *Cybianthus marginatus* Benth, las cuales podrían estar actuando como pioneras y tener un efecto importante en el avance del bosque sobre el páramo.

Por otro lado, estudios netamente florísticos en el páramo de San José en los Andes Venezolanos, señalan como cada formación vegetal: bosque, arbustal y páramo presentan una composición florística propia y característica. (Abele, 2000; Sodja, 2001).

1.3 La radiación como factor limitante.

El avance del bosque debido o no al cambio climático depende de la capacidad de los árboles para establecerse por encima de su límite continuo. Esta capacidad puede ser dependiente de la temperatura para algunas especies, pero otras limitantes como el exceso de radiación solar, competencia entre especies, propiedades del suelo, y disturbios antropogénicos podrían ser igualmente importantes (Bader *et al.* 2007 b). Las evidencias hasta ahora conocidas para la alta montaña andina apuntan a que el exceso de radiación junto con bajas temperaturas por la noche podrían ser un determinante importante del ascenso del límite de bosque en estas zonas (Körner, 1998 a; Bader *et al.* 2007 a; Arzac, 2008). El exceso de radiación puede tener efectos negativos sobre la planta al causar calentamiento, desecación y fotoinhibición, del mismo modo este efecto se puede agravar con las bajas temperaturas (Long *et al.* 1994) lo cual ocurre con frecuencia en montañas tropicales.

Un estudio realizado en Ecuador sobre la regeneración de árboles por encima de este límite, reportan que la mayor parte de las especies no se regeneran naturalmente por encima de esta línea, indicando que el exceso de radiación solar dificulta la regeneración de árboles (Bader *et al.* 2007 b). Dado que en un gradiente altitudinal existe un aumento de los niveles de radiación solar hacia mayores altitudes, el cambio de esta variable podría ser importante en el establecimiento y desarrollo de especies leñosas por encima de este límite. Es por ello que la caracterización del ambiente lumínico y sus variaciones podrían explicar aspectos del avance en la línea de borde bosque-páramo (Cavieres y Piper, 2004). Sin embargo, dicha caracterización implica dificultades metodológicas. Es por ello que la determinación de atributos de la estructura del dosel resulta una alternativa viable que puede ofrecer información útil. Actualmente, su estudio representa un foco

importante de investigación debido a su estrecha relación con procesos biofísicos y ecológicos, tomando en cuenta que la relación entre la estructura del dosel y la distribución temporal y espacial de la luz incidente permite estudiar el efecto de perturbaciones, procesos sucesionales, patrones de supervivencia y diversidad de plántulas (Canhan *et al.* 1990; Perry, 1994; Margaret *et al.* 1996).

Numerosas herramientas ópticas y técnicas han sido desarrolladas para medir atributos de la estructura del dosel de un bosque (aberturas del dosel, índice de área foliar, ángulo de las hojas, cantidad y calidad de la luz incidente en el sotobosque) (Rich, 1990; Gordon *et al.* 1994; Maass *et al.* 1994). Uno de los métodos ópticos que ha cobrado mayor interés en los últimos años es la fotografía hemisférica. Se trata de uno de los métodos más sofisticados para cuantificar el ambiente lumínico bajo el dosel del bosque a partir de su estructura (Cabrelli *et al.* 2006; Macfarlane *et al.* 2007; Terra *et al.* 2007). El método consiste en capturar una imagen que abarca todo el hemisferio que se encuentra por encima del punto de muestreo. Usualmente este tipo de imágenes se obtiene con una cámara fotográfica equipada con un lente “ojo de pez” que se apunta hacia el cenit. La fotografía así lograda prevé un registro permanente que permite determinar que partes del cielo son visibles y cuales están siendo obstruidas por el dosel del bosque, proporcionando de esta forma información sobre la posición, tamaño, densidad y distribución de claros, diferencias en la arquitectura del dosel, debidas a las especies, sitio y edad. Basándose también en medidas de la geometría de la visibilidad del firmamento y obstrucción del mismo, pueden usarse las fotografías hemisféricas para calcular cursos de radiación solar y características adicionales del dosel como índice de área foliar, ángulo medio de las hojas, entre otros. (Hogan y Machado, 2002). Alguna de las ventajas de la fotografía hemisférica con respecto a otros métodos es su relativa sencillez, su capacidad única de registro permanente de las características espaciales de todos los elementos de la cubierta forestal, su capacidad de predecir rápidamente flujos radiantes estacionales de luz directa y difusa, y su cuantificación mediante un programa de computadora (Chazdon y Field, 1987; Canham, 1988; Rich, 1990).

El uso de fotografías hemisféricas como herramienta para estudiar variables estructurales del dosel no tiene antecedentes en la zona de transición bosque-páramo, sin embargo esta técnica podría resultar una herramienta muy eficaz para evaluar parámetros de interés en forma rápida y no destructiva.

Los planteamientos presentados anteriormente serán tomados como base para caracterizar los cambios del componente leñoso en comunidades del ecotono bosque paramero-páramo, junto a los cambios en la estructura del dosel siguiendo un gradiente desde el exterior al interior de lenguas de bosque que interdigitan el páramo.

1.4 Planteamiento del problema y justificación

En la alta montaña, la elevación genera cambios en el clima que determinan la distribución de la vegetación (Lauer, 1979) uno de los cambios más obvios es la disminución gradual del tamaño de los árboles, por ejemplo, en el límite de bosque los árboles dan paso a arbustos achaparrados e incluso desaparecen a medida que se aumenta en altitud dando paso a ecosistemas abiertos como el páramo (Tirado, 1997; Yanez, 1998). Registros de polen han demostrado el ascenso y descenso en altitud de los cinturones de vegetación, al igual que su reducción y ampliación provocados por los continuos cambios climáticos a lo largo del tiempo (Van Der Hammen, 1974).

Las causas de la aparición de este límite a nivel mundial apuntan a la temperatura como factor determinante en el patrón de distribución de la vegetación a lo largo de gradientes altitudinales (Körner, 1998 a; Körner y Paulsen, 2004), sin embargo, en los ecosistemas de alta montaña las bajas temperaturas, junto con la pendiente, la alta radiación y la marcada nubosidad, representan limitantes para el establecimiento de las especies leñosas por encima de este límite (Körner, 1998 a; Camarero *et al.* 2000; Cavieres *et al.* 2004; Körner *et al.* 2004) es por ello necesario conocer la interacción de la temperatura con otras variables ambientales que pudieran estar amortiguando o incrementando su efecto y por ende afectando o modificando la ubicación altitudinal de la línea de bosque (Suárez, 2009). Una de las variables que podría estar jugando un papel importante en la ubicación de este límite es la alta radiación la cual conlleva a una elevada tasa evapotranspirativa. Estas elevadas tasas evaporativas también pueden verse incrementadas con el aumento en el coeficiente de difusión de vapor de agua al disminuir la presión atmosférica a

mayores altitudes (Smith *et al.* 2003) favoreciendo de este modo la aparición y la determinación de la línea de bosque (Mays *et al.* 2003; Bader *et al.* 2007 b)

No queda duda que este ecotono representa una zona muy dinámica y por lo tanto algunos patrones espaciales como su ubicación actual, pueden ser usados como indicadores de la respuesta de la vegetación a los cambios climáticos globales (Kimball *et al.* 2000). Estos cambios pueden provocar variación en los rangos de distribución de las especies, composición de comunidades, desplazamientos en altitud y cambios en el funcionamiento de los ecosistemas (Cuesta-Camacho F. *et al.*, 2008). Estudios recientes predicen para la forma de vida arbórea un aumento de su abundancia y área de distribución bajo un escenario de aumento de temperatura, lo que implicaría un desplazamiento hacia mayores elevaciones del bosque paramero (Arzac, 2008; Suárez, 2009). Sin embargo, los mecanismos y las especies que se suponen intervendrán en dicho avance son poco conocidos.

Como se planteó anteriormente, es indudable que en el límite bosque-páramo operan procesos y factores que determinan su avance y retroceso; en este sentido las lenguas de bosque interdigitadas con el páramo podrían revelar aspectos cruciales de estos procesos. También es de esperar que las especies leñosas del ecotono presenten estrategias y sensibilidades diferentes, lo cual da como resultado respuestas diferenciales frente a los gradientes ambientales que se manifiestan desde el interior al exterior de los parches o lenguas.

El problema principal de este trabajo es analizar la relación existente entre la apertura del dosel y la distribución de las especies leñosas siguiendo un gradiente exterior-borde-interior en lenguas de bosques en la transición bosque paramero-páramo en los Andes Venezolanos. La distribución del componente leñoso, permitirá evaluar posibles patrones de avance o retroceso de especies leñosas sobre el páramo.

Tomando en cuenta que esta zona de transición en montañas tropicales ha sido poco estudiada, el conocimiento de aspectos del componente leñoso en cuanto a diversidad, composición y distribución de adultos y juveniles, al igual que cambios en la estructura del dosel, sin duda permitirá avanzar en la comprensión de estos mecanismos en zonas tropicales, y abrir nuevas interrogantes que favorecerán la profundización del estudio de este fenómeno, al igual que conocer las posibles respuestas del componente leñoso a los cambios climáticos.

2. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

2.1 Hipótesis.

Si la radiación es una de las variables ambientales que juega un papel importante en el establecimiento de las especies leñosas en páramo abierto y bajo la premisa de que el bosque está ascendiendo entonces, la abundancia y composición específica de las especies adultas y juveniles en lenguas de bosque variarían desde el interior de las lenguas de bosque hacia el borde, al igual que en la parte superior y en la base de las mismas, como consecuencia de la sensibilidad diferencial a los gradientes ambientales asociados a los cambios de cobertura del dosel.

2.2 Objetivo general.

Caracterizar los cambios del componente leñoso y la estructura del dosel a diferentes posiciones en lenguas de bosque, en la transición entre el bosque paramero y el páramo

2.2 Objetivos específicos.

- Determinar los cambios en la abundancia, composición y diversidad de especies leñosas adultas y juveniles desde el exterior al interior en posición basal y apical de lenguas de bosques en el límite bosque paramero-páramo.
- Evaluar cambios en el área basal del componente leñoso siguiendo un gradiente desde el interior al exterior en la transición bosque paramero-páramo.
- Caracterizar la estructura del dosel del componente leñoso, con respecto a los gradientes y posiciones en estudio.

3.1 Ecosistema en estudio.

El bosque paramero es una zona de transición dominada por árboles de bajo porte y arbustos ubicada entre los 2500-3500 m. Presenta elementos de selva nublada montana alta ubicada en la zona inferior, así como del páramo andino ubicado por encima del límite altitudinal del bosque. Es a menudo un mosaico de arbustos y árboles pequeños dispersos, gradualmente reducidos en tamaño, tendiendo hacia una vegetación baja típicamente paramera de arbustos enanos, gramíneas, hierbas y rosetas caulescentes. Algunas veces cambios locales de topografía, suelo o exposición pueden crear condiciones microambientales que permiten la formación por encima de su límite continuo de pequeños parches de bosque ya sea en forma de islas o lenguas de vegetación (Ramírez, 2008). Figura 3.1

En la figura 3.2 se muestra esquemáticamente el patrón general de la transición entre la vegetación boscosa a la vegetación herbácea. Los patrones mostrados son similares a los observados en los Andes Venezolanos donde puede observarse la presencia de islas de bosque al igual que lenguas de vegetación boscosa asociadas a zonas de valle que ascienden hacia el páramo. Según (Bader *et al.* 2007 a) la transición entre bosque paramero y el páramo en Venezuela corresponde a transiciones medias y graduales.

Según Abele (2000) el bosque paramero presenta componentes florísticos tales como los géneros *Podocarpus* Labill., *Weinmannia* L., *Brunellia* Ruiz et Pav., *Clusia* L., *Befaria* Mutis ex L., *Drimys* Juss., *Daphnopsis* Mart. et Zucc., *Miconia* Ruiz et Pav., *Tibouchina* Aubl., *Oreopanax* Decne et Planch., *Eugenia* L., *Ilex* L., *Escallonia* Mutis., *Berberis* L., entre otros. Según la misma autora es posible encontrar en la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo componentes florísticos de los géneros *Hypericum* L., *Baccharis* L., *Gynoxys* Cass., *Monochaetum* Neud., *Macleania* Hook., *Cavendishia* Lindl., *Vaccinium* L., *Pernettya* Scop., *Disterigma* Niedenzu ex Drude, *Miconia* Ruiz et Pav., *Ilex* L., *Rapanea* Aubl., *Berberis* L., *Senecio* L., *Hesperomeles* Lindl., entre otras.

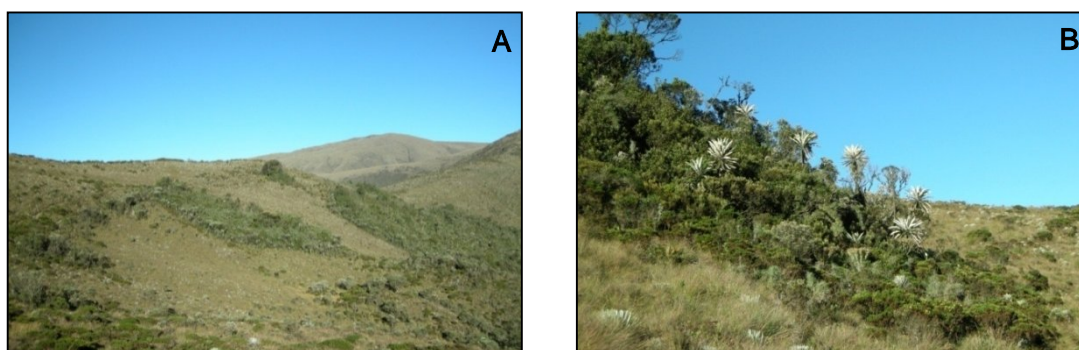


Figura 3.1. Ecosistema en estudio en el Páramo de San José Mérida, Venezuela. (a) Lenguas e islas de bosque. (b) Vegetación característica de la zona de transición.

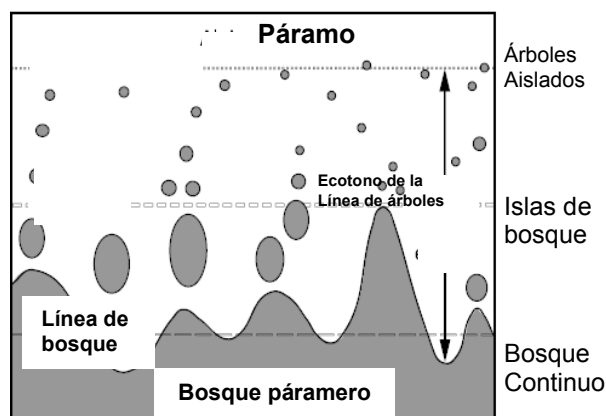


Figura 3.2. Representación esquemática de la zona de transición en el límite superior del bosque continuo (Tomado de Körner y Paulsen, 2004)

3.2 Localización.

El trabajo se realizó en el Páramo de San José, ubicado entre los Municipios Campo Elías y Arzobispo Chacón del estado Mérida, Venezuela $08^{\circ} 0'$; $08^{\circ} 30'$ Norte y $71^{\circ} 20'$; $71^{\circ} 40'$ Oeste. La figura 3.3 muestra la ubicación del área de estudio



Figura 3.3. Ubicación relativa del área de estudio. **A** Mapa de ubicación. **B** Imagen topográfica mostrando localización del sitio de estudio.

3.3 Geología.

El área ocupada por el páramo de San José es una de las zonas de contacto de dos formaciones geológicas donde se ubican la mayor parte de los páramos de la cordillera de Mérida, como son la Formación Sierra Nevada y la Formación Mucuchachí. La litología de la formación Sierra Nevada está constituida por gneises magmáticos y graníticos, esquistos micáceos, anfibolitas y rocas graníticas. La formación Mucuchachí, está constituida por pizarras laminadas, pizarras limosas de color negro a gris verdoso, carbonosas, piritas y franjas de areniscas impuras laminadas y duras (PDVSA-Intervep, 2007).

3.4 Clima.

Para los páramos venezolanos Andressen (1973, en Monasterio 1980 b) registra las siguientes condiciones generales: la temperatura en el límite inferior presenta un rango entre 10 y 12°C y 3 a -0.4°C en el límite superior; la precipitación registrada en las estaciones climatológicas de la cordillera de Mérida es de 650 mm en el extremo seco y 1800 mm en el extremo húmedo. Las estaciones climáticas más cercanas al páramo de San José registran 900 mm en la vertiente seca (Estación Tostós, ubicada a 2400 m) y 1300 mm hacia la vertiente húmeda (Estación Aricagua ubicada a 1630 m). En esta zona se presenta un régimen de precipitación bimodal, con dos periodos de alta precipitación y dos épocas de baja precipitación, con máximos entre los meses de abril-junio y octubre-noviembre, mientras que los periodos secos ocurren entre febrero-marzo y junio-agosto (Monasterio y Reyes, 1980 a).

4. MATERIALES Y METODOS

El muestreo se llevó a cabo durante los meses de julio y septiembre de 2009, época que corresponde a la segunda época seca. Se seleccionaron tres lenguas de bosque en matriz de páramo abierto y cuyas bases son parte del bosque paramero continuo. En la figura 4.1 se presentan las tres lenguas seleccionadas para el estudio, ubicadas en la vertiente seca y con exposición oeste.



Figura 4.1. Lenguas de bosque en matriz de páramo seleccionadas para el estudio.

4.1 Establecimiento de transectas y parcelas.

Se establecieron dos transectas perpendiculares a cada una de las tres lenguas de bosque seleccionadas, una transecta basal ubicada aproximadamente a 15 m del límite de bosque continuo, y una transecta apical ubicada aproximadamente a 10 m de la parte terminal de la lengua. Cada una de estas transectas atravesó la lengua extendiéndose 10 m a cada lado hacia páramo abierto.

En la tabla 4.1 se muestran las coordenadas de las transectas apicales y basales para cada una de las tres lenguas

Tabla 4.1. Coordenadas de las transectas apicales y basales para cada una de las tres lenguas de bosque

Lengua	Transecta apical	Transecta basal
1	08° 19' 19,6"N 71° 19' 07,4" O	08°19'22,7"N 71°19'07"O
2	08°19'21"N 71°19'07,3"O	08°19'24,8"N 71°19'7,7"O
3	08°19'24,2"N 71°19'6,3"O	08°19'27,3"N 71°19'6,6"N

A un lado de cada transecta se establecieron parcelas contiguas de 2x2m, tal como indica la figura 4.2. en cada parcela la vegetación leñosa fue separada en dos categorías: individuos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) > 2,5 cm e individuos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) < 2,5 cm. Para el primer grupo se censaron, identificaron y midieron las especies leñosas utilizando una cinta diamétrica. Cuando se encontraban individuos cuyos tallos ramificaban por debajo de 1,3 m de la superficie se medían cada una de las ramificaciones a la altura del pecho y posteriormente eran sumadas las áreas basales obtenidas en cada una de estas ramificaciones. Para el segundo grupo de leñosas < 2,5 cm de Diámetro a la altura del pecho (DAP) los individuos fueron identificados y contados.

En cada parcela también, se tomaron dos fotografías del dosel usando una cámara NIKON de 10 mega píxeles, y un lente ojo de pez modelo FC-E8 Fisheye Converter de Nikon. Las fotografías se tomaron a aproximadamente 1 m sobre el suelo, en días nublados para garantizar la uniformidad de la iluminación. Cada fotografía fue tomada colocando la cámara a nivel y registrando la posición del Norte.

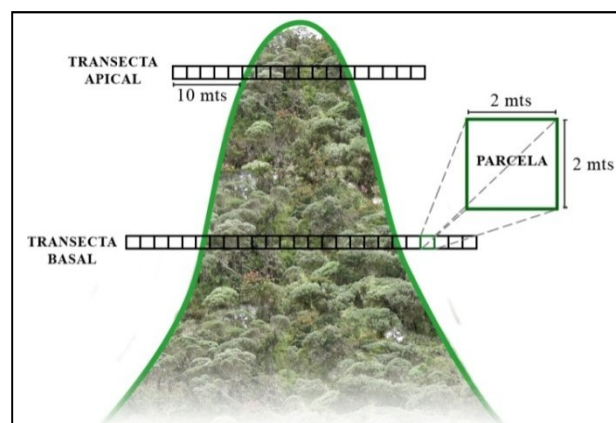


Figura 4.2. Representación esquemática de la ubicación de transectas y parcelas para cada una de las tres lenguas de bosque.

4.2 Análisis de datos.

Con los datos recopilados en campo se obtuvieron los siguientes parámetros:

4.2.1 En individuos leñosos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 2,5 cm:

- **Área basal por parcela (m^2/ha)** Sumatoria del área basal de individuos por unidad de área

$$\text{Ecuación 4.1} \quad AB_T = (\sum AB_s) / 4m^2$$

Donde AB_s = área basal por especie

$4 m^2$ = tamaño de la parcela de muestreo

- **Área basal por especie (cm^2)** Sumatoria del área basal de individuos de la misma especie por unidad de área.

$$\text{Ecuación 4.2} \quad AB_s = \sum \pi (ds/2)^2$$

Donde $\pi = 3,14159$

ds = Diámetro de individuo de la especie s

- **Abundancia por especie (Abs)** Número de individuos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) > 2,5 cm de la especie s .

4.2.2 En individuos leñosos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) menor a 2,5 cm

- **Abundancia por especie ($Ab's$)** Número de individuos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) < 2,5 cm de la especie s .

4.3 Diversidad.

Para estimar y analizar la fitodiversidad, se utilizó como índice de heterogeneidad los Números de Hill, los cuales son una serie de números que permiten calcular el número efectivo de

especies en una muestra, es decir, representan una medida del número de especies cuando cada especie es ponderada por su abundancia (Hill, 1973; Moreno, 2001). Esta serie de números reúne mucho de los índices propuestos por otros autores, permitiendo ordenar los índices de diversidad de acuerdo a la sensibilidad de las especies menos abundantes o raras. Además, permite calcular el número efectivo de especies en una muestra (Magurran, 1983).

Los valores obtenidos a partir de este método significan lo siguiente:

- $N^{-\infty}$ Número de individuos que hay que revisar para encontrar las especies raras.
- N_0 Número de especies.
- N_1 Número aparente de especies muy dominantes, dominantes y medianamente dominantes.
- N_2 Número aparente de especies muy dominantes y dominantes.
- $N^{+\infty}$ Número aparente de especies muy dominantes.

4.4 Pruebas estadísticas.

Para determinar si existen diferencias significativas en cuanto a diversidad entre transectas apicales y basales, se aplicó una prueba específica que usa el índice de diversidad de Shannon (Zar, 1984). La prueba fue realizada en base al mismo número de parcelas, para evitar sesgos debido al tamaño del área muestreada. Se usó un $\alpha = 0.05$.

4.5 Estructura del dosel.

Para la obtención de los parámetros: índice de área foliar, transmisión de luz directa, transmisión de luz difusa, se usó el programa de análisis de fotografías hemisféricas Gap Light Analyzer (GLA) <http://www.ecostudies.org/gla/> el cual es un programa basado en Windows diseñado para importar, mostrar y analizar fotografías hemisféricas digitales.

El procesamiento de la imagen comprende la transformación de la imagen en píxeles, ubicación y posición de coordenadas angulares, división e intensidad de píxeles si es en cielo abierto o no, y la distribución de las zonas claras del cielo. Estos datos son combinados para arrojar medidas estimadas relacionadas con la estructura del dosel (Frazer *et al.* 1999).

4.6 Promedios ponderados.

Para conocer el valor que se esperaría que tomaran variables estructurales como el índice de área foliar, y la transmisión de luz difusa, cuando una especie en particular esté presente, se utilizó el método de los promedios ponderados (Fariñas, 1996). Dicho autor indica que la fórmula para el cálculo del promedio ponderado como valor indicador de una especie es:

Ecuación 4.3
$$VI_{ik} = \frac{\sum A_{ij} VA_{kj}}{\sum A_{ij}}$$

Donde VI_{ik} = Valor indicativo de la especie i (valor estimado) para el factor k

A_{ij} = Abundancia de la especie i en el sitio j

VA_{kj} = Valor de la variable ambiental k en el sitio j (valor observado)

m = Número de parcelas observadas

Y la amplitud se estima mediante la fórmula siguiente:

Ecuación 4.4
$$A_j = \left[\frac{\sum A_{ij} (VA_{kj} - VI_{ik})^2}{\sum A_{ij}} \right]^{1/2}$$

Donde A_{ij} = Abundancia de la especie i en la parcela j

VA_{kj} = Valor de la variable ambiental k en la parcela j

VI_{ik} = Valor indicador de la especie i para el factor k

m = Número de parcelas observadas.

5. RESULTADOS

En las tres lenguas de bosque estudiadas se encontró un total de 30 especies de plantas vasculares leñosas incluyendo arbustos, pertenecientes a 18 familias, de las cuales las más abundantes son Asteraceae (20% del total de las especies), Ericaceae (13%) Melastomataceae (10%) Hypericaceae (7%). Las familias Clusiaceae, Cunoniaceae, Polygalaceae, Myrsinaceae, Araliaceae, Elaeocarpaceae, Loranthaceae, Podocarpaceae, Winteraceae, Rubiaceae, Saxifagaceae, Rosaceae, Clethraceae, Macrocarpaceae representan un 3.3% del total (Anexo 1) A continuación se muestran los resultados obtenidos, divididos en dos secciones: una correspondiente a los individuos leñosos con Diámetro a la altura del pecho > 2,5 y otra a los individuos leñosos < a 2,5 cm.

5.1 Individuos leñosos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 2,5 cm.

Se encontraron 17 especies leñosas en la lengua uno, 15 en la lengua dos y 11 en la lengua tres. En la tabla 5.1 se listan las especies muestreadas en cada una de las lenguas. Las especies *Diplosteghium venezuelense* Cuatrec., *Clusia multiflora* Kunth, *Weinmannia fagaroides* Kunth, *Macleania rupestris* Kunth, *Miconia jahnii* Pittier, *Cybianthus marginatus* Benth., y *Drimys winteri* J.R Fors. se encuentran presentes en las tres lenguas de bosque, mientras que las especies *Paragynoxys magnifolia* Cuatrec., *Gaultheria buxifolia* Willd., *Oreopanax moritzii* Harms., *Vallea stipularis* Mutis, *Gaiadendron punctatum* Ruiz et Pav. y *Podocarpus oleifolius* D. Don ex Lamb. sólo se registraron para una de las tres lenguas de bosque.

Tabla 5.1 Listado de las especies leñosas con Diámetro a la altura del pecho (DAP) > 2,5 cm en cada lengua de bosque.

+ Presencia - Ausencia.

ESPECIES	Lengua 1	Lengua 2	Lengua 3
<i>Clusia multiflora</i>	+	+	+
<i>Clethra sp</i>	+	+	+
<i>Cybianthus marginatus</i>	-	+	+
<i>Diplosteghium venezuelense</i>	+	+	+
<i>Drimys winteri</i>	+	+	+
<i>Escalonia sp</i>	-	+	+
<i>Gaiadendron punctatum</i>	+	-	-
<i>Gaultheria buxifolia</i>	-	+	-
<i>Gynoxys meridana</i>	+	+	-
<i>Macleania rupestres</i>	+	+	+
Macrocarpaceae	+	-	+
<i>Miconia jahnii</i>	+	+	+
<i>Miconia minutiflora</i>	+	+	-
<i>Monnina meridensis</i>	+	+	-
<i>Myrsine coriácea</i>	+	-	+
<i>Oreopanax moritzii</i>	+	-	-
<i>Paragynoxys magnifolia</i>	-	+	-
<i>Podocarpus oleifolius</i>	+	-	-
<i>Themistoclesia dependens</i>	+	+	-
<i>Vallea stipularis</i>	+	-	-
<i>Weinmannia fagaroides</i>	+	+	+

5.1.1 Áreas basales

A continuación se muestra la variación del área basal del componente leñoso en las transectas basales y apicales de las tres lenguas de bosques siguiendo un gradiente exterior-borde-interior de orientación Norte y Sur (Figura 5.1). Para la transecta basal se muestra que las zonas de interior son las situaciones que presentan los valores más altos de área basal, siguiendo los bordes y finalmente las zonas de exterior, las cuales corresponden al páramo abierto. Para las transectas apicales la tendencia general es similar a las basales, sin embargo, sus valores son mucho menores. Llama la atención el hecho de que para las transectas apicales en zonas de borde y exterior en posición Sur no se encuentran individuos leñosos con áreas basales mayores a 2,5 cm.

La figura 5.2 presenta el diagrama de área basal por especie en las transectas basales y apicales de las tres lenguas estudiadas. En las transectas basales dominan *C. multiflora*, *D. winteri*, y *C. marginatus*, mientras que en las transectas apicales las especies con mayores áreas basales son *C. marginatus*, *C. multiflora* y *W. fagaroides*. Es interesante notar como el área basal de la especie *C. marginatus* no varía entre transectas basales y apicales.

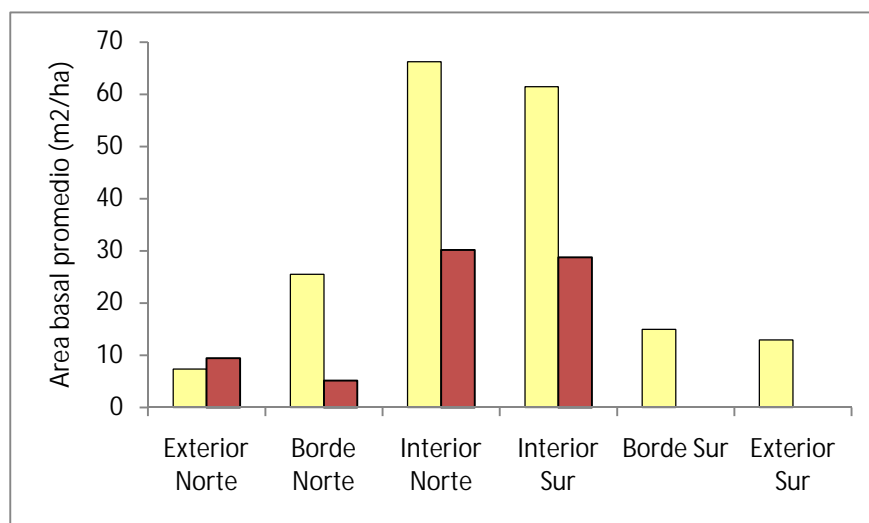


Figura 5.1. Áreas basales (m²/ha) en el gradiente exterior-borde-interior de las transectas basales ■ y apicales ■ de las tres lenguas.

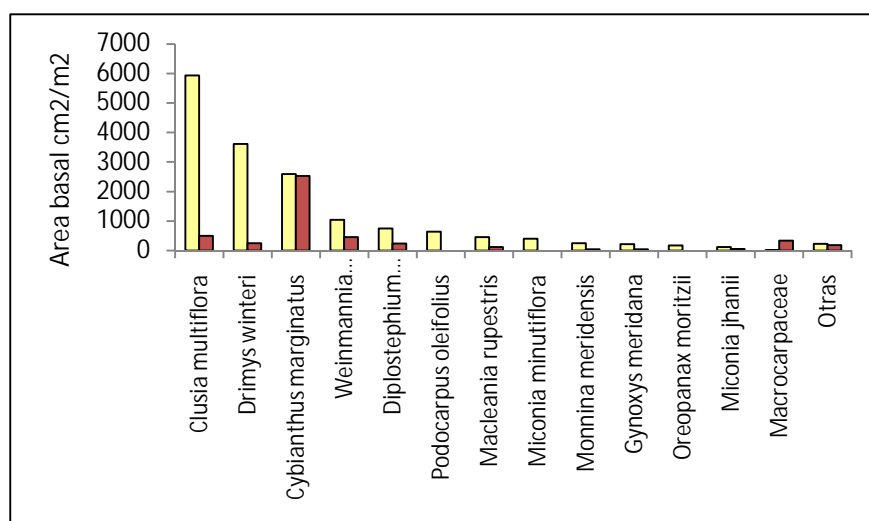


Figura 5.2. Distribución del área basal (cm²/m²) por especie para las transectas basales ■ y apicales ■ de las tres lenguas

5.1.2 Rangos de abundancia de las especies.

En la figura 5.3 se observa el diagrama de rango de abundancia de las especies contrastando transectas basales y apicales de las tres lenguas de bosque. En el caso de las transectas basales, se presentan cinco especies dominantes: *C. marginatus*, *D. winteri*, *C. multiflora*, *M. rupestres*, y *D. venezuelense*. Cuatro especies presentan menor número de individuos y otras once especies se agrupan en la categoría "Otras" cuya abundancia es muy baja (listado completo de estas especies en anexo 2). En las transectas apicales se observa claramente que *C. marginatus* es el árbol que domina con 77 individuos, seguido de las especies *D. venezuelense*, *M. rupestres*, *D. winteri*, *C. multiflora* y *W. fagaroides*. Al igual que en las transectas basales, las especies con abundancias muy bajas se agruparon en la categoría "Otras" (ver anexo 2 para listado de las especies).

Es interesante notar como la identidad de las especies dominantes no varía entre transectas basales y apicales, por esta razón se seleccionó este grupo de especies para estudiar su distribución en ambas transectas siguiendo un gradiente exterior, borde, interior (Figura 5.4). Se observa que los individuos de *C. multiflora* y *D. winteri* se establecen en zonas de interior tanto en transectas apicales como basales. En *C. marginatus* y *M. rupestris* el mayor número de individuos se presenta en el interior de las lenguas, aunque también alcanza zonas de borde, mientras que la especie *D. venezuelense* se distribuye en zonas de exterior y borde, siendo muy bajo el número de individuos que se establecen en el interior.

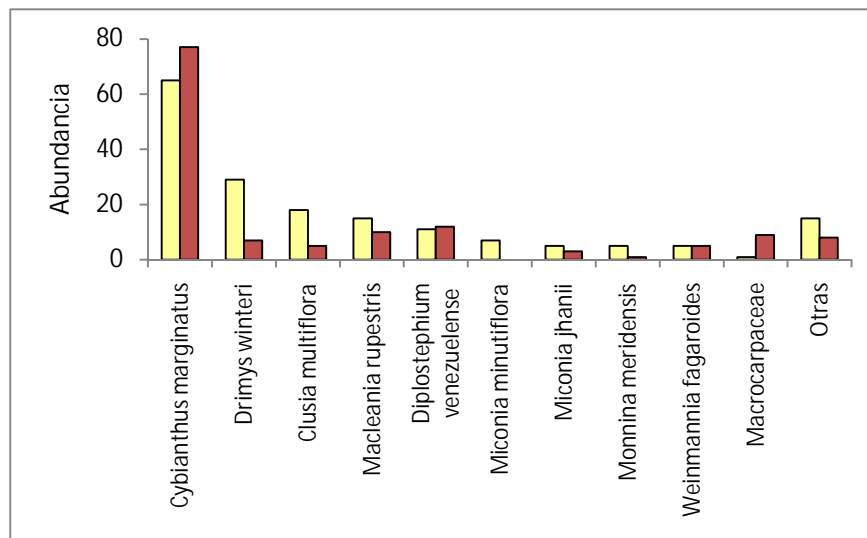


Figura 5.3. Abundancia de las especies leñosas de mayor tamaño para las transectas basales █ y apicales █ de las tres lenguas.

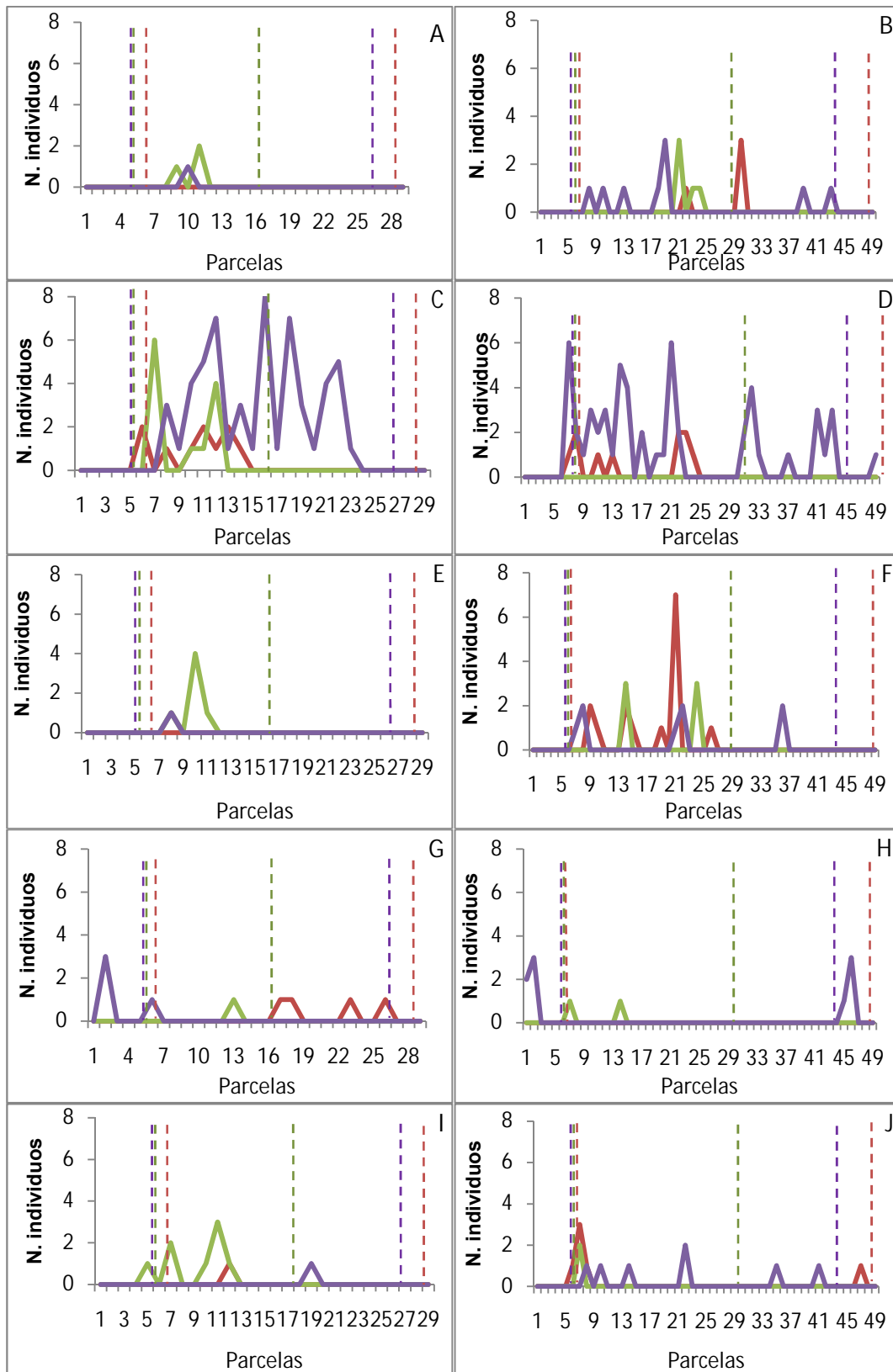


Figura 5.4. Distribución del número (N.) de individuos con DAP > 2,5 cm de las especies a lo largo de un gradiente exterior- borde-interior para las tres lenguas en estudio. Parcelas iniciales orientadas hacia el norte y parcelas finales orientadas hacia el sur. **A** *C. multiflora* transecta apical, **B** *C. multiflora* transecta basal, **C** *C. marginatus* transecta apical, **D** *C. marginatus* transecta basal, **E** *D. winteri* transecta apical, **F** *D. winteri* transecta basal, **G** *D. venezuelense* transecta apical, **H** *D. venezuelense* transecta basal **I** *M. rupestris* transecta apical, **J** *M. rupestris* transecta basal.

— Lengua 1 — Bordes lengua 1 — Lengua 2 — Bordes lengua 2 — Lengua 3 — Bordes lengua 3.

5.2 Individuos leñosos con Diámetro a la altura del pecho (DAP) menor a 2,5 cm.

Se encontró un total de 14 especies leñosas. En la tabla 5.2 se muestra el listado de las especies muestreadas en cada una de las lenguas. Es de observar, que las especies *D. venezuelense*, *Gynoxys meridana*, *C. multiflora*, *W. fagaroides*, *M. rupestres*, *Miconia jahnii*, *C. marginatus*, y *D. winteri* se encuentran presentes en las tres lenguas de bosque, mientras que las especies *Gaultheria buxifolia*, *Monnina meridensis*, *Myrsine coriácea* y *Clethra* sp solo se registraron para una de las tres lenguas de bosque.

Tabla 5.2 Listado de las especies leñosas con Diámetro a la altura del pecho (DAP) < 2,5 cm en cada lengua de bosque
+ Presencia - Ausencia.

ESPECIES	Lengua 1	Lengua 2	Lengua 3
<i>Clethra</i> sp	-	-	+
<i>Clusia multiflora</i>	+	+	+
<i>Cybianthus marginatus</i>	+	+	+
<i>Diplostegium venezuelense</i>	+	+	+
<i>Drimys winteri</i>	+	+	+
<i>Gaultheria buxifolia</i>	-	+	-
<i>Gynoxys meridana</i>	+	+	+
<i>Macleania rupestres</i>	+	+	+
Macrocarpaceae	+	-	+
<i>Miconia jahnii</i>	+	+	+
<i>Monnina meridensis</i>	+	-	-
<i>Myrsine coriácea</i>	-	+	-
<i>Themistoclesia dependens</i>	+	+	-
<i>Weinmannia fagaroides</i>	+	+	+

5.2.1 Rangos de abundancia de las especies.

La figura 5.5 presenta el diagrama de número de individuos de las especies leñosas con DAP menores a 2,5 cm de las seis transectas agrupadas en basales y apicales. En las transectas basales existen siete especies con número de individuos mayores a 30, que son *C. marginatus*, *C. multiflora*, *M. jahnii*, *M. rupestris*, *D. winteri*, *M. coriácea*, y *D. venezuelense*, siendo *C. marginatus* la especie dominante. En las transectas apicales la especie que domina es *C. multiflora* con más de 250 individuos, seguida de especies como *C. marginatus*, *D. venezuelense*, *W. fagaroides*, y *M. jahnii* con más de 30 individuos. El listado completo de las especies con número de individuos por debajo de 30 para ambas transectas se encuentra en el anexo 3.

Del mismo modo que los individuos de mayor tamaño, a los individuos de menor tamaño se le determinó su distribución a lo largo de cada transecta para las especies más abundantes: *C. multiflora*, *C. marginatus*, *D. winteri*, *D. venezuelense* y *M. rupestris*.

Se encontró que las especies *C. multiflora*, *C. marginatus*, *D. winteri* y *M. rupestris* se distribuyen en zonas de borde o muy cerca de ellos, concentrándose el mayor número de individuos en el interior de las lenguas (Figura 5.6). Sin embargo es interesante notar como estas especies logran establecerse en zonas de exterior con exposición Norte, tendencia que no se presenta para los individuos leñosos adultos de las mismas especies. Por su parte *D. venezuelense* se distribuye mayormente en zonas de exterior y borde, encontrándose en menor proporción en el interior de las lenguas.

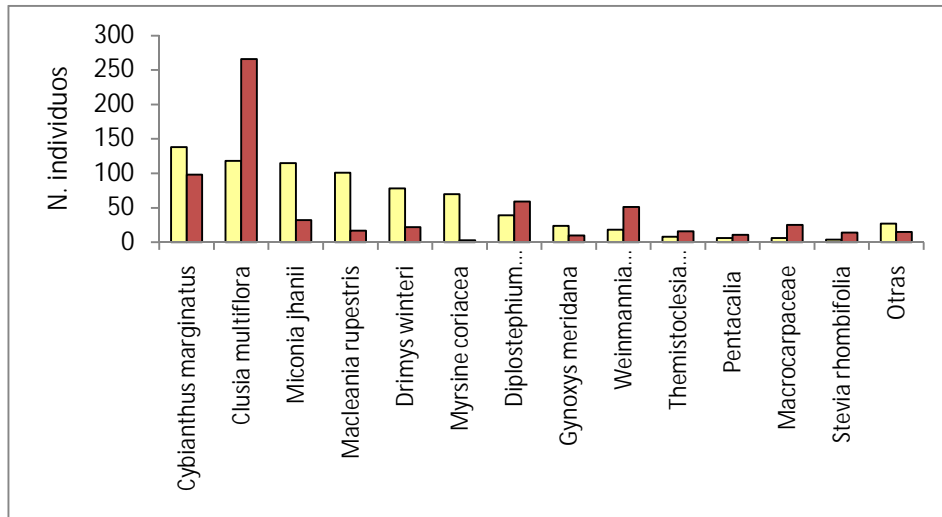


Figura 5.5. Abundancia de las especies leñosas de menor tamaño para las transectas basales y apicales de las tres lenguas.

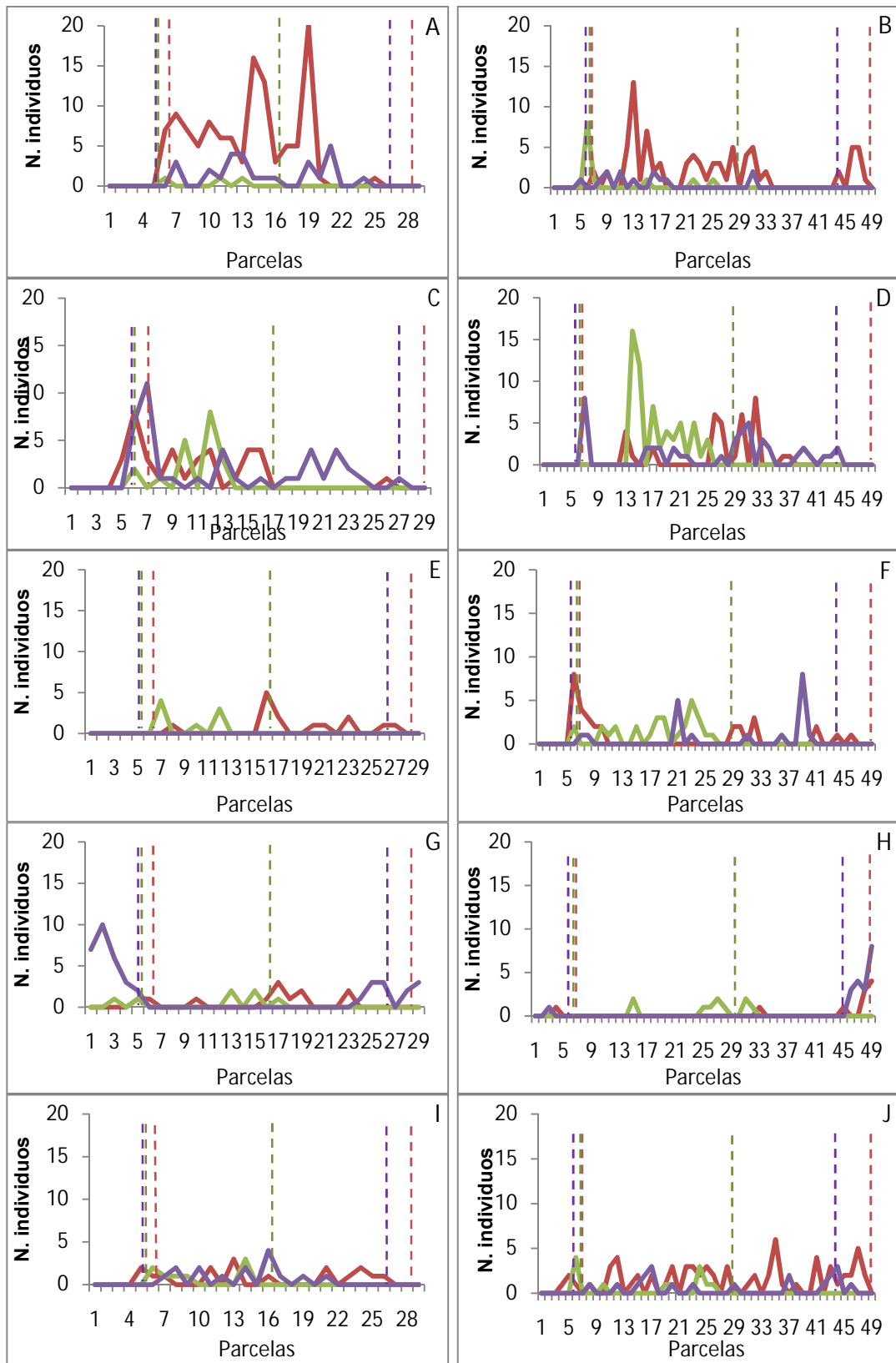


Figura 5.6. Distribución del número (N.) de individuos con DAP < 2,5 cm de las especies a lo largo de un gradiente exterior- borde-interior para las tres lenguas en estudio. Parcelas iniciales orientadas hacia el Norte y parcelas finales orientadas hacia el Sur. **A** *C. multiflora* transecta apical, **B** *C. multiflora* transecta basal, **C** *C. marginatus* transecta apical, **D** *C. marginatus* transecta basal, **E** *D. winteri* transecta apical, **F** *D. winteri* transecta basal, **G** *D. venezuelense* transecta apical, **H** *D. venezuelense* transecta basal **I** *M. rupestris* transecta apical, **J** *M. rupestris* transecta basal.

— Lengua 1 — Borde lengua 1 — Lengua 2 — Borde lengua 2 — Lengua 3 — Borde lengua

5.3 Diversidad

La tabla 5.3 presenta los valores obtenidos de los números de Hill para las transectas apicales y basales y de las tres lenguas de bosque estudiadas. Los resultados revelan que para ambos grupos de transectas es necesario revisar más de 1000 individuos para encontrar las especies raras. Los valores del $N_{-\infty}$ revelan que el número de individuos medidos en campo fue superior al valor requerido para conocer todas las especies incluyendo a las especies raras o poco abundantes. El valor del parámetro correspondiente a las transectas apicales fue de 1146 individuos, para las basales 1224, y para las tres lenguas en total 2263 individuos, esto indica que se está conociendo la diversidad real usando el criterio del número de individuos muestreados.

El valor de N_0 muestra la riqueza de cada transecta, siendo mayor en las transectas basales con 29 especies. La riqueza de las tres lenguas estudiadas es de 30 especies. El número de especies muy dominantes, medianamente abundantes y dominantes (N_1) oscila entre 12 y 15. Las especies dominantes y muy abundantes de estas comunidades, es decir el valor de N_2 , señala para las transectas apicales un valor de 9 especies de las 12 que dominan la comunidad. En las transectas basales, de las 29 especies encontradas, 11 dominan la comunidad, mientras que en las tres lenguas hay 11 especies de 30 que dominan.

Los valores obtenidos de $N_{+\infty}$ muestran que el número de especies muy dominantes o más comunes para las transectas apicales son 4 (*C. marginatus*, *C. multiflora*, *D. venezuelense* y *Weinmannia fagaroides*) mientras que para las transectas basales el número de las especies en esta categoría son 6 (*C. marginatus*, *C. multiflora*, *M. rupestres*, *D. winteri*, *D. venezuelense*, y *Miconia jahnii*).

La tabla 5.4 muestra el índice de diversidad de Shannon para las transectas apicales y basales. A partir de una prueba t-student modificada por Zar (1984) encontrando que la diversidad de las transectas apicales y basales de las tres lenguas de bosque estudiadas son diferentes ($t_{0.05(2)} = 2246.75 = 1.95$).

Tabla 5.3. Números de Hill para todas las transectas (Total) y diferenciando entre las transectas apicales y basales.

Números	Total	Trans. basales	Trans. apicales
$N_{-\infty}$	2263	1188	1146
N_0	30	29	25
N_1	15	15	12
N_2	11	11	9
$N_{+\infty}$	6	6	4

Tabla 5.4. Índice de diversidad de Shannon para las transecta apicales y basales de las tres lenguas

Transectas	Índice de Shannon
Transecta apical	1.09±0.00016
Transecta basal	1.16±0.00014

5.4 Estructura del dosel

En la figura 5.7 se muestra el Índice de área foliar (IAF) y el porcentaje de transmisión de luz difusa en las parcelas a lo largo de las transectas apicales y basales de las tres lenguas de bosque estudiadas. Allí se puede observar cómo el índice de área foliar es menor en las parcelas de exterior, las cuales corresponden a zonas de páramo abierto, aumentando a medida que se alcanza las parcelas de interior de bosque. La tendencia contraria se presenta con el porcentaje de transmisión de luz difusa, presentando valores mayores en las parcelas de exterior, decayendo a medida que se alcanza el interior de las lenguas. Un aspecto interesante a notar son las

transiciones tan abruptas entre las zonas de exterior e interior de las lenguas en pocos metros. Estas transiciones sirvieron como base para establecer los bordes de las lenguas, indicados en las figuras 5.4 y 5.6.

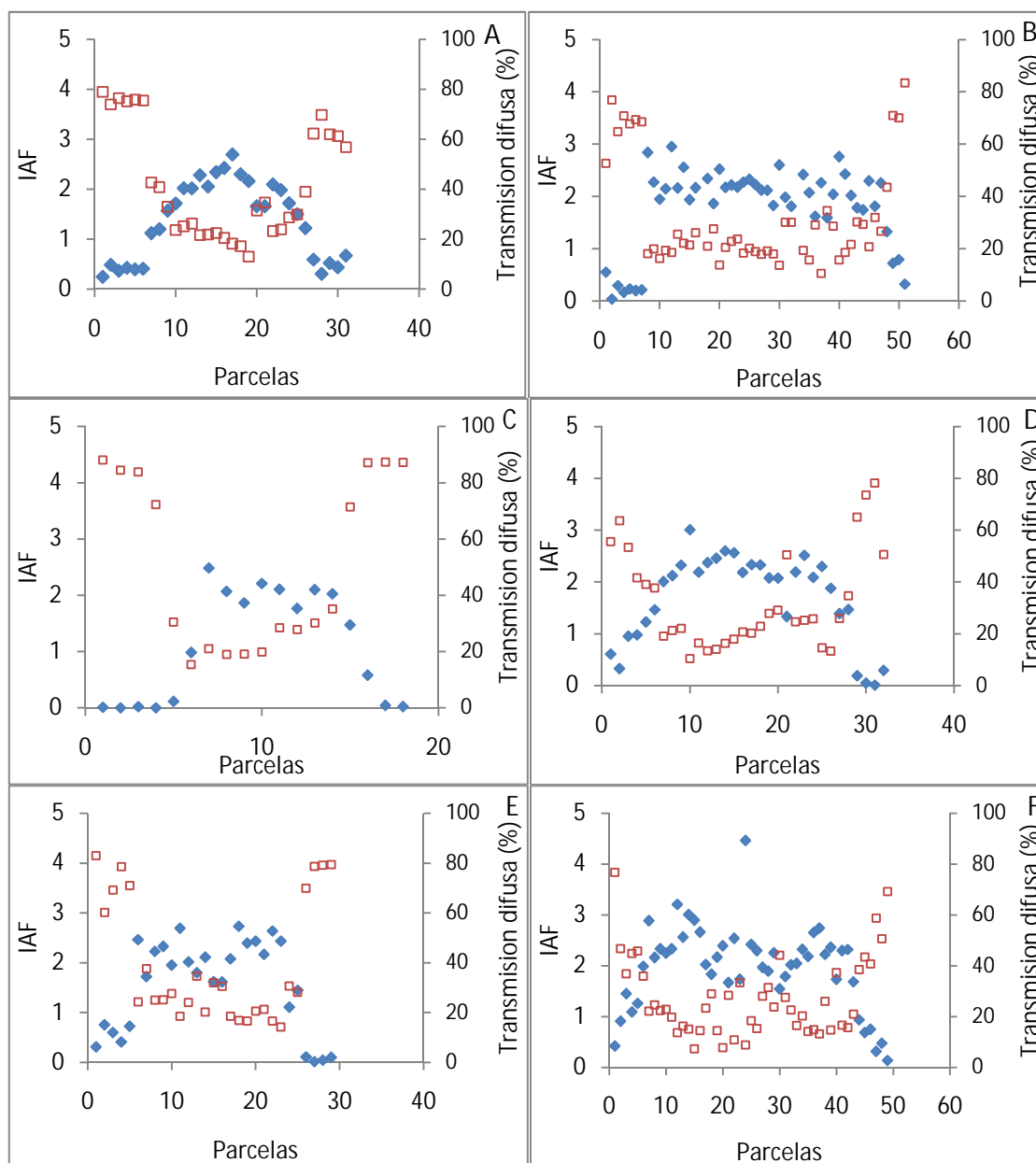


Figura. 5.7. Variación en el Índice de área foliar (IAF) y transmisión de luz difusa (%) por parcela para las tres lenguas en estudio. **A** Lengua 1 transecta apical; **B** Lengua 1 transecta basal; **C** Lengua 2 transecta apical; **D** Lengua 2 transecta basal; **E** Lengua 3 transecta apical; **F** Lengua 3 transecta basal.

5.5 Promedios ponderados

La figura 5.8 muestra el Valor indicativo (VI), amplitud, valores máximos y mínimos de cada una de las especies con respecto al índice de área foliar (IAF) y transmisión de luz difusa.

Para el caso del IAF *D. venezuelense* presenta el valor más bajo de VI 0,91 lo cual significa que esta especie tendería a encontrarse en lugares con los menores valores de IAF, mientras que *C. marginatus*, estaría en lugares con valores mayores, el VI de *C. marginatus* es más del doble del de *D. venezuelense*.

En lo que respecta a las amplitudes, *D. venezuelense* presenta el valor más alto, lo que indica que es más tolerante a los cambios en el IAF. La especie que presenta la menor amplitud con respecto a los cambios de esta variable es *C. multiflora*.

Para la transmisión de luz difusa el mayor valor de VI se presenta en la especie *D. venezuelense* con 9,48. Las especies *M. rupestris* y *C. marginatus* presentan valores similares de VI siendo éstos el doble que los presentados para *D. venezuelense*, las especies *C. multiflora* y *D. winterii* se incluyen en otro grupo con valores de VI similares que sobrepasan el doble del de la especies *D. venezuelense*. La mayor amplitud se presenta en *D. venezuelense* con 3.77 seguida de *D. winterii*, *C. marginatus*, *M. rupestris*, y por último *C. multiflora* con 2,14.

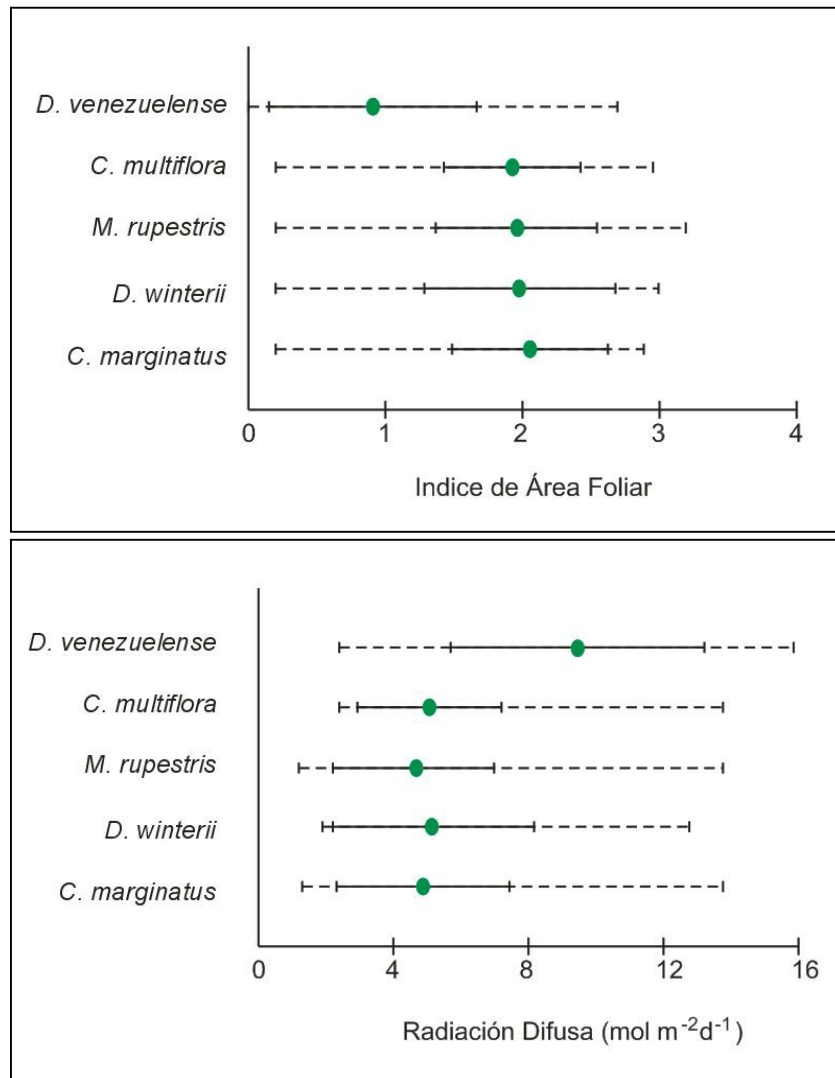


Figura. 5.8. Valor indicativo ●, amplitud — y valores máximos y mínimos --- registrados en campo de las especies *C. marginatus*, *D. winterii*, *M. rupestris*, *C. multiflora*, y *D. venezuelense* con respecto al índice de área Foliar y la transmisión estimada de luz difusa.

6. DISCUSION Y CONCLUSIONES

La composición florística en la zona de transición bosque paramero-páramo en San José estado Mérida es muy similar a la reportada para otras zonas de ecotono bosque-páramo en los Andes Tropicales. Las familias Asteraceae, Ericaceae, y Melastomataceae representan las más abundantes en este estudio, lo cual coincide con las familias más abundantes reportadas en otras zonas de transición bosque paramero-páramo en los Andes de Venezuela (Abele, 2000; Sodja, 2001, Ramírez, 2008) y en Ecuador (Keating, 1999; Bader *et al.* 2007 a).

Los géneros *Myrsine* (Sw) R. Br. Ex Roem. & Schult, *Diplostephium* Cuatrec, *Gaiadendron* Ruiz & Pav encontrados en el presente estudio han sido reportados en zonas de límite en Venezuela y Bolivia (Bader, *et al* 2007 a; Ramírez, 2008), mientras que al Norte de Ecuador se han registrado géneros como *Oreopanax* Harms, *Diplostephium*, *Gynoxis* Cuatrec, *Weinmania* Kunth, *Miconia Pittier*, *Myrsine* y *Monnina* Planch los cuales también se encuentran presentes en la zona estudiada (Young y León, 2006; Bader *et al.* 2007 a). Esto apunta a que la composición florística puede coincidir en zonas tropicales incluso a nivel de género.

El índice de diversidad de Shannon muestra que hay diferencias estadísticamente significativas entre transectas apicales y basales, lo cual podría indicar que la diversidad analizada a través de las especies abundantes es diferente. Este resultado es coherente con los observados en los Números de Hill en donde se muestra que la diversidad analizada a través de diferentes índices es mayor en las transectas basales que en las apicales, las cuales son más ricas en especies, número de especies abundantes, muy abundantes y medianamente abundantes.

El comportamiento de los parámetros índice de área foliar IAF y transmisión de luz difusa permitió establecer los límites de contacto entre el bosque paramero y el páramo, revelando que éstos son muy abruptos con una transición en muy pocos metros. Bader (2007 a) estudió la estructura de la vegetación en zonas tropicales encontrando que la mayoría corresponde a ecotonos abruptos. Estos modelos en la estructura de las zonas de contacto pueden indicar procesos importantes y dinámicos, resultado de procesos de retroalimentación positivos, mediados por las diferencias microclimáticas entre el bosque y el páramo, adicionalmente los bordes abruptos son sugeridos como más estables pudiendo indicar que los árboles en estado juvenil son muy dependientes a la sombra, lo que pudiera contribuir a explicar su estabilidad.

Parámetros como el índice de área foliar además de permitir estimar la posible proyección de la vegetación con respecto al área de terreno, da una idea de la estructura del dosel. En este estudio el valor máximo de índice de área foliar alcanzado fue de 3, mientras que los menores se encontraban por debajo de 1 en zonas de páramo abierto. Estos valores varían para cada ecosistema por ejemplo en Selvas nubladas andinas (Dulhoste, 2002) bosques húmedos tropicales en Venezuela se registran índices de área foliar entre 4 y 6 disminuyendo en la época seca. Sin embargo, para selvas nubladas andinas (Schwarzkopf, 2010) reporta valores entre 2,1 y 2,4. Para bosques templados caducifolios los valores se encuentran en 5, mientras que para comunidades alpinas el índice de área foliar exhibe valores por debajo de 1 en elevaciones más altas (Körner, 1998 b). Datos obtenidos a partir de satélites para estas zonas encuentran valores mínimos de 0,76 y máximos de 2,70 (Heiskanen, 2006).

Los valores obtenidos de índice de área Foliar en la zona de transición bosque paramero-páramo en nuestra área de estudio, no difieren mucho de los reportados para zonas de transición en zonas templadas (Körner 1998 b; Heiskanen 2006) lo cual podría indicar que la estructura del dosel no difiere mucho. En líneas generales se podría decir que las zonas de interior de bosque se caracterizan por presentar capas de hojas superpuestas, mientras que en las zonas de páramo esta capa de hojas es mucho menor llegando a ser nula lo cual indica que la radiación no está siendo interceptada por el dosel.

La presencia de capas de hojas superpuestas modifica el ambiente de luz en el que se establecen y desarrollan las plantas, y determina el establecimiento y desarrollo de las especies (Hogan *et al.* 2002). Esta diferencia de ambiente de luz entre el bosque y el páramo es un factor de suma importancia en el establecimiento de especies por encima de este límite. Sin embargo,

es interesante preguntarse ¿Cómo es el comportamiento y la tendencia de aumento o disminución de las especies con mayor abundancia a lo largo del gradiente exterior-borde-interior y en posiciones Norte y Sur?

A continuación se hará un breve comentario sobre cada una de ellas:

D. venezuelense presente en ambas categorías de tamaño muestran altos valores de abundancia en zonas de páramo abierto en las cercanías del bosque en ambas orientaciones. Al estudiar el comportamiento de esta especie frente a variaciones en el IAF y la transmisión de luz difusa se encuentra que las zonas con menor índice de área foliar y mayor transmisión de luz difusa son los lugares óptimos para su establecimiento, lo cual podría indicar que esta especie tiene altos requerimientos de luz, y gran tolerancia a la alta radiación y, por lo tanto, presenta una mayor capacidad de establecimiento en zonas de páramo. Puentes (2010) y Ramírez (2008) reportan para la estación La Aguada a esta especie en zonas de bordes de bosque y en páramo a 3330 m y 3420 m. Igualmente, Yáñez (1998) reportó en la misma zona la presencia de esta especie a 3600 m, lo cual corrobora que esta planta puede colonizar zonas abiertas de páramo.

Igualmente en Ecuador (Bader, 2007 b) reporta al género *Diplostephium* como un elemento de borde de bosque con establecimiento natural en zonas de páramo atribuyendo este hecho a su adaptación a los excesos de radiación directa.

Un estudio sobre la respuesta a las bajas temperaturas y la radiación en la fase de establecimiento para esta especie señala que en los individuos juveniles no hay disminución en la eficiencia cuántica de la fotosíntesis bajo los niveles de radiación del páramo, lo que indica que no ocurre fotoinhibición dinámica. Por otro lado, esta especie protege su aparato fotosintético disipando la energía en forma de calor por medio del ciclo de las xantofilas. Adicionalmente no hay restricción en el transporte de electrones indicando que la asimilación de CO₂ no se ve afectada por la radiación. A partir de esto, la autora sugiere que esta especie posee los mecanismos fotoprotectores necesarios para disipar el exceso de energía que llega a la hoja (Puentes, 2010).

Las especies **C. multiflora** y **D. winteri** con diámetro a la altura del pecho mayor a 2,5 cm sólo se encontraron en el interior del bosque, adicionalmente, al estudiar su respuesta frente al índice de área foliar y la transmisión de luz difusa, se encuentra que estas especies presentan sus óptimos en valores altos de IAF y bajos niveles de luz difusa condiciones que se presentan en las zonas de interior de bosque. (Sodja 2001; Abele, 2001) reportan estas especies, para la zona de San José, como especies muy frecuentes en la parte interna del bosque paramero.

Las especies **M. rupestris** y **C. marginathus** con diámetro a la altura del pecho mayor a 2,5 cm son muy abundantes en el interior del bosque, aunque a diferencia de las especies **C. multiflora** y **D. winteri** estas especies se establecen en zonas de borde o muy cercanos a ellos. **M. rupestris** según (Abele, 2001) corresponde a una especie heliófila presente en el límite de bosque en contacto con el páramo. (Puentes, 2010) caracteriza a **C. marginathus** como una especie con su óptimo en el interior y borde del bosque. Por su parte, (Ramírez, 2008) la considera una especie de bosque con capacidad de establecimiento en páramos de bajas altitudes, encontrándose en zonas de borde de bosque y en islas de páramo a 3330 m lo cual concuerda con lo encontrado en este estudio. El comportamiento de esta especie frente a los altos niveles de radiación y bajas temperaturas indican que la eficiencia máxima de la fotosíntesis disminuye drásticamente presentándose fotoinhibición crónica, esto sugiere que la radiación es un factor de estrés que pudiera ser determinante en la fase de establecimiento y que posiblemente afecte su supervivencia (Puentes, 2010). Por lo tanto, esta pudiera ser una de las razones por la cual **C. marginathus** sólo se establece en zonas de borde en donde el dosel aun juega un papel importante en la protección contra la radiación y no en páramo abierto.

Los individuos con diámetro a la altura del pecho menor a 2,5 cm de **C. multiflora**, **D. winteri**, **M. rupestris** y **C. marginathus** presentan una distribución diferente al de los individuos con diámetro a la altura del pecho mayor a 2,5 cm, ya que éstos logran establecerse en zonas de interior de bosque, bordes o muy cercanos a ellos y en zonas de páramo abierto con orientación Norte.

La presencia de individuos con diámetro a la altura del pecho menor a 2,5 cm en zonas de páramo abierto con orientación Norte puede atribuirse a la latitud. Esta produce diferencias en la trayectoria del sol en la bóveda celeste generando cambios en el ángulo del sol con respecto a la superficie de la tierra. Esto, a su vez, genera un efecto de sombreado que es mayor hacia el Norte, resultado del mayor ángulo de proyección en esta orientación.

Este efecto de sombreado genera micrositios favorables que permiten el establecimiento y desarrollo de juveniles de estas especies presentes en el interior del bosque y en zonas de páramo abierto, determinado posiblemente por la disminución de los niveles de radiación, lo cual puede generar también la disminución en la demanda evaporativa, mayor conservación de agua en el suelo, menor variabilidad de la temperatura tanto en el suelo como en el aire, y aumento de la humedad. La ausencia de individuos de estas especies en zonas de páramo con orientación Sur pudiera indicar que en estas zonas existe una alta mortalidad de individuos juveniles, generando un patrón de distribución en orientación norte-sur el cual puede ser ocasionado por las diferencias en la capacidad de tolerancia a factores ambientales presentes en zonas de páramo, tal es el caso de los altos niveles de radiación y bajas temperaturas.

Los procesos de establecimiento de plántulas por encima del límite de crecimiento de los árboles fue estudiado por (Bader *et al.* 2007b) en el Norte de Ecuador, mediante trasplantes entre el bosque y el páramo, reportando que el número de rebrotes y plántulas de árboles es mayor justo en el borde disminuyendo a medida que incrementa la distancia desde el bosque. Las plántulas de árboles que lograron establecerse mostraron una gran dependencia a la sombra, mientras que las especies tolerantes a altos niveles de radiación lograron establecerse de forma natural en zonas de páramo abierto. De esta forma, los autores sugieren que la alta radiación es un factor importante en el establecimiento de árboles por encima de este límite, lo cual podría favorecer la estabilidad y la forma tan abrupta de estas zonas, adicionalmente sugieren un fenómeno de retroalimentación positiva entre la vegetación y el ambiente, donde el microclima creado por el bosque podría estar favoreciendo la regeneración del mismo.

Nuestro estudio así como el de otros autores como Bader *et al.* (2007 b), Puentes, (2010); y González, (2010) sugieren que cambios en la incidencia de la radiación puede ser un limitante importante en el establecimiento de especies leñosas en páramo abierto, sin embargo nuestros resultados ponen de manifiesto el papel de la topografía en el avance del límite de bosque, permitiendo el establecimiento de especies en zonas de páramo con orientación Norte.

Varios estudios también revelan el rol que juega la topografía en la vegetación, (Arzac; 2008) señala que el óptimo de abundancia de los árboles en la zona de transición entre el bosque y el páramo se consigue en laderas con exposición Noroeste, las cuales son más cálidas y reciben menos radiación que las laderas con exposición Oeste, por su parte, (Torres; 2008) encuentra diferencias en la temperatura a nivel del suelo, temperatura del aire, y humedad relativa entre la morrena lateral derecha e izquierda del valle de Mucubají debido principalmente a la mayor cantidad de radiación incidente en la morrena izquierda, lo cual se encuentra en exposición Este, en cuanto a composición de especie se encuentra una cobertura generalmente mayor de arbustos en la morrena derecha de exposición Oeste. Por otro lado, (Schwarzkopf; 2010) encuentra en selvas nubladas andinas diferencias en el índice de área foliar con respecto a la orientación, siendo mayor esta variable en parcelas con orientación Sur, que en parcelas con orientación Norte.

El establecimiento de plántulas es un factor crítico para la persistencia de poblaciones vegetales, este establecimiento depende no sólo de la disponibilidad de semillas sino también de la frecuencia de sitios seguros ofrecidos por el ambiente (Harper; 1977). La dependencia de la sombra de muchas especies de árboles en estado juvenil es común en muchos ecosistemas naturales, ya que muchos de ellos sólo pueden regenerarse dentro de la sombra del bosque (Callaway; 1995). Esto pudiera ser un factor muy importante en la dinámica del ecotono en la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo (Slatyer & Noble; 1992; Bader *et al.* 2007 b).

7. REFERENCIAS

- Abele, A. 2000. Estudio florístico de un relicto de Bosque Montano Alto ubicado al sur de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Trabajo especial de grado. Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Arzac, A. 2008. Distribución espacial de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico en los Andes Tropicales. Trabajo especial de Grado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Azócar, A., Rada, F. 2006. Ecofisiología de plantas de paramo. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Merida, pp. 21
- Bader, M., Rietkerk, M. y Bregt, A. 2007a. Vegetation structure and temperature regimes of Tropical Alpine Treeline. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 39 (3) : 353-364.
- Bader, M., Rietkerk, M. y Bregt, A. 2007b. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology*. 191: 33-45.
- Beniston, M., Diaz, H. y Bradley, R. 1997. Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change*. 36: 233-251.
- Cabrelli, D., Rebottaro, S., Efron, D. 2006. Caracterización del dosel forestal y del microambiente lumínico en rodales con diferentes manejos, utilizando fotografía hemisférica. *Quebracho* 13: 17-25.
- Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review*, 61, 306-349
- Camarero, J., Gutiérrez, E. y Fortín, M. 2000. Spatial pattern of subalpine forest- alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management*. 134: 1-16.
- Canham, D.C., 1988. An index of understory Light levels in and around canopy gaps. *Ecology* 69: 1634-1703
- Canham, C.D., Denslow, J.S., Platt, W.J., Runkle, J.R., Spies, T.A., White, P.S., 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can. J. For. Res.* 20, 620-631
- Cavieres, L., Piper, F. 2004. Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. En Cabrera H.M (ed). *Fisiología Ecológica en Plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*. EUV. Valparaíso (Chile). pp. 221-234.
- Chazdon, R.L., Field, C.B., 1987. Photographic estimation of photosynthetically active radiation: evaluation of a computerized technique. *Oecologia (Berlin)* 73: 525-532
- Cuesta-Camacho, F., Peralvo, M. y Ganzenmuller A. 2008. Posibles efectos del calentamiento global sobre el nicho climático de algunas especies de los Andes Tropicales. En: MENA Vásconez, P. y Maldonado, G. (eds). *Páramo y cambio climático. Páramo. Órgano de Difusión del Grupo de Trabajo en Paramos del Ecuador (GTP)*. Pag 15-38
- Dudley, E.C. 1978. Adaptive radiation in the Melastomataceae along altitudinal gradient in Peru. *Biotropica*. 10(2): 134-143.
- Dulhoste, R. 2002. Caracterización florístico-estructural y ecofisiológica de las especies dominantes de un bosque secundario en selva nublada. Tesis de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de los Andes. Merida, Venezuela.
- Fariñas, M. 1996. Análisis de la vegetación y sus relaciones con el ambiente mediante métodos multivariantes de ordenamiento. Trabajo de Ascenso. Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de los Andes. Merida. Venezuela.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., and Lertzman, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA): imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright C 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Graf, K. 1996. Algunos apuntes sobre el paleoclima en los Andes Venezolanos hace 13.000 años. *Plántula* 1 (1): 95-106.
- González, W. 2010. Dinámica sucesional de la vegetación en la zona de transición Bosque-Páramo en los Andes Tropicales. Trabajo de grado de maestría. Posgrado en Ecología

- Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Gordon, R., Brown, D.M., Dixon, M.A. 1994. Estimating potato leaf area index for specific cultivars. *Potato Research*. 40:251-266
- Hansen, A., J., Neilson, R. P., Dale, V. H., Flather, C. H., Iverson, L. R., Currie, D. J., Shafer, S., Cook, R y Bartlein, P. C. 2001. Global Change in forest: Responses of species, communities, y biomes. *BioScience*, 51 (9): 765-779.
- Harper, J. 1977. *Population Biology of plants*, academic press, New York.
- Heiskanen, J. 2006. Estimating aboveground tree biomass and leaf area index in a mountain birch forest using ASTER satellite data. *International Journal of Remote Sensing*. 27, 1135-1158 pp.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427-432.
- Hogan, K., Machado, J. 2002. La luz solar: consecuencias biológicas y medición. En *Ecología y conservación de bosques neotropicales*. Guariguata, M; Catan, G. Pag. 119-142.
- Hooghiemstra, H., Van der Hammen, T. 2004. Quaternary ice-age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. *The Royal Society*. 357, 0173-181 pp.
- Jump, A. y Piñuelas, J. 2005. URNG to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*. 8: 1010-1020.
- Keating, P. 1999. Changes in paramo vegetation along an elevation gradient in southern Ecuador. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 129(2): 159-175.
- Kimball, K. y Weihrauch, D. 2000. Alpine vegetation communities and the Alpine-Treeline ecotone boundary in New England as biomonitors for climate change USDA Forest. Service Proceeding. 15(3):93-101
- Körner, C. 1998 a. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115. pp. 445-459.
- Körner, C. 1998 b. *Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Segunda edición. Springer, Berlin-Heidelberg, DE.
- Körner, C. y Paulsen, J. 2004. A World-wide study of high altitude *treeline* temperaturas. *Journal of Biogeography* 31: 713-732.
- Lauer, W. 1979. La posición de los paramos en la estructura del paisaje de los Andes Tropicales. En: Salgado-Labouriar, M. (Ed.): *El Medio Ambiente Paramo*. IVIC. Caracas, Venezuela. pp. 29-25
- Long SP Humphries S. Falkowski P.G. 1994. Effects of frost on shade and exposed spruce and pine seedlings planted in the field. *Can. J. For. Res.* 17:1197-1201
- Maass, J., Vose, J., Swank, W., Martinez, A. 1994. Seasonal changes of leaf area index (LAI) in tropical deciduous forest in Nest Mexico. *Forest Ecology and Management* 74: 171-180.
- Macfarlane, C., Arndt, S., Livesley, S., Edgar, A., White, D., Adams, M., Eamus, D. 2007. Estimation of leaf area index in eucalypt forest with vertical foliage, using cover and fullframe fisheye photography. *Forest Ecology and Management*. 242: 756-763.
- Magurran, A. 1983. *Ecological diversity and its measurement*. Cambridge University Press. Great Britain.
- Margaret, D., Lowman and Philip, K., Wittman. 1996. *FOREST CANOPIES: Methods, Hypotheses, and Future Directions*. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:55-81
- Mays, S., Schwiendbacher, F. y Baver, H. 2003. Winter at the Alpine Timberline. Why Does Embolism Occur in Norway Spruce But Not in Stone Pine?. *Plant Physiology*. Vol. 131, 780-792 pp.
- Monasterio, M., Reyes, S. 1980a. Diversidad ambiental variación de la vegetación en los paramos de los Andes Venezolanos. En: M. Monasterio (Ed): *Estudios Ecologicos en los Paramos Andinos*, Editorial de la Universidad de los Andes, Merida, pp. 47-91.
- Monasterio, M. 1980b. Los paramos andinos como region natural. Características biogeográficas naturales y afinidad con otras regiones andinas. En: Monasterio, M. (Ed): *Estudios ecologicos en los paramos andinos*. Editorial de la Universidad de los Andes. Merida. Pag. 15-27.
- Monasterio, M. y Sarmiento L. 1991. Adaptive Radiation of *Espeletia* in cold Andean tropics. *Trends in ecology and Evolution*. 6(12):387-391.

- Moreno, C. 2001. Metodos para medir la biodiversidad. Manuales y Tesis de la Sociedad Entomológica Aragonesa. CYTED-UNESCO-ORCYT (Eds.). Vol. 1. España.
- PDVSA-Intevep. 2007. Codigo estratigrafico de las cuencas petroleras de Venezuela. Editado por el Comité Interfiliar de Estratigrafía y Nomenclatura (CIEN). <http://www.pdvsa.com/lexico/lexicoh.htm>
- Perry, D.A. 1994. Forest Ecosystems. John Hopkins University Press, Baltimore, MA, 649 pp.
- Puentes, J. 2010. Patrones y mecanismos de establecimiento de dos especies leñosas en la transición entre el bosque paramero y el páramo en los Andes Tropicales. Trabajo de grado de maestría. Posgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Ramírez, L. 2008. Estructura de la vegetación en la zona de transición entre el bosque y el páramo en la Sierra Nevada de Mérida. Trabajo especial de grado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Rich, P. 1990. Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. Remote Sensing Reviews 5 (1): 13-29.
- Roux, P. y Mcgeoch, M. 2008. Rapid range expansion and community reorganization in response to warming. Global Change Biology. 14, 2950-2962.
- Schwarzkopf, T., S. J. Riha, T. J. Fahey y S. DeGloria. 2010. Are cloud forest tree structure and environment related in the Venezuelan Andes? Aceptado en Austral Ecology.
- Slatyer, R.O. & I.R. Noble. 1992. Dynamics of montane treelines. En Hansen, a. J. & f. Di Castri (eds). Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows. Springer New York. 346-359.
- Smith, W., Germini, M., Hancock, T. y Johnson, D. 2003. Another perspective on altitudinal limits of alpine timberline. Tree Physiology 23, 1101-1112 pp.
- Sodja, I. 2001. Estudio florístico del cerro Pozo Negro, páramo de San José (Mérida-Venezuela). Trabajo especial de grado. Departamento de Biología. Centro Jardín Botánico. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Suárez, P. 2009. Modelización de la distribución de la línea de contacto bosque-páramo en los Andes Venezolanos. Trabajo especial de Grado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Terra, A., Felfili, J., Fagg, C. 2007. Canopy openness and LAI estimate in two seasonally deciduous forests on limestone outcrops in central Brazil using hemispherical photographs. R. Árvore, Viçosa-MG, v.31, n.1, p.167-176.
- Theurillat, J. y Guisan, A., 2001. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a Review. Climate Change, 50: 77-109.
- Tirado, C. 1997. Estudio florístico de una comunidad andina escendente. Trabajo especial de grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Torres, E. 2008. Cambios en la estructura florística de las morrenas laterales en el valle de Mucubají. Trabajo especial de Grado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Van Der Hammen, T., 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. Journal of Biogeography, 1: 3-26.
- Wille, M., Hooghiemstra, H., Hofstede, R., Fahse, J. y J. Sevink. 2002. Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. Journal of Tropical Ecology. 18:409-440.
- Yáñez, P. 1998. Caracterización florística en un sector de cambio Páramo - Selva Nublada en el Parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. Revista Forestal Venezolana. 42(1): 51-62.
- Young, K. y Leon, B. 2006. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. Phil. Trans. R. Soc. B 362. Pag 263-272.
- Zar, J. 1984. Biostatistical Analysis. Englewood Cliffs, New Jersey.

Anexo 1. Listado de especies arbóreas encontradas en la zona de estudio

Familia	Especies
Araliaceae	<i>Oreopanax moritzii</i> Harms.
Asteraceae	<i>Diplostephium venezuelense</i> Cuatrec.
	<i>Gynoxys meridana</i> Cuatrec.
	<i>Paragynoxys magnifolia</i> Cuatrec.
	<i>Pentacalia pachypus</i> Greenm.
	<i>Pentacalia</i> Cass.
	<i>Stevia rhombifolia</i> Kunth
Clethraceae	<i>Clethra</i> Gronov. Ex L.
Clusiaceae	<i>Clusia multiflora</i> Kunth
Cononiaceae	<i>Weinmannia fagaroides</i> Kunth
Elaeocarpaceae	<i>Vallea stipularis</i> Mutis
Ericaceae	<i>Gaultheria buxifolia</i> Willd.
	<i>Macleania rupestres</i> Kunth
	<i>Themistoclesia dependens</i> Benth.
	<i>Vaccinium meridionale</i> Sw.
Hypericaceae	<i>Hypericum marahuacanum</i> N. Robson
	<i>Hypericum cardonae</i> Cuatrec.
Loranthaceae	<i>Gaiadendron punctatum</i> Ruiz et Pav.
Macrocarpaceae	<i>Macrocarpa</i>
Melastomataceae	<i>Chaetolepis lindeniana</i> Naud.
	<i>Miconia jahnii</i> Pittier
	<i>Miconia minutiflora</i> Bonpl.
Myrsinaceae	<i>Cybianthus marginatus</i> Benth.
	<i>Myrsine coriácea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. et Schult.
Podocarpaceae	<i>Podocarpus oleifolius</i> D. Don ex Lamb.
Polygalaceae	<i>Monnina meridensis</i> Planch.
Rosaceae	<i>Rubus coriaceus</i> Poir.
Rubiaceae	<i>Arcytophillum nitidum</i> (Kunth) Schltld
Saxifagaceae	<i>Escalonia</i> Mutis ex L.f.
Winteraceae	<i>Drimys winteri</i> J.R Fors.

Anexo 2. Listado de las especies arbóreas con diámetro a la altura del pecho mayor a 2,5 cm incluidas en la categoría Otras.

Transecta	Especies
Basal	<i>Clethra</i> Gronov. ex L.
	<i>Escalonia</i> sp Mutis ex L.f.
	<i>Gaiadendron punctatum</i> Ruiz & Pav.
	<i>Gynoxys meridana</i> Cuatrec.
	<i>Myrsine coriácea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. et Schult.
	<i>Oreopanax moritzii</i> Harms.
	<i>Paragynoxys magnifolia</i> Cuatrec.
	<i>Podocarpus oleifolius</i> D. Don ex Lamb.
	<i>Vallea stipularis</i> Mutis
Apical	<i>Clethra</i> Gronov. ex L.
	<i>Escalonia</i> Mutis ex L.f.
	<i>Gaultheria buxifolia</i> Willd.
	<i>Gynoxys meridana</i> Cuatrec.
	<i>Themistoclesia dependens</i> Benth.

Anexo 3. Listado de las especies arbóreas con diámetro a la altura del pecho menor a 2,5 cm incluidas en la categoría Otras.

Transecta	Especies
Basal	<i>Clethra</i> Gronov. ex L.
	<i>Escalonia</i> Mutis ex L.f.
	<i>Gaiadendron punctatum</i> Ruiz et Pav
	<i>Miconia minutiflora</i> Bonpl.
	<i>Monnina meridensis</i> Planch.
	<i>Oreopanax moritzii</i> Harms.
	<i>Pentacalia pachypus</i> Greenm.
	<i>Vallea stipularis</i> Mutis
Apical	<i>Escalonia</i> Mutis ex L.f.
	<i>Gaultheria buxifolia</i> Willd.
	<i>Monnina meridensis</i> Planch.
	<i>Pentacalia pachypus</i> Greenm.
	<i>Podocarpus oleifolius</i> D. Don ex Lamb.