

Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela

Homenaje a Volkmar Vareschi

Ernesto Medina

Otto Huber

Jafet M. Nassar

Pamela Navarro

Editores

Llambí LD, Sarmiento L & F Rada (2013) La evolución de la investigación ecológica en los páramos de Venezuela: múltiples visiones de un ecosistema único. En: Medina E, Huber O, Nassar JM & P Navarro (Eds.) *Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela*. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 173-209.

Ediciones IVIC

La evolución de la investigación ecológica en los páramos de Venezuela: múltiples visiones de un ecosistema único

Luis D. Llambí, Lina Sarmiento y Fermín Rada

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

Resumen

La investigación ecológica en los páramos venezolanos tiene más de 50 años de desarrollo. A partir de los trabajos pioneros entre los años cincuenta y setenta, se ha venido consolidando un conjunto de líneas de investigación que han permitido ir construyendo una visión más completa de la estructura, funcionamiento y dinámica de esta vegetación única en el planeta. En el presente trabajo, discutimos de manera sintética los enfoques de investigación y avances más importantes en nuestra comprensión de: a) las características distintivas del medio ambiente páramo como ecosistema de la alta montaña tropical húmeda; b) las estrategias adaptativas de las plantas frente a los principales factores de estrés en el páramo; c) la estructura y dinámica de poblaciones de frailejones y leñosas; d) los cambios en la diversidad y estructura de las comunidades a lo largo de gradientes topográficos y altitudinales y el papel de las interacciones planta-planta; e) los flujos de nutrientes, energía y agua; f) la resiliencia y respuesta del páramo frente a diferentes tipos de disturbio (pastoreo, agricultura); g) el desarrollo de los sistemas de uso de la tierra, el manejo y la conservación de los páramos; y h) la respuesta de los páramos en escenarios de cambio ambiental tanto en el pasado (durante el cuaternario) como en el presente y futuro (cambio climático global). Finalmente, discutimos brevemente algunos vacíos importantes de la investigación desarrollada hasta ahora en este ecosistema en Venezuela, así como los que consideramos los principales desafíos que enfrentan los estudios ecológicos en los páramos de cara al futuro.

Los páramos de los Andes son uno de los paisajes más grandiosos de nuestro planeta.
Volkmar Vareschi

En el corazón ecuatorial, envueltos en un mar de nubes y de hielos, yacen los páramos.
Maximina Monasterio

Introducción

Los ambientes de altitud en el trópico han despertado el interés de los investigadores debido a la originalidad que representa la presencia de condiciones extremas de frío en el trópico. En estos ambientes, de reciente aparición en el tiempo geológico y de distribución altamente insular, modelados por la acción glacial y periglacial, sujetos a una alternancia diaria de altas y bajas temperaturas, envueltos en nubes o sujetos a radiaciones intensas, los organismos han desarrollado estrategias adaptati-

vas únicas e interesantísimos procesos de especiación y convergencia evolutiva que todavía estamos intentando desentrañar. Por otra parte, el impacto de la agricultura, la ganadería, la forestación y el turismo, así como el rol de estas áreas como proveedoras de agua, plantea retos particularmente importantes de manejo, conservación, restauración y adaptación al cambio climático. Para sus habitantes, el páramo es un mundo mágico poblado de arcos y encantos, es proveedor de servicios ecosistémicos y plantea desafíos únicos a los investigadores, pero el mayor desafío es conservarlo para el disfrute y el éxtasis de las generaciones futuras.

Han transcurrido casi cinco décadas desde que se iniciaron los estudios continuados y sistemáticos en los páramos venezolanos, lo que los sitúa entre los mejor conocidos del planeta. Es por tanto un buen momento para hacer una revisión de lo que sabemos sobre este apasionante ecosistema y delinear las prioridades de investigación y acción para el futuro. Varias generaciones de investigadores se han sucedido en abordar de forma simultánea o secuencial una multiplicidad de temas que abarcan los diferentes niveles de integración de la ecología. Nuestro objetivo es sintetizar el estado actual del conocimiento de los páramos venezolanos, comenzando con sus condicionantes ambientales, continuando con los mecanismos adaptativos de las plantas, los aspectos poblacionales y reproductivos, la ecología de sus comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas. Asimismo, se realiza un análisis del cambio climático pasado y futuro que pone de manifiesto la naturaleza especialmente dinámica de estos ecosistemas y se reseñan las investigaciones más recientes sobre respuesta a disturbios antrópicos, uso de la tierra, agroecología y conservación. Para terminar, se invita a continuar con la investigación en los páramos venezolanos señalando algunos de los vacíos y prioridades de investigación.

Desarrollo histórico de la ecología en los páramos venezolanos

Una revisión bibliográfica realizada en septiembre de 2012 arrojó 269 publicaciones referidas total o parcialmente a la ecología, biología, condicionantes ambientales y uso de la tierra en los páramos venezolanos, sin incluir tesis, informes u otro tipo de literatura gris. En una línea de tiempo vemos que, si bien algunos trabajos pioneros se publicaron antes de la década de los 60, es a partir de los 70 que empiezan a realizarse de forma continuada y creciente (Figura 1). El interés, lejos de disminuir ha ido creciendo, a juzgar por el número de publicaciones récord de la última década. Geográficamente, los estudios se han desarrollado en una treintena de páramos distintos que cubren los diferentes estados andinos, ya sea en forma puntual o en estudios a lo largo de gradientes altitudinales. Sin embargo, la mayor parte de los estudios se han concentrado en el páramo de Mucubají (sierra de Santo Domingo), los páramos de Piedras Blancas y El Banco (sierra de la Culata), Gavidia, La Aguada y San José (Sierra Nevada) y en el ramal de Guaramacal en Trujillo (Figuras 2 y 3).

Temáticamente, podemos distinguir varios períodos en el estudio de los páramos venezolanos. Una primera fase, que hemos denominado pionera o exploratoria, comienza en el siglo XIX y se prolonga hasta la década de 1960. En esta fase cabe destacar la exploración geológica, geomorfológica y glaciológica realizada en las expediciones de Sievers (1888, 1908) y un poco después por Jahn (1925, 1931a), en la que describen el relieve glacial y comienzan a reseñar el temprano fenómeno del retro-

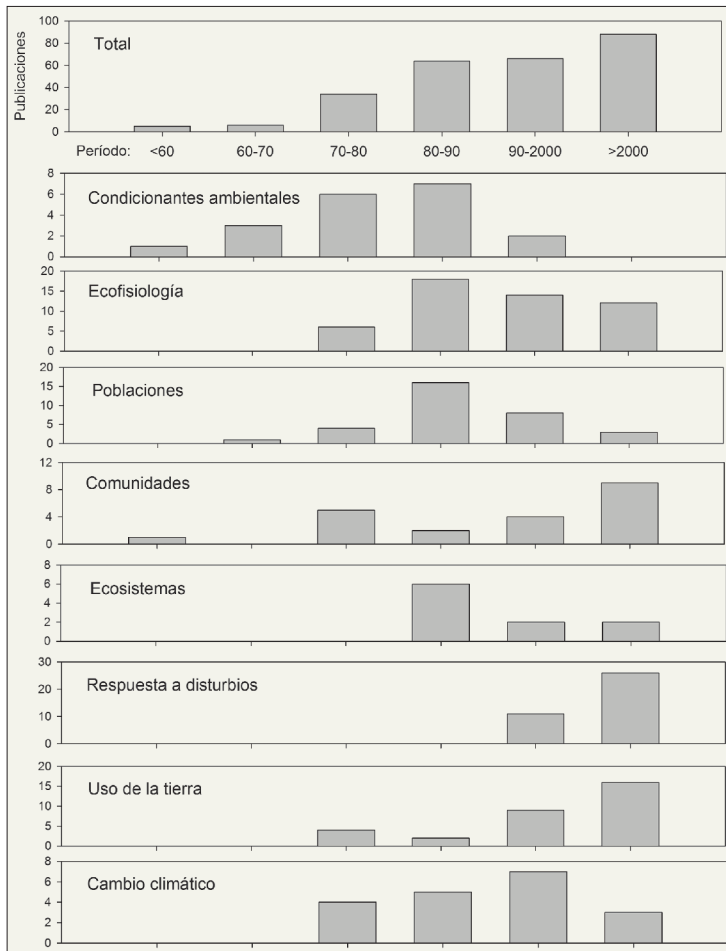


Figura 1. Línea de tiempo del cambio en el número de artículos científicos publicados sobre diferentes aspectos de la ecología de los páramos de Venezuela para diferentes períodos durante el siglo XX y la primera década del siglo XXI. En el primer panel se presenta el total de artículos sumando todas las áreas temáticas para cada período.

la publicación de *La flora del páramo* de Vareschi (1970), que allanó el camino para los estudios de vegetación en el páramo y constituye en la actualidad el trabajo más citado realizado en los páramos venezolanos.

A partir de la etapa pionera se desarrolla, entre las décadas de los setenta y ochenta, un período de estudios más detallados que podría denominarse como una fase descriptiva o de consolidación, en la cual el énfasis se sitúa en describir los condicionantes ambientales y los tipos de vegetación. En este período continúan en forma más detallada los estudios de geología glacial, geomorfología y cronología (ej. Schubert 1970, 1974, 1979), se inician los trabajos de paleoecología (ver revisión en Salgado-Labouriau 1991), se describen las principales formaciones vegetales de los páramos andinos y la respuesta de la vegetación a los factores del ambiente (Monasterio 1980a; Fariñas & Monasterio 1979), se profundiza en el análisis del clima y microclima (ej. Azócar & Monasterio 1980a) y de los suelos (Malagón 1982; Pérez 1984, 1985, 1986). Los estudios de Wagner (1973, 1978, 1979, 1980) permiten conocer la historia de la ocupación humana en la zona de Mucuchíes y el uso del páramo por los aborígenes.

ceso glacial. Continuando con esta temática aparecen, posteriormente, los trabajos de Cárdenas (1962) y Tricart (1966) sobre el glaciario pleistoceno y la geomorfología. En el aspecto más biológico podemos señalar la revisión del género *Espeletia* por Standley (1915) y los estudios de vegetación realizados por Jahn (1931b). En 1957, Vareschi publica un trabajo sobre la ecología vegetal de la zona más alta de la Sierra Nevada de Mérida estableciendo el límite altitudinal superior de la vegetación en 4.500 m en el pico Humboldt y en 4.700 m en la zona de Piedras Blancas, donde no hay glaciares. Dentro del período de estudios pioneros, se encuentra también el de Pannier (1969) sobre germinación de *Espeletia schultzei*, que representa uno de los primeros en ecofisiología de especies del páramo. Este período cierra con

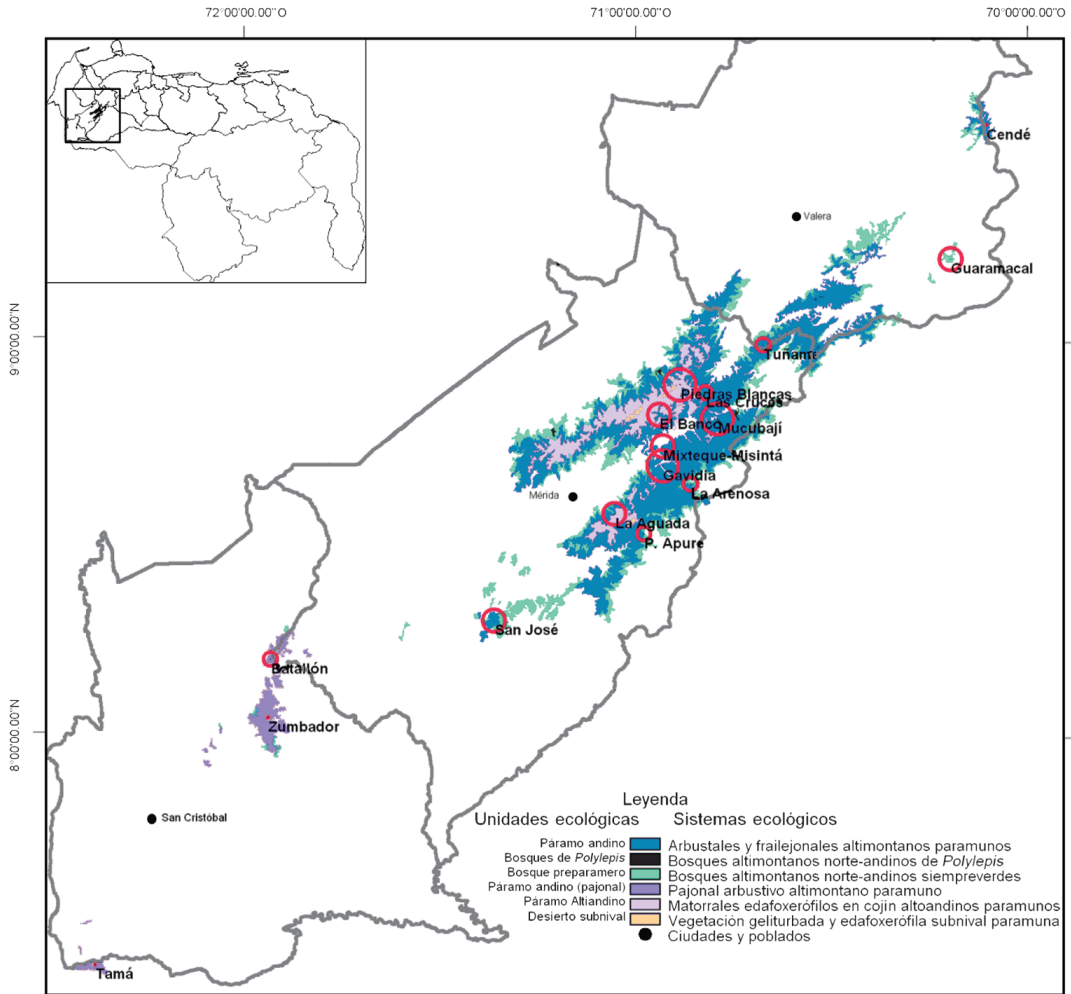


Figura 2. Mapa de distribución de los principales ecosistemas altoandinos de la cordillera de Mérida. Se señalan con círculos rojos las principales localidades donde se han realizados estudios ecológicos en el páramo (el tamaño del círculo está en relación al número de trabajos publicados sobre cada área). Se presenta la leyenda de Sistemas Ecológicos del Mapa de Ecosistemas de los Andes del Norte y Centro (Josse *et al.* 2009) y su homologación con la leyenda de unidades ecológicas del estado Mérida (Ataroff y Sarmiento 2003). Fuente: Modificado por E. Chacón-Moreno a partir de Josse *et al.* 2009.

La investigación en páramo se ve potenciada por la creación en la Universidad de Los Andes (ULA) del Grupo de Ecología Vegetal, en el año 1969, actual instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), que convierte al páramo en uno de sus ecosistemas focales, bajo el liderazgo de Maximina Monasterio. A poco más de cuarenta años de su fundación, el ICAE está involucrado en aproximadamente la mitad de las publicaciones existentes sobre los páramos de Venezuela. Un primer hito en la consolidación de los estudios de esta zona fue la realización en Mérida, en 1979, del seminario internacional «El Medio Ambiente Páramo», organizado por María Lea Salgado-Laboriau, del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), y que dio origen al libro del mismo nombre. Poco tiempo después, en 1980, aparece el ya clásico libro titulado *Estudios ecológicos en los páramos andinos*, editado por Monasterio, el cual ha sido desde entonces, referencia obligada y fuente de inspiración para los estudiosos del páramo.

A esta fase descriptiva le sigue, a partir de mediados de la década de los ochenta, una fase más funcional, que se enfoca en dilucidar los mecanismos adaptativos de



Figura 3. Paisajes parameros en la cordillera de Mérida, Venezuela: a) Rosetas gigantes de *Coespeletia timotensis* en el páramo desértico de Piedras Blancas; b) Parcela en etapas tempranas de sucesión secundaria (dominada por la invasora *Rumex acetosella* y el tabacote morado, *Senecio formosus*) y área de páramo no cultivado (dominada por rosetas de *Espeletia schultzii* y el arbusto *Hypericum laricifolium*) en Gavidia; c) vista panorámica del valle de Mucubají, resaltando las morrenas glaciares laterales y los humedales del fondo del valle; d) Zona de transición bosque-páramo, sector La Aguada de la Sierra Nevada.

las plantas a las peculiares condiciones del ambiente paramero y que generó un número importante de publicaciones (sección 3). Esta línea de ecofisiología de páramo ha sido muy fructífera en el tiempo y continúa muy activa en la actualidad, alcanzando su apogeo, en cuanto al número de publicaciones, en la década de los 80 (Figura 1). La línea de ecología de poblaciones y ecología reproductiva tiene también su apogeo en esta fase de estudios funcionales (sección 4), aunque posteriormente disminuye el número de publicaciones en estos temas (Figura 1). Aspectos sobre la hibridización, especiación, dinámica de poblaciones, ecología de la germinación, entre otros, son abordados en este período con los frailejones como el modelo más estudiado. En 1986 aparece el libro *High Altitude Tropical Biogeography*, editado por Vuilleumier y Monasterio, que contiene algunos capítulos sobre los páramos venezolanos.

En la década de los noventa, se inicia una nueva fase, marcada por el énfasis en la presencia humana y sus impactos. Fue un cambio cualitativo que puede caracterizarse como una transición del «frailejón a la papa: ... entre la conservación y la agricultura», según titula Salas (2003) en una entrevista realizada a Monasterio. Un tema principal dentro de esta fase fueron los estudios de sucesión-regeneración (sección 7). En 1999, este tema fue objeto del primer gran proyecto de investigación internacional desarrollado por el ICAE en el páramo, titulado «Fertility Management

in the Tropical Andes: Agroecological Bases for a Sustainable Fallow Agriculture (TROPANDES)», financiado por la Unión Europea (UE).

Los sistemas agrarios de producción y la vida de los habitantes del páramo han sido también objeto de atención (sección 8), a partir del trabajo pionero de Monasterio (1980), seguido por los trabajos sobre el sistema triguero, que culminan con el extraordinario y profundo retrato de una comunidad campesina del páramo de Apure, realizado con una mirada antropológica y ecológica (de Robert 2001). También han sido caracterizados los sistemas agrícolas con descansos largos, así como los sistemas intensivos de producción, y se ha investigado el uso de las plantas por los pobladores y sus impactos. Por otro lado, se ha iniciado una línea de investigación sobre la agroecología de los cultivos del páramo, principalmente la papa. Esta etapa tiene como uno de sus puntos culminantes la implementación, entre 2006 y 2012, del proyecto internacional «Conservación de la Diversidad del Páramo en los Andes del Norte y Centrales», financiado el Fondo Mundial Ambiental (FMAM-GEF) y el Programa de Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA).

Finalmente, podemos hablar de una última fase caracterizada por la predominancia de estudios que buscan entender y predecir el efecto del cambio climático, marcada por la implementación de tres proyectos internacionales en el ICAE. El primero de ellos, titulado «A comparative study of the effects of global change to vegetation of two ecosystems: high mountains and tropical savannas (RICAS)», financiado por el Inter-American Institute for Global Change Research (IAI), se inicia en el año 2000; el segundo, titulado «From Landscapes to Ecosystems: Across-scales functioning in Changing Environments (LEAF)», también financiado por el IAI, analizó los condicionantes del límite entre el bosque paramero y el páramo a varias escalas a partir del año 2006. Finalmente, el proyecto GLORIA, que busca establecer sitios de monitoreo a largo plazo de la vegetación de alta montaña en el mundo, está actualmente iniciándose en el páramo venezolano.

Los rasgos ambientales que condicionan al ecosistema páramo

Una confluencia particular de condiciones geográficas, edáficas, históricas y particularmente de pulsaciones climáticas, que actúan a diversas escalas temporales y espaciales, han condicionado el desarrollo de este original ecosistema en la alta montaña tropical. Estas condiciones ambientales pueden ser agrupadas en cuatro grupos: el clima, el suelo, la heterogeneidad ambiental y la insularidad geográfica.

Clima

La altitud y la situación tropical determinan una serie de características climáticas particulares a las cuales ha debido adaptarse la biota del páramo. Una revisión del clima tropical de altitud fue realizada por Sarmiento (1986) y un análisis muy completo sobre la variabilidad climática en los páramos venezolanos puede encontrarse en Monasterio & Reyes (1980). Estudios más detallados sobre el clima y el microclima fueron realizados por Azócar & Monasterio (1980ab) para el páramo de Mucubají (3.550 m) y por Monasterio (1979) para el páramo de Piedras Blancas (4.200 m). Sintetizando, podemos afirmar que uno de los factores más importantes del clima del

páramo son las bajas temperaturas, con unos 10 °C de promedio anual en el límite inferior del páramo (ca. 3.000 m) y un descenso promedio de 0,6 °C por cada 100 m de altitud, llegando a aproximadamente 0 °C en el límite superior de la vegetación (ca. 4.600 m). Pero lo que confiere su originalidad al páramo, es que las bajas temperaturas ocurren durante todo el año (las diferencias de temperatura entre los meses no superan los 2 ó 3 °C). Otro rasgo a destacar son las amplias oscilaciones diarias, que condicionan que las respuestas ecofisiológicas de las plantas tengan que ocurrir en períodos de pocas horas, pasando de temperaturas congelantes en la madrugada a condiciones adecuadas para los procesos asimilatorios durante las primeras horas de la mañana. La amplitud térmica diaria puede ser de 10 a 15 °C en el aire pero en la superficie del suelo puede llegar a 50 °C en días despejados. El límite inferior del páramo está asociado a la ocurrencia de temperaturas inferiores a 0 °C. Estas heladas aumentan en frecuencia y duración a medida que ascendemos altitudinalmente, siendo frecuentes en cualquier época del año en el piso altoandino.

Por otro lado, la precipitación, aunque en general tiende a disminuir con la altitud, suele ser suficiente durante la mayor parte del año para que no se produzca déficit hídrico, aunque puede haber un período seco de 3 a 4 meses que es responsable de la estacionalidad climática. La precipitación en los páramos es muy variable, desde 1.800 mm en los páramos más húmedos, disminuyendo en los bolsones secos hasta 600 mm, como en la zona de Mucuchíes. La precipitación puede seguir un régimen unimodal o bimodal según la influencia lacustre o llanera. La precipitación puede también caer en forma de nieve, pero únicamente en las partes más altas. Estas nevadas, que se concentran en la estación de lluvias, sólo permanecen unas pocas horas debido a la alta radiación solar, por lo que éste no es un factor ecológico de relevancia. Desgraciadamente, la red de estaciones climáticas de Venezuela se dismanteló casi completamente a partir de los años 90, disponiéndose de pocas series climáticas largas para analizar la variabilidad interanual del clima del páramo.

Otros factores relacionados con la altitud son la alta intensidad de la radiación solar en días despejados y la alta incidencia de radiación ultravioleta, así como el descenso en la concentración de O₂ y CO₂ a medida que desciende la presión atmosférica, factores estos que también requieren de adaptaciones especiales por parte de las plantas, al generar limitaciones para la fotosíntesis y problemas de fotoinhibición.

Suelos

Los suelos de páramo reflejan las características del clima, del material parental y principalmente su corto tiempo de pedogénesis debido a la acción glacial que, dependiendo de la altitud, ha permitido un tiempo de evolución para los suelos de páramo entre 200.000 y menos de 10.000 años (Malagón 1982). A diferencia de otros países andinos, en Venezuela no hay suelos de origen volcánico. Son pocas las publicaciones sobre edafología de los páramos venezolanos, pero resalta el excelente trabajo de Malagón (1982), quien describe e interpreta siete perfiles seleccionados en materiales de diferente origen, edades y condiciones de desarrollo, caracterizándolos como suelos jóvenes, con poco desarrollo de horizontes (inceptisoles y entisoles). En ambientes con exceso de humedad, como en los fondos de valle, pueden encontrarse histosoles con horizontes profundos de acumulación de materia orgánica. En general, los suelos de páramo presentan pobreza de nutrientes debido al sustrato que

es predominantemente metamórfico, al bajo grado de intemperismo químico y a las bajas tasas de descomposición. Son suelos ricos en materia orgánica, con valores promedio de 10 % de C en el horizonte A, entre moderada y altamente ácidos, desaturados, con cantidades relativamente altas de Al de cambio, bajas capacidades de intercambio y texturas gruesas, en el rango arenoso-franco a franco-arenoso.

En los ambientes más altos, por encima de 4.000 m, los procesos periglaciales de congelamiento-descongelamiento de los primeros centímetros del suelo generan una gran inestabilidad del suelo, produciéndose aflojamiento del suelo superficial, levantamiento de gravas y materiales orgánicos y aumento de la macroporosidad (Malagón 1982). El congelamiento-descongelamiento favorece la meteorización física y el flujo del suelo a lo largo de la pendiente (gelifluxión). Un fenómeno periglacial es el escogimiento del material en función del tamaño de las partículas (Pérez 1986), apareciendo rasgos como suelos estriados, bandas, polígonos y microescalones de ladera (Schubert 1979). Esta inestabilidad del sustrato constituye una limitación para el establecimiento de las plántulas en el piso altoandino (Pérez 1987). En estos suelos más altos, el contenido de carbono orgánico es menor, alrededor de un 4 %.

La heterogeneidad espacial

La variabilidad en el ambiente debida a los gradientes altitudinales y de precipitación, a las diferentes condiciones topográficas y geomorfológicas (diferentes posiciones de ladera, fondo de valle, terrazas, morrenas), a los cambios en la profundidad y características del suelo, a la variación en la exposición, entre otros, imprime a los ambientes de páramo una gran heterogeneidad espacial en distancias cortas, frente a otros ambientes más homogéneos como deben ser las sabanas o las selvas de baja altitud. Por ejemplo, la heterogeneidad a nivel edáfico para un valle glacial fue puesta en evidencia por Llambí & Sarmiento (1998) y Abadín *et al.* (2002). Esto hace que se establezcan gradientes espaciales de variación, que se reflejan en la estructura de las comunidades vegetales (Fariñas & Monasterio, 1980) y en los procesos ecosistémicos. La heterogeneidad espacial del páramo debe ser considerada al estudiar cualquier fenómeno ecológico (Sarmiento & Llambí 2004), ya que valores promedios de los procesos tendrían poco significado, como lo evidencian Sarmiento *et al.* (2012) al estudiar la fijación biológica de nitrógeno.

La insularidad geográfica y sus variaciones temporales

Otra característica de los páramos que tiene gran influencia sobre la biogeografía de sus especies vegetales y animales, es la distribución insular de los mismos, que determina fenómenos de aislamiento genético entre las poblaciones y favorece los procesos de especiación. Sin embargo, este efecto de aislamiento se ha visto contrarrestado por el movimiento vertical del ecosistema páramo a través de su historia cuaternaria (Salgado-Labouriau 1991), donde la recurrencia de períodos glaciales e interglaciales ha determinado la disminución y aumento altitudinal del límite inferior del páramo, fusionándose algunas islas en los períodos más fríos, en los cuales se facilitó el movimiento e intercambio genético entre las poblaciones, y aumentando la insularidad en los períodos interglaciales, cuando se hace más grande el aislamiento. En parte, el gran número de endemismos que caracteriza a este ecosistema se

debe a estos fenómenos. Para los páramos de Venezuela, el fenómeno de la insularidad se observa claramente en la Figura 2, donde se aprecian islas de diferente tamaño y grado de aislamiento.

Estrategias adaptativas de las plantas frente a los principales factores de estrés

Como discutimos arriba, las plantas de los altos Andes tropicales confrontan un ambiente único y requieren de características morfológicas y fisiológicas muy particulares que les permitan sobrevivir. Así, partimos de la base de que las distintas formas de vida de la alta montaña tropical han sido naturalmente seleccionadas como estrategias exitosas en la conquista de estos ambientes.

Los inicios de los estudios de ecofisiología de plantas de páramo pueden trasladarse a la década de los 70, cuando diferentes autores estudiaron las muy particulares características de las rosetas gigantes. En *Espeletia schultzii*, Smith (1974, 1979), mostró cómo los movimientos nictinásticos de las hojas de la roseta producen un aislamiento del tejido meristemático mediante una «yema nocturna» y la capa de hojas marcescentes aíslan de las condiciones externas a la gran médula reservoria de agua del tallo. Estos resultados fueron luego corroborados en *Coespeletia timotensis* y *C. spicata* (Goldstein & Meinzer 1983; Goldstein *et al.* 1984; Rada *et al.* 1985a). Baruch (1979), en un estudio de relaciones hídricas e intercambio de gases en *E. schultzii* en un gradiente altitudinal, describe bajas tasas fotosintéticas en tres poblaciones distintas, tanto en época seca como húmeda. Por otra parte, Baruch y Smith (1979), en un estudio comparativo de dos rosetas gigantes, *E. schultzii* (hojas pubescentes) y *Ruilopezia atropurpurea* (hojas glabras), muestran que la primera mantiene tasas fotosintéticas constantes durante todo el año, mientras que *R. atropurpurea* muestra tasas fotosintéticas altas durante la época húmeda y muy bajas en la seca.

Los estudios mencionados dan inicio a diferentes ejes de investigación en los que se plantean innumerables interrogantes en relación a las respuestas funcionales de plantas en estos ambientes particulares. A partir de los años 80, se inician estudios en una gran variedad de especies de distintas formas de vida a lo largo de gradientes térmicos (altitudinales) e hídricos (estacionales) en diferentes localidades de las sierras de La Culata y Nevada (2.600–4.300 m) (Anexo 1, Figura 2). El objetivo central de investigación apuntó al estudio de la diversidad funcional en términos de: a) mecanismos de resistencia a las temperaturas congelantes y b) relaciones hídricas e intercambio de gases en plantas de distintas formas de vida a lo largo de gradientes térmicos e hídricos.

Resistencia a las temperaturas congelantes

En las zonas templadas, se había estudiado ampliamente la resistencia a temperaturas congelantes a través de mecanismos de evasión y tolerancia al congelamiento, a diferencia de la alta montaña tropical, donde los estudios se inician a principios de la década de los 80. Larcher (1975), de forma aislada, describe una notable capacidad de sobreenfriamiento en hojas de *Espeletia semiglobulata*, *Polylepis sericea* y *Eryngium humboldtii* y observa que el daño se producía debido

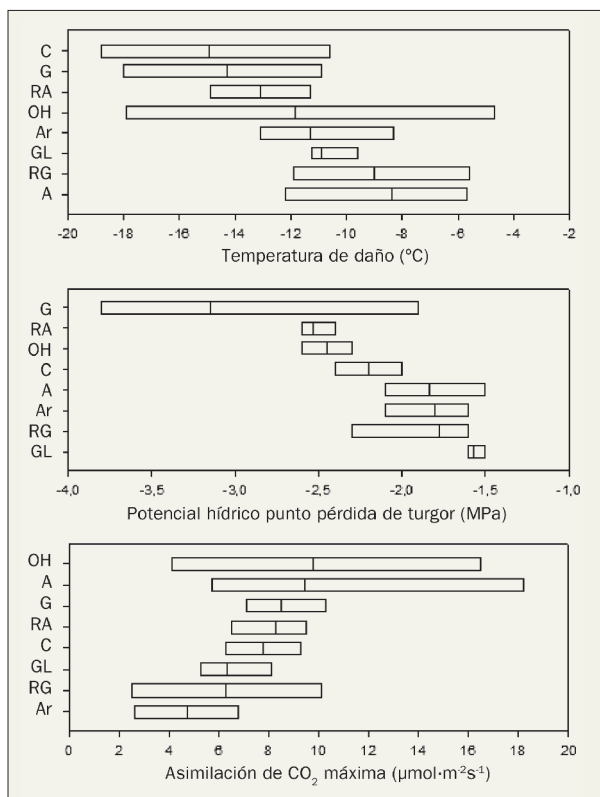


Figura 4. Promedios, máximos y mínimos de temperatura de daño, potenciales hídricos en el punto de pérdida de turgor y máximas tasas de asimilación de CO₂ como características de la resistencia a temperaturas congelantes, relaciones hídricas e intercambio de gases en las diferentes formas de vida estudiadas en los páramos venezolanos. C – cojines, G – gramíneas, RA – rosetas acaules, OH – otras hierbas, Ar – arbustos, GL – gramíneas leñosas, RG – rosetas gigantes y A – árboles. Datos para cada una de las formas de vida provienen de las especies indicadas en el Anexo 1.

itudinal (1.600–3.500 m, todas evasoras del congelamiento) (Dulhoste 2010) y de diferentes gramíneas (2.500–4.000 m, todas tolerantes) (Márquez *et al.* 2006). En resumen (Figura 4), podemos describir un gradiente en función de las formas de vida, desde las más resistentes a las temperaturas congelantes (cojines y gramíneas herbáceas), hasta las menos resistentes (rosetas gigantes y árboles). Estos resultados apoyan la conclusión de autores como Sakai y Larcher (1987), quienes sugieren que la tolerancia al congelamiento aparece en plantas expuestas a condiciones térmicas más extremas en comparación con las plantas que evaden el congelamiento.

Relaciones hídricas e intercambio de gases en plantas de distintas formas de vida a lo largo de gradientes térmicos e hídricos

Las rosetas gigantes, una vez más, son el punto de partida en los estudios de relaciones hídricas e intercambio de gases en los páramos venezolanos. Los primeros trabajos describen la importancia de la médula parenquimática del tallo en períodos de alta demanda evaporativa o sequía estacional (Goldstein *et al.* 1984) y un

al congelamiento. Posteriormente, Goldstein *et al.* (1985b) y Rada *et al.* (1985ab, 1987) describen ampliamente las temperaturas de congelamiento y daño en hojas y tallos de varias especies de rosetas gigantes y *P. sericea*, árbol que alcanza altitudes muy por encima del límite de crecimiento de bosques continuos. Estas especies muestran exclusivamente mecanismos de evasión del congelamiento a través de moderadas capacidades de sobreenfriamiento, así como un aumento en la resistencia con incrementos en altitud y con estados hídricos desfavorables de las plantas. Azócar *et al.* (1988), por primera vez en los altos Andes tropicales, muestran un caso de tolerancia al congelamiento en hojas de *Draba chionophila*. Squeo *et al.* (1991) describen tanto mecanismos de evasión como de tolerancia en especies de diferentes formas de vida de los Altos Andes venezolanos. A estos estudios se le suma un gran número de resultados de otras formas de vida (ver Anexo 1), donde resaltan los de distintas especies arbóreas a lo largo de un amplio gradiente altitudinal

aumento en la capacidad de almacenamiento de agua de dicha médula con incrementos de altitud, haciéndose indispensable en el páramo desértico (Goldstein *et al.* 1984, Meinzer *et al.* 1985). Diferentes especies de rosetas gigantes han mostrado un control estomático severo a potenciales hídricos foliares relativamente altos (Goldstein *et al.* 1989; Rada *et al.* 1998; Rada *et al.* 2012), como se evidencia de los altos potenciales hídricos en el punto de pérdida de turgor (Figura 4). En cuanto a otras formas de vida, diferentes estudios han mostrado una mayor tolerancia al déficit hídrico en hierbas en comparación a leñosas (Azócar & Rada 2006), siendo las gramíneas las que muestran los potenciales hídricos foliares de pérdida de turgor más negativos (Figura 4).

En cuanto al intercambio de gases, todos los estudios realizados muestran como estrategia general, en mayor o menor grado, el control estomático bajo condiciones hídricas limitantes (estacionales o altas demandas evaporativas del aire) (Goldstein *et al.* 1989; Rada 1983; Rada *et al.* 1996, 1998, 2012; Cavieres *et al.* 2000), resultando en reducciones de las tasas transpiratorias y mantenimiento de los potenciales hídricos más positivos. Ejemplo extremo es el de *Espeletia schultzei*, que muestra cierre estomático severo a potenciales hídricos altos (-1,2 MPa) (Rada *et al.* 1998). Finalmente, la maquinaria fotosintética de las plantas del páramo ha evolucionado para mantener balances de carbono positivos bajo condiciones de altas radiaciones incidentes, bajas temperaturas ambientales y limitaciones hídricas. Consistentemente, desde los trabajos de Baruch (1979), se ha encontrado que la asimilación de CO₂ es continua durante todo el año y es comparable a la de las plantas de menores altitudes (Azócar & Rada 2006), a pesar de que en muchas de las formas de vida se ve disminuida bajo condiciones de estrés hídrico estacional (ej. Rada 1993; Rada *et al.* 1996). Por otra parte, es interesante notar las altas tasas fotosintéticas de árboles que avanzan desde el límite de crecimiento de bosques continuos hacia el páramo (Dulhoste 2010). Estos árboles muestran tasas similares a las de otras hierbas y gramíneas de páramo (Figura 4).

En conclusión, todas las formas de vida estudiadas, a excepción de las rosetas gigantes, muestran una amplia variedad de respuestas o características funcionales que permiten inferir una alta resiliencia y resistencia de los ensamblajes comunitarios del páramo bajo condiciones ambientales cambiantes, incluyendo el cambio climático global (Azócar *et al.* 2000). Las rosetas gigantes, en términos de las respuestas funcionales estudiadas, han mostrado una menor amplitud y, como forma de vida, una menor resistencia en relación a las características funcionales estudiadas. Contamos con una muy buena aproximación al entendimiento de cómo estas plantas de distintas formas de vida responden a las condiciones particulares del páramo. Sin embargo, una justa comprensión de la supervivencia y distribución de plantas en el páramo pasa por el abordaje de sus respuestas funcionales en la etapa filtro de establecimiento, dadas las condiciones termohídricas más extremas a nivel del suelo en ambientes de alta montaña. Los estudios sobre plantas de páramo en etapas de establecimiento son escasos: García & Rada (2003), Puentes (2010) y Rada *et al.* (2011) en rosetas gigantes y leñosas, respectivamente, (resistencia a temperaturas congelantes nocturnas); aspectos de relaciones hídricas sólo han sido estudiados en rosetas gigantes (Estrada *et al.* 1991; Goldstein *et al.* 1985a; Rada *et al.* 2012), mientras que de intercambio de gases sólo existe un trabajo reciente en *Coespeletia moritziana* (Rada *et al.* 2012).

Estructura y dinámica de poblaciones de frailejones y árboles

La investigación en ecología de poblaciones de plantas en los páramos venezolanos pudiera ser dividida en dos períodos. El primero, entre los años 1975 y 2000, podría considerarse la «época de oro» de los estudios poblacionales (Figura 1), una fase dominada por el análisis de la estructura y procesos determinantes de la dinámica de poblaciones de diferentes especies de frailejones. El segundo período, a partir del 2000, se ha caracterizado por un cambio de énfasis hacia el estudio de los procesos vinculados al establecimiento de árboles en la alta montaña tropical.

El núcleo del trabajo durante el primer período lo constituyó el programa de investigación y monitoreo de la estructura y dinámica de poblaciones de *Coespeletia timotensis* y *C. spicata* en el páramo desértico (Monasterio & Estrada 1979). En este programa se monitorizaron durante 5 a 10 años más de 1.400 individuos de cada especie, y se analizó para diferentes clases de tamaño la densidad, crecimiento, producción de flores y semillas, mortalidad y sus causas, entre otros procesos (Goldstein *et al.* 1985a; Monasterio 1979, 1986a, 1986b; Monasterio & Lamotte 1989; Estrada & Monasterio 1988, 1991). Estos estudios permitieron documentar varios aspectos resaltantes de la ecología poblacional de estas rosetas gigantes, incluyendo: a) su notoria longevidad (hasta 160 años para *C. timotensis*) y alta inversión reproductiva hasta edades avanzadas; y b) el papel clave del estrés hídrico para los juveniles y de la inestabilidad del sustrato para juveniles y adultos senescentes como principales procesos reguladores de la mortalidad.

Por otro lado, Smith (1980, 1981, 1984) monitorizó la estructura poblacional y los procesos de mortalidad, crecimiento, reproducción e interacciones intra-específicas (competencia, nodricismo) en cinco especies de frailejones en diferentes localidades entre los 3.000 y los 4.200 m durante más de un año. Se estudiaron detalladamente cambios en la dinámica poblacional en *Espeletia schultzei* a lo largo de un gradiente altitudinal y de un gradiente topográfico a una misma altitud. Entre los resultados más relevantes de estas investigaciones están: a) la demostración de un aumento en la talla máxima y longevidad de las rosetas gigantes con la altitud (la «paradoja de la altura de las plantas en la alta montaña tropical»); b) la importancia de procesos competitivos denso-dependientes en la regulación de la dinámica poblacional; y c) el efecto de cambios en la severidad de las condiciones ambientales en modificar el balance neto entre interacciones locales de nodricismo y competencia en *E. schultzei*.

Paralelamente, otros estudios durante los años 80 contribuyeron a profundizar procesos claves en la ecología reproductiva de los frailejones. Guariguata & Azócar (1988) y Azócar (datos no publicados) analizaron la dinámica del banco de semillas en *C. timotensis* y *C. spicata*, demostrando la existencia de un banco de semillas persistente para ambas especies y analizaron el efecto modulador de la temperatura y la radiación sobre la germinación de las semillas. Por otro lado, una serie de estudios sobre los mecanismos de polinización en 13 especies de frailejones a lo largo de su rango altitudinal de distribución, desde el subpáramo al páramo altoandino, demostraron una marcada auto-incompatibilidad en estas plantas y una preponderancia de insectos (especialmente abejas grandes) como polinizadores de las especies del bosque paramero y páramo andino y del viento en las especies del páramo desértico. Los colibrís sólo visitaron las flores de *E. schultzei* y *Ruilopezia floccosa* (Berry & Calvo 1986, 1989; ver también Sobrevila 1988,1989). Así mismo, varios estudios

han demostrado la existencia de procesos de hibridización entre varias especies de frailejones, sugiriendo que la ausencia de mecanismos de aislamiento posreproductivo ha jugado un papel importante en la diversificación y radiación adaptativa del complejo *Espeletia* (Smith 1981; Berry & Calvo 1986; Berry *et al.* 1988; Moreno-Álvarez *et al.* 1990ab).

Como punto culminante de las investigaciones realizadas en este primer período, Silva *et al.* (2000) desarrollaron un modelo basado en matrices poblacionales de proyección para analizar los procesos clave que controlan la dinámica de poblaciones de *C. spicata* y *C. timotensis*, integrando los resultados de los estudios previos. El uso de la modelización permitió demostrar un comportamiento demográfico relativamente similar en ambas especies, encontrando que la tasa de crecimiento poblacional muestra alta sensibilidad a los procesos que afectan las fases de reclutamiento y establecimiento mientras que la existencia de un banco de semillas persistente y de una elevada longevidad pudieran jugar un papel clave para enfrentar la ocurrencia de períodos desfavorables impredecibles (ej. sequías prolongadas).

Durante el período posterior al 2000, los estudios poblacionales han estado principalmente relacionados al estudio de la demografía y ecología de la regeneración de árboles en los páramos. Por un lado, Rada *et al.* (2011) analizaron la estructura de tamaños y relaciones espaciales de plántulas y rebrotes con los adultos de *Polylepis sericea* en un bosque altoandino, relacionando los patrones de distribución de los juveniles a las condiciones microambientales imperantes bajo las copas (ej. amortiguación de la variabilidad térmica, disminución de la radiación incidente). Por otro lado, estudios recientes han analizado los cambios en la estructura poblacional y algunos procesos moduladores del establecimiento de especies leñosas en zonas naturales e intervenidas a lo largo de la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo (Puentes 2010; González *et al.* 2011; Jiménez *et al.* 2011; Llambí *et al.* en prensa). Los resultados de estos estudios indican que muchas de las especies arbóreas dominantes enfrentan barreras importantes para el establecimiento en áreas intervenidas o en los páramos más allá del límite altitudinal de los bosques, que pudieran estar asociadas a los altos niveles de radiación característicos de la alta montaña tropical (ver también Dulhoste 2010). En la Tabla 1 presentamos un resumen de los aspectos de la biología reproductiva y ecología de poblaciones que han sido estudiados en diferentes especies de frailejones y leñosas en el páramo venezolano.

Ecología de comunidades: diversidad, gradientes ambientales e interacciones planta-planta

El desarrollo de la ecología de comunidades en el páramo venezolano puede ser analizado en términos de cuatro temas principales: a) los estudios descriptivos de las formaciones y asociaciones vegetales y sus características ecológicas; b) los estudios de los patrones de respuesta de las especies, formas de vida o comunidades a lo largo de gradientes ambientales; c) el estudio de las interacciones planta-planta y su papel en la estructuración de las comunidades parameras; y d) el estudio de la respuesta de las comunidades frente a disturbios.

El punto de partida para el reconocimiento de la impactante diversidad de comunidades vegetales de los páramos venezolanos lo constituye el trabajo de Mo-

Tabla 1
Aspectos de la estructura y dinámica de poblaciones y biología reproductiva que han sido estudiados en diferentes especies de plantas superiores en el páramo venezolano.

Especie	Estructura poblacional	Polinización Reproducción	Banco de semillas Germinación	Regeneración y establecimiento	Mortalidad Supervivencia	Hibridación entre especies	Crecimiento	Competencia Facilitación intraespecífica	Modelización
<i>Berberis discolor</i>	X			X					
<i>Carramboa badilloi</i>						X			
<i>Chaetolepis lindeniana</i>	X								
<i>Coespeletia lutescens</i>	X	X			X		X		
<i>Coespeletia moritziana</i>		X				X			
<i>Coespeletia spicata</i>	X	X	X	X	X	X	X		X
<i>Coespeletia timotensis</i>	X	X	X	X	X	X	X		X
<i>Espeletia batata</i>		X				X			
<i>Espeletia schultzii</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Espeletia semiglobulata</i>						X			
<i>Espeletiopsis angustifolia</i>						X			
<i>Libanothamnus neriifolia</i>		X				X			
<i>Libanothamnus occultus</i> subsp. <i>humbertii</i>	X	X			X		X		
<i>Polylepis sericea</i>	X			X			X		
<i>Ruilopezia atropurpurea</i>	X	X			X		X		
<i>Ruilopezia floccosa</i>	X	X			X	X	X		
<i>Ruilopezia marcescens</i>						X			
<i>Vallea stipularis</i>	X								

nasterio (1980b), quien llamó la atención sobre la notable convergencia fisonómica, pero marcadas diferencias en cuanto a composición florística, entre las formaciones presentes en los Andes tropicales y las que se encuentran en otras regiones del planeta (ej. África, ver también Vareschi 1992). Inspirada en enfoques fitogeográficos clásicos (ej. Schimper 1898), Monasterio utilizó un sistema jerárquico, dividiendo la región natural del páramo venezolano en dos pisos ecológicos (andino y altoandino), a lo largo de los cuales se distribuyen siete formaciones vegetales definidas en términos de su estratificación vertical y cobertura, arquitectura, morfoecología y ritmos de crecimiento-reproducción. A su vez, cada formación vegetal se dividió en asociaciones definidas en términos de la composición florística particular en una localidad dada.

Vareschi (1992) realizó también una descripción de la riqueza de especies y estructura de algunas de las principales asociaciones vegetales presentes en el páramo venezolano, partiendo del enfoque fitosociológico de Braun-Blanquet (un enfoque poco utilizado en investigaciones posteriores en el páramo venezolano, pero ver Cuello & Cleef 2009ab). Un aporte interesante de esta investigación fue la aplicación en el páramo de la metodología propuesta por el propio Vareschi para el análisis de la diversidad funcional de cada comunidad a partir de la variabilidad entre especies en la morfología foliar.

A una escala espacial más local, Fariñas (1977) y Fariñas & Monasterio (1980) realizaron trabajos pioneros en el análisis cuantitativo (utilizando técnicas multivariadas de clasificación y ordenamiento) de la composición florística y estructura de la vegetación de comunidades que se desarrollan a lo largo del gradiente topográfico-geomorfológico entre las morrenas y fondos de valle en un valle fluvio-glacial en el páramo de Mucubají. Así, relacionaron los patrones de cambio en la abundancia de las especies con cambios en las propiedades físico-químicas de los suelos y en las condiciones microclimáticas entre las zonas de morrenas y los fondos de valles. Posteriormente, Fariñas & Monasterio (1998) y Fariñas *et al.* (2008) utilizaron la metodología de los perfiles ecológicos para analizar las relaciones ambientales y sociológicas de especies dominantes del páramo de Mucubají (*E. schultzei*, *Hypericum laricifolium*, *H. juniperinum*). Así mismo, Pérez (1995) estudió la relación entre los cambios en las características físico-químicas del suelo y la distribución de dos especies de frailejón (*E. schultzei* y *C. timotensis*) a lo largo de una toposecuencia en el páramo altoandino.

Por su parte, Baruch (1984) publicó el primer estudio de ecología de comunidades en un gradiente altitudinal (entre el páramo andino y el altoandino, 2.900-4.100 m), utilizando técnicas cuantitativas multivariadas para relacionar los cambios en la estructura de la vegetación con cambios en las condiciones edáficas y climáticas. Un aspecto resalante de este trabajo fue el de incluir un análisis explícito de los cambios en la diversidad alfa y beta a lo largo del gradiente: mientras que no se encontró un patrón claro de cambio en la diversidad alfa, la diversidad beta fue máxima cerca de los 3500 m, lo que el autor atribuyó a una discontinuidad vinculada con la extensión de la influencia directa del último máximo glacial y al límite aproximado de las heladas frecuentes. Una serie de estudios posteriores, realizados principalmente en el marco de los proyectos RICAS y LEAF, se plantearon analizar los cambios altitudinales en la diversidad y estructura de la vegetación como base para interpretar el efecto potencial del cambio climático sobre la dinámica de la vegetación (ver también Cuello & Cleef 2009ab).

Por último, un tema que ha comenzado a ser estudiado en mayor detalle en los últimos años es el del papel de las interacciones locales entre especies en la estructuración y dinámica de las comunidades del páramo. Mientras que Smith (1981) y Llambí *et al.* (2004) caracterizaron los cambios en las relaciones espaciales locales de *Espeletia schultzei* con otras especies a lo largo de gradientes espaciales y temporales (sucesión secundaria), estudios más recientes se han enfocado en vincular los patrones de asociación espacial con los procesos y mecanismos que subyacen las interacciones de competencia-facilitación entre especies en el límite bosque-páramo y el páramo desértico (Puentes 2010; Cáceres 2011; Llambí *et al.* en prensa).

Estructura y funcionamiento del ecosistema

La ecología de ecosistemas se ha desarrollado relativamente poco en los páramos. En su revisión para toda la zona alpina tropical, Smith & Young (1987) señalan que se carece completamente de información al respecto. Sin embargo, veinticinco años después es posible delinear algunos de los rasgos fundamentales para los páramos venezolanos.

Para los rosetales y rosetales-arbustales, que son las formaciones vegetales predominantes en el páramo venezolano, podemos mencionar como un rasgo estructural

resaltante la alta relación biomasa aérea biomasa subterránea (BA/BS), con valores en el rango de 4 a 5, lo que los diferencia de otros ecosistemas alpinos o árticos (Smith & Klinge 1985; Monasterio & Lamotte 1987; Barnola & Montilla 1997; Montilla *et al.* 2002). La escasa proporción de biomasa subterránea ha sido atribuida a la ausencia de una estacionalidad térmica, por lo que las estructuras subterráneas de almacenamiento presentarían poco valor adaptativo. También, la abundante disponibilidad de agua durante la mayor parte del año y la presencia casi universal de micorrizas entre las plantas del páramo, reducen la necesidad de un sistema radical conspicuo. En función de su relación BA/BS, el páramo está más cerca estructuralmente de los ecosistemas forestales que de los arbustivos o pastizales (Lamotte *et al.* 1989).

Sin embargo, la similitud con los sistemas forestales acaba aquí, ya que la fitomasa del páramo es mucho menor, en el rango entre 1.000 a 3.000 g·m⁻².

Otro rasgo peculiar del páramo es la gran acumulación de necromasa en pie, atribuible principalmente a las rosetas gigantes, con relaciones necromasa en pie a biomasa (N/B) excepcionalmente altas. Para un páramo desértico, dominado por *Coespeletia timotensis* (4.400 m), Monasterio & Lamotte (1987) reportan una relación N/B de 2,5. Esta necromasa en pie conforma una especie de suelo colgante, donde prolifera la fauna de descomponedores y donde se establece un reciclado interno de los nutrientes con un doble gradiente de descomposición: desde arriba hacia abajo del tronco y desde afuera hacia el centro (Garay 1981; Garay *et al.* 1983; Monasterio & Sarmiento 1991).

Una tercera característica estructural de los páramos es la importante acumulación de materia orgánica en el suelo (MOS), principalmente en el piso andino, debido al mayor tiempo de evolución y a la mayor productividad primaria (Malagón 1982; Llambí & Sarmiento 1998; Abadín *et al.* 2002). Podemos estimar la acumulación de MOS en un páramo andino (Gavidia, 3400 m), en unos 50 kg·m⁻², lo cual representa más de 10 veces la acumulación de fitomasa. Esta MOS es particularmente estable a la descomposición (Coutêaux *et al.* 2002), confiriéndole al ecosistema cierta resistencia al disturbio (Sarmiento & Llambí 2011). La alta acumulación de MOS tiene una influencia decisiva en el funcionamiento del ecosistema al determinar la capacidad de retención de agua y de nutrientes. Su acumulación indica que las condiciones ambientales imponen una restricción más fuerte al proceso de descomposición que al de producción primaria. En este sentido, el páramo converge con otros sistemas fríos como la tundra, pero se diferencia de la puna del altiplano peruano-boliviano, donde la baja disponibilidad hídrica restringe fuertemente la producción primaria impidiendo la acumulación de MOS.

La biomasa de microorganismos del suelo representa menos del 1 % de la MOS (Llambí & Sarmiento 1998; Sarmiento & Bottner 2002), en el extremo inferior del rango reportado para la mayoría de los suelos, lo que implica una baja actividad descomponedora y refuerza la idea de la estabilidad de la MOS.

Un rasgo estructural a resaltar, principalmente en el piso altoandino, es la discontinuidad en la distribución horizontal de los nutrientes, el carbono y la fauna del suelo (Garay *et al.* 1983; Lamotte *et al.* 1989; Pérez 1992), con un patrón espacial de tipo insular, altamente asociado a las plantas, principalmente a las rosetas gigantes y a los cojines.

Desde el punto de vista del funcionamiento, Lamotte *et al.* (1989) mencionan, para el altoandino, la baja productividad primaria y un consumo por herbívoros extrema-

damente bajo. Sin embargo, nuestras estimaciones de la producción primaria a menor altitud revelan cifras no tan bajas. Por otro lado, cuando el páramo es cultivado, lo cual ocurre hasta 3.800 m de altitud, se obtienen rendimientos notablemente altos de los cultivos (Smith *et al.* 2009). Esto nos indica que las condiciones climáticas no son particularmente restrictivas para la producción, con temperaturas medias relativamente favorables durante las horas del día. Pero en el ecosistema natural las limitaciones pueden venir de la baja disponibilidad de nutrientes debido al ciclado lento.

En el páramo, casi todas las especies forman asociaciones micorrícicas y se ha encontrado una relación inversa entre el grado de colonización y abundancia de pelos radicales (Montilla *et al.* 2002; Barnola & Montilla 1997). La implicación funcional sería que la absorción recae, al menos en parte, en estos microorganismos cuyos micelios presentan una gran capacidad de exploración del suelo.

Otras características funcionales del páramo son la baja tasa de nitrificación (Toro 2008), y por ende de desnitrificación, y probablemente también de volatilización, atribuibles al pH ácido y que permiten un ciclado de nitrógeno relativamente cerrado (Abadín *et al.* 2002). Por otro lado, llama la atención la presencia de muy pocas leguminosas (Sarmiento *et al.* 2003, 2012), las cuales solo aumentan su abundancia después de disturbios.

Desde el punto de vista hídrico, resaltan dos propiedades ligadas a la materia orgánica del suelo: las altas tasas de infiltración y la alta capacidad de almacenamiento de agua en el suelo, así como una baja erosión hídrica (Sarmiento 2000). Por otro lado, la evapotranspiración es alta, a pesar de las bajas temperaturas, debido a la intensidad de la radiación y a la temperatura alta durante las horas del mediodía, que generan una importante demanda evaporativa de la atmósfera.

Dinámica de la vegetación y su respuesta a disturbios

El estudio de la sucesión vegetal que sigue a un disturbio agrícola ha sido objeto de un considerable esfuerzo de investigación en las últimas dos décadas, el cual se concentró en el páramo de Gavidía, donde la existencia de un sistema agrícola con descansos largos lo convirtió en un «laboratorio ecológico» privilegiado. Una síntesis realizada por Sarmiento & Llambí (2011) pasa revista a los patrones sucesionales de la vegetación (Montilla *et al.* 1992; Sarmiento *et al.* 2003), los cambios en las estrategias de las especies (Llambí *et al.* 2003), los cambios a nivel del suelo (Llambí y Sarmiento 1998; Abadín *et al.* 2002; Abreu *et al.* 2009) y de la fauna de macroinvertebrados edáficos (Morales & Sarmiento 2002), por lo cual no entraremos aquí en mucho detalle. Baste resumir que, contrariamente a la creencia de que los ecosistemas alpinos son muy frágiles y con poca resiliencia, el páramo recupera buena parte de sus especies y su fisonomía en poco más de una década de sucesión. Se han podido definir patrones de respuesta sucesional claros en las comunidades vegetales, comenzando por la dominancia de hierbas pioneras de crecimiento rápido, con altas tasas fotosintéticas, que son en gran parte especies invasoras introducidas, seguidas por especies intermedias como la leguminosa *Lupinus meridanus*, que a través de la fijación biológica ayuda a restaurar la fertilidad del suelo. Finalmente, comienzan a dominar rosetas y arbustos característicos del páramo. Sin embargo, algunas especies del páramo no llegan a colonizar y las parcelas con algo más de una década en su-

cesión aparecen empobrecidas florísticamente. A nivel del suelo, se ha observado un aumento progresivo de raíces con colonización micorrícica y una disminución del pH, pero ha sido difícil detectar otras tendencias sucesionales debido, por un lado, a la heterogeneidad espacial, y por otro, al poco impacto de la puesta en cultivo sobre este compartimiento.

La sucesión vegetal post-agrícola también ha sido objeto de modelización matemática, dando origen al modelo FAPROM (*Fallow Production Model*, Martineau & Saugier 2007), un interesante esfuerzo para simular la sucesión a partir de las características ecofisiológicas de las especies más importantes. Recientemente, FAPROM fue adaptado por Sarmiento *et al.* (2012) para simular la divergencia sucesional causada por la aleatoriedad de la lluvia de semillas y por el efecto de las condiciones iniciales del suelo, reproduciendo la heterogeneidad espacial de la sucesión ecológica característica de estos ambientes de montaña.

Otro tipo de disturbio que ha sido estudiado es el efecto del pastoreo por ganado doméstico sobre la vegetación. Vareschi (1992) reporta la aparición, como respuesta al pastoreo, de una formación vegetal que denomina Espeletietum de pastoreo, donde aumentan en abundancia especies dispersadas por el ganado y resistentes al pastoreo como *Acaena elongata*. Los estudios de Molinillo y Monasterio (1997ab, 2002, 2006) analizan las prácticas de pastoreo y los movimientos temporales de los animales realizados por los habitantes del páramo y utilizan exclusiones en céspedes de fondo de valle y en rosetales-arbustales de ladera para analizar su efecto sobre la vegetación. Estos autores presentan información sobre el grado de palatabilidad y daño sufrido por las diferentes especies, el nivel de consumo y preferencia. Concluyen que el mayor impacto se produce en los céspedes, donde el pastoreo es más intensivo debido a la mayor oferta de forraje palatable y donde se producen cambios drásticos en la composición de la vegetación y su biomasa. Como en estos céspedes se almacena el agua utilizada para riego, las comunidades organizadas en la zona de Mucuchíes (Asociación de Coordinadores de Ambiente del Municipio Rangel, ACAR) se han propuesto el cercado de los humedales como medida de protección del agua. Un primer estudio de los cambios que generan estas cercas ha sido realizado por Valero (2010), quien observa cambios rápidos en la vegetación y una rápida disminución de la densidad aparente en las áreas protegidas del pastoreo que aumenta la capacidad de retención de agua.

A su vez, el efecto del pastoreo en la vegetación sucesional fue analizado por Sarmiento (2006) en parcelas con exclusión y otras con carga controlada, encontrando que el mismo afecta grandemente la biomasa total, la proporción de suelo desnudo y la composición, favoreciendo a especies tolerantes como la gramínea en cojín *Aciachne pulvinata* en detrimento de gramíneas altas como *Bromus carinatus*.

Recientemente, se ha investigado el efecto sobre el páramo de un disturbio de mayor intensidad, como fue el cultivo de trigo desde el período colonial hasta mediados del siglo XX en páramos de los valles secos interandinos. Estos estudios (Sarmiento & Smith 2011) han mostrado que en los casos en que se sobrepasa un umbral físico de degradación, no es posible la recuperación espontánea del ecosistema, y por lo tanto, las sucesiones se encuentran detenidas y dominadas por pajonales de *Jarava ichu* y arbustales de *Stevia lucida* en vez del rosetal arbustal de páramo. Esto se debe a la pérdida de la fracción fina del suelo por erosión y a la disminución de la materia orgánica, perdiéndose la regulación sobre el balance hídrico y la retención de nutrientes.

Todos estos estudios han permitido ir entendiendo cómo el páramo responde a disturbios de diferente naturaleza e intensidad y cuando es necesario implementar prácticas de restauración o dejar que proceda la sucesión natural. Al mismo tiempo, se han identificado las especies más susceptibles, que requerirían una atención especial en planes de restauración.

Uso de la tierra y conservación del páramo: la dimensión humana

La dimensión humana ha estado presente desde los inicios de la investigación ecológica en el páramo venezolano. Esta investigación ha estado principalmente orientada hacia el análisis de la historia y dinámica del uso de la tierra, el análisis de las bases ecológicas del funcionamiento de los sistemas agrícolas y ganaderos y la investigación etnoecológica - etnobotánica. En los últimos 10 años ha habido además un creciente interés por el uso de enfoques de investigación participativa vinculados directamente al diseño e implementación de proyectos y estrategias de gestión y conservación de la agrodiversidad y biodiversidad en los páramos.

Wagner (1973,1978,1979,1980) realizó una serie de estudios sobre la arqueología, etnohistoria y ecología cultural en los Andes venezolanos que sugieren que los páramos no fueron escenario de asentamientos humanos permanentes durante la época prehispánica, y que fueron usados principalmente como sitios de cacería y como escenario de prácticas religiosas. La ausencia de grandes herbívoros domésticos significó además que las transformaciones antrópicas significativas del ecosistema se iniciaran más bien durante la colonia, con la introducción desde Europa del ganado bovino, equino y ovino.

Por su parte, Monasterio (1980c) presentó una síntesis general de la dinámica de poblamiento humano y uso de la tierra en los altos Andes de Venezuela, partiendo del enfoque geoecológico de Troll (1968). Por un lado, adaptó el modelo de las formaciones vegetales potenciales de los Andes de Venezuela (Sarmiento *et al.* 1971) para analizar los límites ambientales de los agroecosistemas en los Andes venezolanos. Por otro lado, describió los principales procesos de cambio en las sociedades agrarias y los agroecosistemas asociados durante los períodos prehispánico, colonial y moderno. A su vez, una serie de estudios a escala regional han puesto la lupa en el período moderno, analizando las dinámicas de los sistemas agrícolas y estrategias de uso del suelo, así como los condicionantes o motores de cambio, llamando la atención sobre las consecuencias socio-ambientales de estos cambios en las cuencas altas de los ríos Motatán y Chama (Romero 2003; Velázquez 2004; Sarmiento & Smith 2011; Smith & Romero 2012).

Estudios utilizando un enfoque agroecosistémico han analizado las estrategias de manejo y las bases ecológicas del funcionamiento de los sistemas tradicionales trigueros del páramo de Apure (De Robert & Monasterio 1993, 1995) y el sistema papero con descansos largos del páramo de Gavidia (Sarmiento *et al.* 1993; Sarmiento & Monasterio 1993). En el caso de Gavidia, podemos de hecho hablar del desarrollo de un programa de investigación de largo plazo que integró estrategias empíricas, experimentales y de modelización para analizar los procesos ecosistémicos durante la fase del cultivo (ej. Sarmiento & Bowen 2002) y la dinámica de recuperación de la vegetación y la fertilidad del suelo durante la fase de descanso-sucesión. En este

contexto, Sarmiento *et al.* (2002) se plantearon varios escenarios en cuanto a la cobertura de áreas bajo cultivo (semitradicional *vs.* intensivo), en descanso-sucesión y áreas de páramo natural, para analizar los efectos en términos de la generación de ingresos para los productores y de la diversidad vegetal, concluyendo que los sistemas con descansos no son necesariamente la mejor opción, ni en términos económicos, ni de conservación de la biodiversidad. Los sistemas agrícolas modernos intensivos también han sido objeto de estudios agroecosistémicos detallados, especialmente enfocados en la optimización de la fertilización en términos de la eficiencia en el uso del nitrógeno y el crecimiento del cultivo de papa (ej. Abreu *et al.* 2007; Machado *et al.* 2010; Machado & Sarmiento 2012).

En cuanto a los sistemas ganaderos en el páramo venezolano, Molinillo y Monasterio llevaron adelante una serie de estudios sobre las estrategias de manejo y el impacto del pastoreo sobre la vegetación (ver sección 6). Esta investigación enfatizó la importancia de los humedales altoandinos como áreas clave desde el punto de vista de su oferta de forraje para el ganado y como reguladores de la disponibilidad de agua para la agricultura y la población de los valles altos andinos. Así mismo, estos autores plantearon la importancia de incorporar activamente a las comunidades parameras en la conservación de la diversidad, interpretando al agua como un eje transversal integrador (Molinillo & Monasterio 1997b). En este contexto, se desarrolló una propuesta para declarar los páramos de Mérida como Reserva de Biosfera, que ha sido recientemente retomada por la Academia de Mérida.

En materia de investigación etnoecológica y etnobotánica, López-Zent (1993, 2002) realizó un trabajo pionero muy detallado en la sierra de La Culata, explorando la cosmovisión de los campesinos parameros y su conocimiento y uso de la gran diversidad de plantas presentes en los páramos. Posteriormente, Aranguren *et al.* (1996) y Ulian *et al.* (2001) estudiaron el uso tradicional y comercialización del llamado «frailejón morado» (dos especies de rosetas acaules del género *Orithrophium*), evaluando, a partir de información sobre su ecología, distribución y presión de extracción, la vulnerabilidad de estas especies endémicas de los Andes y proponiendo estrategias para su aprovechamiento sustentable.

Algunos otros estudios han realizado también aportes a la etnofarmacología y uso tradicional de las plantas en los páramos de Mérida (ej. Hidalgo-Báez *et al.* 1999; Aranguren 2008). Vale la pena resaltar la investigación de León & Ussher (2005) sobre el uso de los musgos en los Andes de Venezuela, especialmente en relación con la decoración de pesebres en navidad, y que sirvió de base para el desarrollo de una de las campañas de educación ambiental más exitosas implementadas en el país.

Los últimos diez años han sido escenario de una creciente vinculación de la investigación ecológica en la promoción de iniciativas de gestión y conservación en el páramo. Por un lado, estudios detallados sobre el contexto socio-ambiental de la producción de la semilla de papa, incluyendo estrategias participativas de investigación sobre la situación de las papas nativas, han servido de base para el desarrollo de un programa integral de rescate, revalorización y producción de las llamadas papas negras en la cuenca alta del río Chama (Romero 2005; Romero & Monasterio 2005). Así mismo, Smith *et al.* (2009) implementaron un proyecto pionero en el páramo para el levantamiento de información agrícola detallada utilizando estrategias de mapeo participativo.

Por otro lado, el Proyecto Páramo Andino (PNUMA-GEF), un proyecto regional andino desarrollado entre el 2003 y el 2012, coordinado en Venezuela por el ICAE, se constituyó en una amplia plataforma para la promoción de estrategias de conservación con la participación de investigadores, organizaciones de base y gubernamentales, etc. En los sitios piloto del proyecto (Gavidia-Mixteque y Tuñame), se utilizaron estrategias participativas para el diseño de planes comunitarios de manejo del páramo (Llambí *et al.* 2005) y para la caracterización de la cobertura de la vegetación - uso de la tierra y la evaluación de la calidad de vida de la población (Smith *et al.* en prensa). Esta investigación sirvió de base para la zonificación participativa del territorio y la implementación de estrategias de restauración ecológica, manejo agropecuario alternativo, educación ambiental y capacitación, etc. (Proyecto Páramo Andino 2012). Este proyecto también sirvió de plataforma para comenzar a llenar algunos vacíos de información clave para la planificación de la conservación: a) en cuanto a la cuantificación de la diversidad y endemismos integrando diferentes escalas de análisis (diversidad alfa, beta, gamma), así como en términos del mapeo de las comunidades vegetales presentes a diferentes escalas (Llambí *et al.* en prensa; Josse *et al.* 2009; Pelayo & Soriano 2010); y b) en cuanto al papel del páramo como fuente y regulador de la disponibilidad de agua (Rodríguez *et al.* en prensa).

Pasado, presente y futuro: el páramo en escenarios de cambio climático

El páramo es un ecosistema «moderno», con sólo 3-4 millones de años de evolución asociada al último proceso de levantamiento de los Andes del Norte durante el Plioceno (van der Hammen 1974). Su dinámica ecológica y evolutiva ha estado además marcada por los cambios ambientales producto de los ciclos glaciales-interglaciales del Pleistoceno y las oscilaciones menos dramáticas en temperatura y precipitación durante el Holoceno, luego del último máximo glacial. Estos cambios ambientales han sido claves, entre otras cosas, como determinantes del impresionante proceso de evolución, radiación adaptativa y dispersión de los frailejones en los Andes del Norte (Monasterio & Sarmiento 1991).

El influyente geólogo y geomorfólogo venezolano Carlos Schubert fue pionero en la datación y caracterización detallada de la evidencia geomorfológica de la última glaciación en la cordillera de Mérida hace 23.000-20.000 años, incluyendo las espectaculares morrenas y sistemas de humedales en los alrededores del nudo de Apartaderos (Schubert 1974, 1979; ver también Vivas 1992). Durante este período, las temperaturas llegaron a ser 7-8 °C inferiores a las actuales y los glaciares descendieron hasta 1.200 m de altitud por debajo de su posición actual (Rull *et al.* 2010).

En cuanto a la investigación paleoecológica, los primeros estudios sistemáticos en los Andes venezolanos fueron liderados por Salgado-Labouriau, quien coordinó a partir de 1974 un proyecto palinológico en cinco localidades entre los 3250 y los 4080 m, examinando registros polínicos de núcleos de turberas y sedimentos y muestras estratigráficas de terrazas que cubren unos 13.000 años de historia antes del presente (ver revisiones en Salgado-Labouriau 1979, 1991). Estos estudios sugieren que durante el Cuaternario tardío el clima y la vegetación experimentaron cambios importantes: a) al menos cinco períodos con temperaturas significativamente

inferiores y dos períodos con temperaturas superiores a las actuales; b) alternancia más marcada y espacialmente más heterogénea en las precipitaciones; c) un proceso progresivo de colonización de la vegetación en los páramos más altos, previamente ocupados por los glaciares, y cambios importantes en la posición altitudinal del límite entre los bosques y los páramos, con desplazamientos por encima y por debajo de su posición actual.

A partir de estos trabajos fundacionales, numerosos investigadores han realizado estudios palinológicos, geomorfológicos, sedimentológicos, geoquímicos y de isótopos estables, lo que ha permitido ir construyendo una visión cada vez más completa de la paleoecología de los altos Andes de Venezuela (ver revisiones en Rull *et al.* 2005, 2010). Estas investigaciones han permitido expandir la resolución y el rango altitudinal y temporal de estudio de la dinámica glacial, vegetación y el paleoclima en la cordillera de Mérida.

En los últimos 250 años, luego de la revolución industrial, sabemos que las temperaturas han aumentado a escala global 0,6 °C y se espera que para el final del presente siglo la temperatura en el norte de Sur América sea unos 2–4 °C más alta. En la alta montaña tropical, esto representa una tasa de aumento cien veces mayor que la tasa natural luego del último máximo glacial (Rull *et al.* 2007). La tendencia de calentamiento ha estado asociada al rápido y sostenido retroceso de los glaciares en la Sierra Nevada de Mérida, documentado por Sievers (1888), Jahn (1931) y Schubert (1998) en los últimos 150 años (quizás no completamente atribuible al calentamiento antrópico posindustrial). En base a la evidencia palinológica disponible, es de esperar que el calentamiento global esté asociado a un ascenso en altitud de los diferentes ecosistemas montanos y a una pérdida de superficie de los páramos andinos y altoandinos. Sin embargo, los patrones de respuesta al cambio climático global y los procesos reguladores de estos cambios en los ecosistemas parameros de Venezuela apenas comienzan a ser explorados.

La mayoría de la investigación realizada en esta temática proviene del trabajo en dos redes de investigación cooperativa financiadas por el IAI (proyectos RICAS y LEAF). Entre los aspectos que han sido abordados están: a) los cambios en las condiciones ambientales (climática y edáficas) y en la estructura de la vegetación (patrones de abundancia de especies y formas de vida, cambios en la riqueza y diversidad) a lo largo de gradientes altitudinales entre el páramo altoandino y andino (Alvizu 2004; Márquez *et al.* 2004) y en la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo (Ramírez *et al.* 2009; Arzac *et al.* 2011; Rodríguez *et al.* 2011; Llambí *et al.* b en prensa; ver también Yáñez 1998); b) las estrategias adaptativas y respuesta ecofisiológica frente al estrés hídrico, térmico y lumínico de especies con diferentes patrones de distribución a lo largo de estos gradientes altitudinales (Alvizu 2004; Márquez *et al.* 2006; Dulhoste 2010; Puentes 2010; Cáceres & Rada 2011); c) los patrones y procesos de establecimiento de árboles en los páramos por encima del límite altitudinal del bosque paramero y en los bosques altoandinos de *Polylepis* (Puentes 2010; Rada *et al.* 2011; Llambi *et al.* en prensa); d) la simulación de los cambios potenciales en la distribución altitudinal de formas de vida (Arzac 2010) y ecosistemas (Suárez del Moral & Chacón-Moreno 2011) en escenarios de cambio climático; e) los efectos de la intervención antrópica (agricultura, pastoreo) sobre la distribución y estructura de la vegetación en la zona de transición entre el bosque y el páramo (Santaella 2007; González *et al.* 2011).

Un vacío importante en esta línea de investigación ha sido el seguimiento diacrónico de largo plazo de los cambios en el clima y la vegetación en los altos Andes venezolanos. Sin embargo, actualmente el ICAE coordina la instalación en 3 cumbres (4.600–4.200 m) en el páramo de Piedras Blancas de un sistema de parcelas permanentes de monitoreo de la temperatura y la estructura de la vegetación en el marco de una red de monitoreo regional de los efectos del cambio climático a lo largo de los Andes (Cuesta *et al.* 2012), vinculada a su vez a la iniciativa global GLORIA (Grabherr *et al.* 2000).

Vacíos de investigación y desafíos para el futuro

A lo largo de este trabajo, hemos intentado ofrecer una visión sintética del desarrollo de la investigación ecológica en el páramo venezolano. A partir de este análisis se evidencia la gran diversidad de enfoques y el impresionante esfuerzo realizado por un gran número de investigadores venezolanos y de otros países, que guiados por su pasión por este escenario único en el mundo, nos han permitido profundizar cada vez más nuestra comprensión de la compleja red de interacciones que constituyen la base de la estructura, funcionamiento y dinámica de los ecosistemas y sistemas socio-ambientales del páramo. Aun así, la revisión de las diferentes líneas de investigación abordadas, nos han permitido identificar los que consideramos podrían ser algunos de los vacíos y desafíos que debemos enfrentar en los próximos años: ¡buenas noticias para las generaciones presentes y futuras de paramólogos, todavía hay mucho por hacer!

Un aspecto que llama la atención, en virtud de la enorme diversidad y variabilidad espacio-temporal que caracteriza a los muchos ecosistemas presentes en el páramo venezolano, es la concentración de la mayoría de los estudios en unas pocas localidades (Figura 2) y la escasez de programas de seguimiento y monitorización de largo plazo. Esto significa que todavía tenemos una visión bastante fragmentada de los patrones espacio-temporales de variación en las condiciones ambientales (precipitación, suelos, etc.) y su relación con los patrones de distribución de especies, formas de vida y comunidades-ecosistemas a lo largo de la cordillera de Mérida, así como del estado de conservación y amenaza de los páramos a escala regional y nacional. En este sentido, algunas prioridades incluyen la consolidación de sistemas regionales de monitoreo del clima, el suelo y la hidrología, el análisis de los patrones biogeográficos de distribución de la biota, el mapeo a diferentes escalas espaciales y temporales de la diversidad y sus cambios (incluyendo la distribución de especies endémicas y amenazadas), el análisis de las dinámicas, causas y consecuencias del cambio en el uso de la tierra, entre otros.

En cuanto a las temáticas de investigación abordadas, todavía existen muchos vacíos en nuestro conocimiento de aspectos como la genética, historia de vida y ecología reproductiva de especies de diferentes formas de vida, especialmente en cuanto a la fenología y dinámica de dispersión, banco de semillas, germinación y establecimiento. Esta información es clave para la definición e interpretación de los grupos funcionales y estrategias adaptativas presentes en el páramo, la interpretación de la dinámica de la vegetación natural y perturbada y para el diseño de estrategias de restauración ecológica. Así mismo, existen todavía muchos vacíos en nuestro cono-

cimiento del papel de las interacciones entre especies (ej. polinización, competencia, facilitación) en el mantenimiento y dinámica de la diversidad paramera, así como en términos de la investigación sobre la relación entre estructura de los ecosistemas y los procesos vinculados al balance hídrico, energético y de nutrientes.

Finalmente, en cuanto a los enfoques y estrategias de investigación, no solo se requiere de un mayor énfasis en el uso de estrategias diacrónicas de seguimiento a largo plazo, sino también de un mayor uso de estrategias rigurosas experimentales y de modelización, así como de una mayor integración entre la descripción de patrones espacio-temporales de especies y comunidades y el estudio de los procesos y mecanismos (ecofisiológicos, poblacionales, ecosistémicos) que subyacen estos patrones. Otro aspecto fundamental, es el de continuar explorando activamente enfoques transdisciplinarios y participativos de investigación aplicada, que permitan la integración de múltiples visiones y actores, incluyendo a los propios pobladores del páramo y a los técnicos e instituciones vinculadas con su gestión y conservación (ej. INPARQUES, MINAMB, alcaldías, etc.).

Consideramos que profundizar la investigación en estos diferentes aspectos nos permitirá contar con una visión más integral del páramo y su dinámica, desarrollar nuestra capacidad de predicción de su respuesta en diversos escenarios de transformación, incluyendo el cambio climático global, y diseñar e implementar estrategias más efectivas para garantizar la conservación del patrimonio que representa su espectacular biodiversidad y de los servicios ecosistémicos que dependen de su permanencia en el tiempo.

Bibliografía

- Abadín J, González S, Sarmiento L, Villar M & T Carballas (2002) Successional dynamics of soil characteristics in a long fallow agricultural system of the high tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry* 34(11):1739-1748.
- Abreu Z, Sarmiento L & P Bottner (2007) Destino del nitrógeno aplicado por fertilización en un cultivo de papa en los Andes de Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 24(2):203-228.
- Abreu Z, Llambí LD & L Sarmiento (2009) Sensitivity of soil restoration indicators during páramo succession in the high tropical Andes: chronosequence and permanent plot approaches. *Restoration Ecology* 17(5):619-628.
- Alvizu P (2004) *Complejidad y respuesta funcional de la vegetación de páramo a lo largo de gradientes altitudinales*. Tesis de Doctorado. Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 115 pp.
- Aranguren A (2008) Plantas útiles empleadas por los campesinos de la región de Bailadores, Venezuela. *Boletín Antropológico* 23:139-165.
- Aranguren A, Márquez NJ, Prato R & Y Lesenfantes (1996) Use, collection, commercialization, and vulnerability of two species of the genus *Oritrophium* (*O. venezuelense* and *O. peruvianum* Compositae) in the Venezuelan Andes. *Acta Botanica Venezuelica* 19(1):16-38.
- Arzac A (2008) *Distribución espacial de formas de vida en un gradiente altotérmico en los Andes tropicales*. Tesis de Licenciatura. Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 102 pp.

- Arzac A, Chacón-Moreno E, Llambí LD & R Dulhoste (2011) Distribución de formas de vida de plantas en el límite superior del ecotono bosque-páramo en los Andes tropicales. *Ecotropicos* 24(1):26-46.
- Ataroff M & L Sarmiento (2003) Las unidades ecológicas del estado Mérida. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. CD-ROM.
- Azócar A & M Monasterio (1979) Variabilidad ambiental en el páramo de Mucubají. En: Salgado-Labouriau ML (Ed.) *El medio ambiente páramo*. Ediciones CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas. Pp. 149-159.
- Azócar A & M Monasterio (1980a) Caracterización ecológica del clima en el páramo de Mucubají. En: Monasterio M (Ed.) *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Pp. 207-223.
- Azócar A & M Monasterio (1980b) Estudio de la variabilidad meso y micro climática en el páramo de Mucubají. En: Monasterio M (Ed.) *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Pp. 225-262.
- Azócar A & F Rada (2006) *Ecofisiología de plantas del páramo*. Publicaciones ICAE. Mérida., Venezuela. 182 pp.
- Azócar A, Rada F & G Goldstein (1988) Freezing tolerance in *Draba chionophila*, a miniature caulescent rosette species. *Oecologia* 75:156-160.
- Azócar A, Rada F & C García-Núñez (2000) Aspectos ecofisiológicos para la conservación de ecosistemas tropicales contrastantes. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Botánica* 65:89-94.
- Barnola L & M Montilla M (1997) Vertical distribution of mycorrhizal colonization, root hairs, and belowground biomass in three contrasting sites from the Tropical high Mountains, Merida, Venezuela. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 29:206-212.
- Baruch Z (1979) Elevation differentiation in *Espeletia schultzii* (Compositae), a giant rosette plant of the Venezuelan páramos. *Ecology* 60(1):85-98.
- Baruch Z (1984) Ordination and classification of vegetation along an altitudinal gradient in the Venezuelan páramos. *Vegetatio* 55:115-126.
- Baruch Z & A Smith (1979) Morphological and physiological correlates of niche breadth in two species of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica* 19: 73-79.
- Berry P & R Calvo (1986) An overview of the reproductive biology of the Espeletiinae (Asteraceae) in the Venezuelan Andes. En: Rundel PW & R Meinzer (Eds.) *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. Springer-Verlag. Berlín. Pp. 229-250.
- Berry R & R Calvo (1989) Wind pollination, self-incompatibility and altitudinal shifts in pollination systems in the high Andean genus *Espeletia* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 76:1602-1614.
- Berry P, Beaujon S & R Calvo (1988) La hibridización en la evolución de los frailejones (*Espeletia*, Asteraceae). *Ecotropicos* 1(1):11-24.
- Cáceres Y (2011) *Relaciones espaciales y mecanismos de interacción entre un arbusto dominante (*Hypericum laricifolium*) y otras especies de plantas en el páramo Altoandino*. Tesis de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de los Andes. Mérida., Venezuela. 108 pp.
- Cárdenas AL (1962) El glaciario pleistoceno en las cabeceras del Chama. *Revista de Geografía* 3:173-194.
- Cavieres L, Rada F, Azócar A, García-Núñez C & HM Cabrera (2000) Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica* 21:203-211.

- Coutéaux MM, Sarmiento L, Bottner P, Acevedo D & J Thiery (2002) Decomposition of standard plant material along an altitudinal transect (65–3968 m) in the tropical Andes. *Soil Biology and Biochemistry* 34(1):69–78.
- Cuello NA & AM Cleef (2009a) The forest vegetation of the Ramal de Guaramacal in the Venezuelan Andes. *Phytocoenologia* 39:109–156.
- Cuello NA & AM Cleef (2009b) The páramo vegetation of the Ramal de Guaramacal, Trujillo State, Venezuela. 1. Zonal communities. *Phytocoenologia* 39:389–409.
- Cuesta F, Muriel P, Beck S, Meneses RI, Halloy S, Salgado S, Ortiz E & MT Becerra (Eds.) (2012) *Biodiversidad y cambio climático en los Andes tropicales - Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación*. Red Gloria-Andes. Lima-Quito. 180 pp.
- De Robert P (2001) *Apprivoiser la montagne. Portrait d'une société paysanne dans les Andes (Venezuela)*. IRD Ediciones. París. 418 pp.
- De Robert P & M Monasterio (1993) Prácticas agrícolas campesinas en el páramo de Apure, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. En: Rabey M (Ed). *El uso tradicional de los recursos naturales en montañas: tradición y transformación*. UNESCO-ORCYT. Montevideo, pp. 37–54.
- De Robert P & M Monasterio (1995) Cambios y continuidades en el sistema triguero de la cordillera de Mérida, Venezuela. En: Heinen HD, San José JJ & H Caballero Arias (Eds) *Naturaleza y ecología humana en el neotrópico*. *Scientia Guianae* 5:269–296.
- Dulhoste R (2010) *Estrés hídrico y térmico en especies leñosas de la zona de transición selva húmeda-páramo*. Tesis de Doctorado. Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Estrada C & M Monasterio (1988) Ecología poblacional de una roseta gigante, *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), del páramo desértico. *Ecotropicos* 1(1):25–39.
- Estrada C & M Monasterio (1991) Comportamiento reproductivo de una roseta gigante *Espeletia spicata* Sch. Bip. (Compositae), del páramo desértico. *Ecotropicos* 4(1):1–17.
- Estrada C, Goldstein G & M Monasterio M (1991) Leaf dynamics and water relations of *Espeletia spicata* and *E. timotensis*, two giant rosettes of the desert páramo in the tropical Andes. *Acta Oecologica* 12(5):603–616.
- Fariñas M (1977) Análisis de la vegetación de páramo: ordenamiento, clasificación y correlación con factores edáficos - climáticos. *Actas del IV Simposium Internacional de Ecología Tropical*. Panamá. Tomo I:346–378.
- Fariñas M & M Monasterio M (1980) La vegetación del páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. En: Monasterio M (Ed.) *Estudios Ecológicos en los páramos andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Pp. 264–307.
- Fariñas M & M Monasterio (1998) Ecología de *Espeletia schultzei* Wedd. (Asteraceae) en el valle fluvio-glacial del páramo de Mucubají, Mérida, Venezuela. *Actualidades Biológicas* 68:5–11.
- Fariñas M, Lázaro N & M Monasterio (2008) Ecología comparada de *Hypericum laricifolium* Juss. y de *H. juniperinum* Kunth en el valle fluvio-glacial del páramo de Mucubají. Mérida, Venezuela. *Ecotropicos* 21(2):71–85.
- Garay I (1981) Le peuplement de microarthropodes dans la latiere sur pied de *Espeletia lutescens* et *Espeletia timotensis*. *Revue d' Ecologie et Biologie du Sol* 18(2):209–219.
- Garay I, Sarmiento L & M Monasterio (1983) Le páramo désertique: éléments biogènes, peuplements des microarthropodes et stratégies de survie de la végétation. En: Leb-

- rum PH, André HM, de Modts A, Grégoire-W & G Wauthy (Eds.) *Comptes rendus du VIIIe Colloque International de Zoologie du Sol*. Louvain-La-Neuve. Belgique. Pp. 127-134.
- García-Varela S & F Rada (2003) Freezing avoidance mechanisms in juveniles of giant rosette plants of the genus *Espeletia*. *ActaOecologica* 24:165-167.
- Goldstein G & F Meinzer (1983) Influence of insulating dead leaves and low temperatures on water balance in an Andean giant rosette plant. *Plant, Cell & Environment* 6:649-656.
- Goldstein G, Meinzer F & M Monasterio (1984) The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell and Environment* 7:179-186.
- Goldstein G, Meinzer F & M Monasterio (1985a) Physiological and mechanical factors in relation to size-dependent mortality in an Andean giant rosette species. *Oecologia Plantarum* 6(20):263-275.
- Goldstein G, Rada F & A Azócar (1985b) Cold hardiness and supercooling along a altitudinal gradient in Andean giant rosette species. *Oecologia* 68:147-152.
- Goldstein, G, Rada F, Canales J & O Zabala (1989) Leaf gas exchange of two giant caulescent rosette species. *ActaOecologica* 10:359-370.
- Goldstein G, Rada F, Rundel P, Azócar A & A Orozco (1989) Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous tropical savanna trees. *Annales des Sciences Forestieres* 46 (supp):448-453.
- González W, Llambí LD, Smith JK & LE Gámez (2011) Dinámica sucesional del componente arbóreo en la zona de transición bosque-páramo en los Andes Tropicales. *Ecotropicos* 24(1):60-79.
- Grabherr G, Gottfried M & H Pauli (2000) GLORIA: A Global Observation Research Initiative in Alpine Environments. *Mountain Research and Development* 20(2):190-191.
- Guariguata M & A Azócar (1988) Seed population dynamics and germination in *Coespeletia timotensis* Cuat. (Compositae) an Andean giant rosette. *Biotropica* 20(1):54-59.
- Hidalgo-Báez D, Ricardi M, Gaviria J & J Estrada (1999) Aportes a la etnofarmacología de los páramos venezolanos. *Ciencia* 7:23-32.
- Jahn A (1925) Observaciones glaciológicas en los Andes venezolanos. *Cultura Venezolana* 64:265-280.
- Jahn A (1931a) El deshielo de la Sierra Nevada de Mérida y sus causas. *Cultura Venezolana* 110:5-15.
- Jahn A (1931b) Los páramos venezolanos: Sus aspectos físicos y su vegetación. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 1:93-132.
- Jiménez D, Llambí LD & L Sarmiento (2011) Local regeneration niche of a woody species of shrub-land in secondary succession areas of the high tropical Andes. SER World Conference on Ecological Restoration. Yucatán.
- Josse C, Cuesta F, Navarro G, Barrena V, Cabrera E, Chacón-Moreno E, Ferreira W, Peralvo M, Saito J & A Tova (2009) *Ecosistemas de los Andes del Norte y Centro*. SGCAN-Proyecto Páramo Andino-ECOBONA. Lima.
- Lamotte M, Garay I & M Monasterio (1989) Les grands traits du fonctionnement d'un écosystème tropical d'altitude. *Atti del Terzo Congresso Nazionale di Ecologia, Siena*. S. I.T.E./ATTI 7.
- Larcher W (1975) Pflanzenökologische Beobachtungen in der Páramostufe der venezolanischen Anden. *Anzeiger der math-naturw. Klasse der Österreichischen Akademie der Wissenschaften* 11:194-213.

- León VY & MS Ussher (2005) Educational Campaign directed towards the preservation of Venezuelan Andean Bryophytes. *Hattori Botanical Laboratory Journal*. N. 97.
- Llambí LD & L Sarmiento (1998) Biomasa microbiana y otros parámetros edáficos en una sucesión secundaria de los páramos venezolanos. *Ecotropicos* 11:1-14.
- Llambí LD, Fontaine M, Rada F, Saugier B & L Sarmiento (2003) Ecophysiology of dominant plant species during secondary succession in a high Andean páramo ecosystem. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 35:447-453.
- Llambí LD, Law R & A Hodge (2004) Temporal changes in local spatial structure of late-successional species: establishment of an Andean caulescent rosette plant. *Journal of Ecology* 92:122-131.
- Llambí LD, Smith JK, Pereira N, Pereira AC, Valero F, Monasterio M & MV Dávila (2005) Participatory planning for biodiversity conservation in the high Tropical Andes: are farmers interested? *Mountain Research and Development* 25(3):200-205.
- Llambí LD, Fariñas M, Smith JK, Castañeda SM & B Briceño (en prensa) Diversidad de la vegetación en dos páramos de Venezuela: un enfoque multiescalar con fines de conservación. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bievre B & G Maldonado (Eds.) *Contribución al conocimiento y la conservación de los páramos andinos*. Proyecto Páramo Andino. Quito.
- Llambí LD, Ramírez L & T Schwarzkopf (en prensa) Patrones de distribución de plantas leñosas en el ecotono bosque-páramo de la Sierra Nevada de Mérida: ¿Qué nos sugieren sobre la dinámica del límite del bosque? En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bievre B & G Maldonado. *Estado del conocimiento y la conservación en los páramos andinos*. Quito: Proyecto Páramo Andino.
- Llambí LD, Puentes J & C García-Núñez (en prensa) Spatial relations and population structure of a dominant tree along a treeline ecotone in the Tropical Andes: interactions at gradient and plant-neighbourhood scales. *Plant Ecology and Diversity*.
- López-Zent E (1993) Plants and people of the Venezuelan páramos. *Antropológica* 79:17-42.
- López-Zent E (2002) La cultura del frailejón y la papa: desandando los páramos venezolanos. *Antropológica* 97-98:3-27.
- Machado D & L Sarmiento (2012) Respuesta del cultivo de papa a la combinación de diferentes fuentes de fertilización nitrogenada: evaluando la hipótesis de la sincronización. *Bioagro* 24:83-92.
- Machado D, Sarmiento L & S González-Prieto S (2010) The use of organic substrates with contrasting C/N ratio in the regulation of nitrogen use efficiency and losses in a potato agroecosystem. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 88:411-427.
- Malagón D (1982) Evolución de suelos en el páramo andino (NE del Edo. Mérida-Venezuela). Ediciones del CIDIAT. Mérida, Venezuela. 222 pp.
- Márquez EJ, Fariñas M, Briceño B & F Rada (2004) Distribution of grasses along an altitudinal gradient in a Venezuelan páramo. *Revista Chilena de Historia Natural* 77:649-660.
- Márquez EJ, Rada F & M Fariñas (2006) Freezing tolerance in grasses along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes. *Oecologia* doi 10.1007/s0042-006-0556-3.
- Martineau Y & B Saugier (2007) A process-based model of old field succession linking ecosystem and community ecology. *Ecological Modelling* 204:399:419.
- Meinzer FC, Goldstein G & PW Rundel (1985) Morphological changes along an altitude gradient and their consequences for an Andean giant rosette plant. *Oecologia* 65:278-283.

- Molinillo M & M Monasterio (1997a) Pastoralism in Páramo environments; Practices, forage and Impact on vegetation in the Cordillera of Mérida, Venezuela. *Mountain Research and Development* 17(3):197-211.
- Molinillo M & M Monasterio (1997b). Pastoreo y conservación en áreas protegidas de páramo de la cordillera de Mérida, Venezuela. En: Liberman M & C Baied (Eds.) *Desarrollo sostenible de ecosistemas de montaña: manejo de áreas frágiles en los Andes*. Universidad de Naciones Unidas, Pl-480. Pp. 171-179.
- Molinillo M & M Monasterio (2002) Patrones de vegetación y pastoreo en ambientes de páramo. *Ecotropicos* 15(1):19-34.
- Molinillo M & M Monasterio (2006) Vegetation and grazing patterns in Andean environments: a comparison of pastoral systems in Punas and Páramos. En: Spehn E, Liberman M & C Körner (Eds.) *Land Use Changes and Mountain Biodiversity*. CRC Press LLC. Boca Raton. Pp. 137-151.
- Monasterio M (1979) El páramo desértico en el altoandino de Venezuela. En: Salgado-Labouriau ML (Ed.) *El medio ambiente páramo*. Ediciones del CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas. Pp. 117-146.
- Monasterio M (1980a) *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Monasterio M (1980b) Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En: Monasterio M (Ed.) *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Pp. 93-158.
- Monasterio M (1980c) Poblamiento humano y uso de la tierra en los altos Andes de Venezuela. En: Monasterio M (Ed.) *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Pp. 170-198.
- Monasterio M & C Estrada (1979) *Análisis de la estrategia global en especies del páramo desértico. Proyecto C-136-79*. Consejo de Desarrollo Científico Humanístico y Tecnológico. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- Monasterio M & S Reyes (1980) Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes venezolanos. En: Monasterio M (Ed.) *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Pp. 47-91.
- Monasterio M & M Lamotte (1987) La production d'une population d'*Espeletia timotensis* dans un écosystème de haute montagne tropicale (Andes du Vénézuéla). C.R. Academie Sciences Paris, t. 305, serie III. Pp. 687-690.
- Monasterio M & M Lamotte (1989) Les populations d'*Espeletia timotensis* dans le Páramo Désertique des Andes du Venezuela. *Revue d' Ecologie (Terre et Vie)* 44:301-327.
- Monasterio M & L Sarmiento (1991) Adaptive radiation of *Espeletia* in the cold Andean Tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 6(12):387-391.
- Montilla M, Herrera R & M Monasterio (1992) Micorrizas vesículo-arbusculares en parcelas que se encuentran en sucesión-regeneración en los Andes tropicales. *Suelo y Planta* 2:59-70.
- Montilla M, Herrera R & M Monasterio (2002) Influencia de los períodos de descanso sobre la distribución vertical de raíces, micorrizas arbusculares y pelos radicales en páramos andinos venezolanos. *Ecotropicos* 15(1):85-98.
- Morales J & L Sarmiento (2002) Dinámica de los macroinvertebrados edáficos en relación con la vegetación es una sucesión secundaria en el páramo venezolano. *Ecotropicos* 15:99-110.
- Moreno-Álvarez JM, Hurtado J, Silva JF, Fariñas M & A Azócar (1990a) Algunas evidencias poblacionales de la formación de híbridos entre *Espeletia batata* Cuatrec. y *E. schultzii* Wedd. en el altoandino venezolano. *Ecotropicos* 3:57-66.

- Moreno-Álvarez JM, Hurtado J, Silva JF & M Fariñas (1990b) Aportes sobre la hibridación de *Espeletia batata* Cuatrec. y *E. schultzii* Wedd., en el páramo las Cruces. Estado Mérida. Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 146:233-240.
- Pannier F (1969) Untersuchungen zur Keimung und Kultur von *Espeletia*, eines endemischen Megaphyten der alpinen Zone ("Páramos") der venezolanischen-kolumbianischen Anden. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft* 82:559-571.
- Pelayo RC & PJ Soriano (2010) Diagnóstico ornitológico del estado de conservación de tres cuencas altoandinas venezolanas. *Ecotropicos* 23(2):75-95.
- Pérez F (1984) Striated soil in an Andean páramo of Venezuela: its origins and orientation. *Arctic and Alpine Research* 16:277-289.
- Pérez F (1985) Surficial talus movement in an Andean páramo of Venezuela. *Geografiska Annaler. Series A.* 67:221-237.
- Pérez F (1986) Talus texture and particle morphology in a North Andean páramo. *Zeitschrift für Geomorphologie* 30:15-34.
- Pérez F (1987) Needle-ice activity and the distribution of stem-rosette species in a Venezuelan páramo. *Arctic and Alpine Research* 19:135-153.
- Pérez F (1992) The influence of organic matter addition by caulescent Andean rosettes on superficial soil properties. *Geoderma* 54:151-171.
- Pérez F (1995) A high-andean toposequence: the geoecology of caulescent páramo rosettes. *Mountain Research and Development* 15:133-152.
- Puentes J (2010) *Patrones y mecanismos de establecimiento de dos especies leñosas en la zona de transición bosque-páramo en la cordillera de Mérida*. Tesis de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 120 pp.
- Rada F (1983) *Mecanismos de resistencia a temperaturas congelantes en Espeletia spicata y Polylepis sericea*. Tesis de Maestría. Postgrado en Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 172 pp.
- Rada F, Goldstein G, Azócar A & F Meinzer F (1985a) Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell & Environment* 8:501-507.
- Rada F, Goldstein G, Azócar A & F Meinzer (1985b). Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany* 36(167):989-1000.
- Rada F, Goldstein G, Azócar A & F Torres (1987) Supercooling along an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii* a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany* 38:491-497.
- Rada F, Azócar A, González J, Briceño B & C García-Núñez (1996) Carbon and Water Balance in *Polylepis sericea*, a tropical tree-line species. *Trees* 10:218-222.
- Rada F, Azócar A, González J & B Briceño (1998) Leaf gas exchange in *Espeletia schultzii* Wedd. a giant caulescent rosette species, along an altitudinal gradient in the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica* 19:73-79.
- Rada F, García-Núñez C & S Rangel (2011) Microclimate and regeneration patterns of *Polylepis sericea* in a treeline forest of the Venezuelan Andes. *Ecotropicos* 24(1):113-122.
- Rada F, Azócar A & A Rojas-Altuve (2012) Water relations and gas exchange in *Coespeletia moritziana* (Sch. Bip.) Cuatrec., a giant rosette species of the high tropical Andes. *Photosynthetica* 50:429-436.
- Ramírez L, Llambí LD, Schwarzkopf T, Gámez LE & NJ Márquez (2009) Vegetation structure along the forest-páramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: implications for understanding tree-line dynamics. *Ecotropicos* 22(2):83-98.

- Rodríguez E, Schwarzkopf T, Gámez LE, Dugarte W & R Dulhoste (2011) Canopy structure and woody species composition at the upper treeline in the Venezuelan Andes. *Ecotropicos* 24(1):47-59.
- Rodríguez M, Acevedo D, Buytaert W, Ablan M & B de Bievre (en prensa) El páramo andino como productor y regulador del recurso agua. Microcuenca alta de la Quebrada Mixteque, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bievre B & G Maldonado (Eds.) *Contribución al conocimiento y la conservación de los páramos andinos*. Proyecto Páramo Andino, Quito.
- Romero L (2003) Hacia una nueva racionalidad socio-ambiental en los Andes paperos de Mérida: ¿De qué depende? *Fermentum* 36:55-72.
- Romero L (2005) Semilla, actores e incertidumbres en la producción papera de los Andes de Mérida. *Cayapa* 5(9):35-58.
- Romero L & M Monasterio (2005) Papas negras, papas de páramo: un pasivo socio-ambiental de la modernización agrícola en los Andes de Venezuela. ¿Es posible recuperarlas?. *Boletín Antropológico* 64:107-138.
- Rull V, Abott MB, Polissar P, Wolfe AP, Bezada M & RS Bradley (2005) Late Quaternary paleoecology and paleolimnology of high-altitude tropical environments in the Venezuelan Andes. *Quaternary Research* 64:308-317.
- Rull V, Vegas-Vilarrúbia T, Nogué S, Montoya E, Cañellas N & N Lara (2007) Quaternary paleoclimatology, neotropical biodiversity, and potential effects of global warming. *Contributions to Science* 3(3):405-413.
- Rull V, Abott MB, Vegas-Vilarrubia T, Bezada M, Montoya E, Nogue S & C González (2010) Paleoenvironmental trends in Venezuela during the last glacial cycle. En: Sánchez MR, Aguilera OA & AA Carlini (Eds.) *Urumaco and Venezuelan Paleontology: The Fossil Record of the Northern Tropics*. Indiana University Press, Indiana. Pp. 52-83.
- Salas N (2003) Del frailejón a la papa, ...entre la conservación y la agricultura. *Fermentum* 36:153-173.
- Salgado-Labouriau ML (1979) *El medio ambiente páramo*. Centro Internacional de Ecología Tropical (CIET-IVIC), Caracas.
- Salgado-Labouriau ML (1991) Palynology of the Venezuelan Andes. *Grana* 30:342-349.
- Sakai A & W Larcher W (1987) Frost survival of plants. En: Billings WB, Golley F, Lange O, Olson JS & H Remmert (Eds.) *Ecological Studies*. Vol. 62. Springer-Verlag. Berlín. 321 pp.
- Sarmiento G (1986) Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier F & M Monasterio (Eds.) *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. Oxford. Pp. 11-45.
- Sarmiento G, Monasterio M, Azócar A, Castellano E & J Silva (1971) Vegetación natural. Estudio integral de la cuenca de los ríos Chama y Capazón. Sub-proyecto No. III. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 84 pp.
- Sarmiento L (2000) Water balance and soil loss under long fallow agriculture in the Venezuelan Andes. *Mountain Research and Development* 20(3):246-253.
- Sarmiento L (2006) Grazing impact on vegetation structure and plant species richness in an old-field succession of the Venezuelan páramos. En: Spehn E, Liberman M & C Körner (Eds.) *Land Use Changes and Mountain Biodiversity*. CRC Press LLC. Boca Raton. Pp. 119-135.
- Sarmiento L & M Monasterio (1993) Elementos para la interpretación ecológica de un sistema agrícola campesino de los páramos venezolanos. En: Rabey M (Ed.) *El uso tradi-*

- cional de los recursos naturales en montañas: tradición y transformación*. UNESCO-ORCYT. Montevideo. Pp. 55-77.
- Sarmiento L & P Bottner (2002) Carbon and nitrogen dynamics in two soils with different fallow times in the high tropical Andes: indications for fertility restoration. *Applied Soil Ecology* 19(1):79-89.
- Sarmiento L & LD Llambí (2004) Secondary succession in the high tropical Andes: monitoring in heterogeneous environments. *Proceedings 1st Thematic Workshop Global Environment and Social Change in Mountain Regions*. Global Change in Mountain Regions Project-UNESCO. Vienna.
- Sarmiento L & LD Llambí (2011) Regeneración del páramo luego de un disturbio agrícola: una síntesis de 20 años de investigaciones en sistemas con descansos largos en la cordillera de Mérida. En: Herrera F & I Herrera (Eds.) *La restauración ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela. Pp. 123-148.
- Sarmiento L & JK Smith (2011) Estado actual de las laderas degradadas por el cultivo de trigo en los Andes venezolanos y factores que limitan su restauración. En: Herrera F & I Herrera (Eds.) *La restauración ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias*. Ediciones IVIC. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas. Caracas, Venezuela. Pp. 17-34.
- Sarmiento L, Monasterio M & M Montilla (1993) Ecological bases, sustainability, and current trends in traditional agriculture in the Venezuelan high Andes. *Mountain Research and Development* 13(2):167-176.
- Sarmiento L, Smith JK & M Monasterio (2002) Balancing conservation of biodiversity and economical profit in the high Venezuelan Andes: is fallow agriculture and alternative? En: Körner C & E Spehn (Eds.) *Mountain Biodiversity: A Global Assessment*. Parthenon Publishing. Londres. Pp. 285-295.
- Sarmiento L, Llambí LD, Escalona A & N Márquez (2003) Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology* 166:63-74.
- Sarmiento L, Abadín J, González-Prieto S & T Carballas (2012) Assessing and modeling the role of the native legume *Lupinus meridanus* in fertility restoration in a heterogeneous mountain environment of the tropical Andes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 159:29-39.
- Schimper A F W (1898) *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Jena. Gustav Fischer.
- Schubert C (1970) Glaciation of the Sierra de Santo Domingo, Venezuelan Andes. *Quaternaria* 13:225-246.
- Schubert C (1974) Late pleistocene Mérida Glaciation, Venezuelan Andes. *Boreas* 3:147-152.
- Schubert C (1979) La zona del páramo: morfología glacial y periglacial de los Andes de Venezuela. En: Salgado-Labouriau ML (Ed.) *El medio ambiente páramo*. Centro Internacional de Ecología Tropical (CIET-IVIC). Caracas. Pp. 11-27.
- Schubert C (1998) Glaciers of Venezuela. En: *Glaciers of South America*. Profesional Paper No. 1386-I. US Geological Survey. Washington, DC.
- Sievers W (1888) Die Cordillere von Mérida nebst Bemerkungen über das karibische Gebirge. *Geographische Abhandlungen (Penck)* 3:1-238.
- Sievers W (1908) Zur Vergletscherung der Cordilleren des tropischen Südamerika. *Zeitschrift für Gletscherkunde und Glazialgeologie* 2:271-284.
- Silva JF, Trevisan M, Estrada C & M Monasterio (2000) Comparative demography of two giant caulescent rosettes (*Espeletia timotensis* and *E. spicata*) from the high tropical Andes. *Global Ecology and Biogeography* 9(5):403-413.

- Smith AP (1974) Bud Temperature in Relation to Nyctinastic Leaf Movement in an Andean Giant Rosette Plant. *Biotropica* 6:263–266.
- Smith AP (1979) Function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae), an Andean caulescent rosette species. *Biotropica* 11:43–47.
- Smith AP (1980) The paradox of plant height in Andean giant rosette species. *Journal of Ecology* 68:63–73.
- Smith AP (1981) Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contributions to Botany* 48:1–45.
- Smith AP (1984) Postdispersal parent–offspring conflict in plants: antecedent and hypothesis from the Andes. *American Naturalist* 123:354–370.
- Smith JMB & LF Klinge (1985) Aboveground: belowground phytomass ratios in Venezuelan páramo vegetation and their significance. *Arctic and Alpine Research* 17:189–198.
- Smith AP & TP Young (1987) Tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:137–158.
- Smith JK & L Romero (2012) *Factores condicionantes de la dinámica espacial de la agricultura en los Andes venezolanos y sus consecuencias sobre el ecosistema páramo*. Informe Final. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Proyecto Páramo Andino. Mérida, Venezuela.
- Smith JK, Sarmiento L, Acevedo D, Rodríguez M & R Romero R (2009) Un método participativo para el mapeo de fincas y recolección de información agrícola aplicable a diferentes escalas espaciales. *Interciencia* 34(7):479–486.
- Smith JK, Cartaya V, Llambí LD & J Toro (en prensa) Análisis participativo del uso de la tierra y la calidad de vida en dos páramos de Venezuela: importancia para el diseño de estrategias de conservación. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, Maldonado G & B De Bievre (Eds.) *Investigación para la conservación en los páramos andinos*. Proyecto Páramo Andino (PNUMA–GEF–CONDESAN). Quito, Ecuador.
- Sobrevila C (1988) Effects of distance between pollen donor and pollen recipient on fitness components in *Espeletia schultzii*. *American Journal of Botany* 75:701–724.
- Sobrevila C (1989) Effects of pollen donors on seed formation in *Espeletia schultzii* (Compositae) populations at different altitudes. *Plant Systematics and Evolution* 166:45–67.
- Squeo F, Rada F, Azócar A & G Goldstein (1991) Freezing tolerance and avoidance in tropical Andean plants: Is it equally represented in species with different plant height? *Oecologia* 86:378–382.
- Standley P (1915) The genus *Espeletia*. *American Journal of Botany* 2(9):468–486.
- Suárez del Moral P & E Chacón–Moreno (2011) Modelo espacial de distribución del ecotono bosque páramo en los Andes venezolanos. Ubicación potencial y escenarios de cambio climático. *Ecotropicos* 24(1):3–25.
- Toro J (2008) *Efecto del suministro de gallinazo sobre el proceso de nitrificación en suelos agrícolas de los páramos de Mérida*. Trabajo Especial de Grado. Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes.
- Tricart J (1966) Geomorfología del área de Mucuchíes. *Revista Geográfica Venezolana* 7(16–17):31–72.
- Troll C (1968) The Cordilleras of the Tropical Americas. Aspects of Climate, Phytogeographical and Agrarian Ecology. En: Troll C (Ed.) *Geocology of the Mountain Regions of the Tropical Americas*. Proceedings of the UNESCO Mexico Symposium. Pp. 13–56.
- Ulian T, Smith M & A Aranguren (2001) Conservation of *Oritrophium peruvianum* in the páramos of the Cordillera of Mérida, Venezuela. *Memorias del IV Simposio Inter-*

nacional de Desarrollo Sustentable en Los Andes: La Estrategia Andina para el Siglo XXI. CD-ROM.

- Valero L (2010) *Efecto de la exclusión de pastoreo sobre humedales altoandinos de la Sierra Nevada de Mérida*. Tesis de Maestría, Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 164 pp.
- van der Hammen T (1974) The Pleistocene changes in vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1:3-26.
- Vareschi V (1957) Algunos aspectos de la ecología vegetal de la zona más alta de la Sierra Nevada de Mérida. *Boletín Facultad de Ciencias Forestales* 12:9-21.
- Vareschi V (1970) *Flora de los páramos de Venezuela*. Ediciones del Rectorado, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 430 pp.
- Vareschi V (1992) *Ecología de la vegetación tropical*. Edición Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. 312 pp.
- Velázquez N (2004) *Modernización agrícola en Venezuela. Los valles altos andinos 1930-1999*. Fundación Polar. Caracas.
- Vivas L (1992) *El Cuaternario*. Consejo de Publicaciones, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 266 pp.
- Vuilleumier F & M Monasterio (1986) *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. Oxford. 649 pp.
- Wagner E (1973) The Mucuchíes Phase: an extension of the Andean cultural pattern into western Venezuela. *American Anthropologist* 75:195-213.
- Wagner E (1978) Los Andes venezolanos: arqueología y ecología cultural. *Ibero-Amerikanisches Archiv* NF Jg. 4 H 1.
- Wagner E (1979) Arqueología de los Andes venezolanos. Los páramos y la tierra fría. En: Salgado-Labouriau ML (Ed.) *El medio ambiente páramo*. Centro de Estudios Avanzados-IVIC. Caracas. Pp. 207-218.
- Wagner E (1980) *La prehistoria de Mucuchíes*. Universidad Católica Andrés Bello. Caracas.
- Yáñez P (1998) Caracterización florística de un sector de cambio páramo-selva nublada en el parque nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 42(1):51-62.

Anexo 1

Lista de especies, por formas de vida, estudiadas en términos de sus características funcionales

(Los nombres de las especies corresponden a la referencia original): Resistencia a temperaturas congelantes (RTC, $T_{\text{daño}}$: temperatura de daño y T_{cong} : temperatura de congelamiento), relaciones hídricas (RH, Y_L : potencial foliar mínimo y Y_L^0 : potencial hídrico foliar de pérdida de turgor) e intercambio de gases (K_s : conductancia estomática promedio y A_{CO_2} : Tasa de asimilación de CO_2 máxima)

Forma de vida y especies	Altitud (m)	RTC (°C)		RH		IG	
		$T_{\text{daño}}$	T_{cong}	Y_L	Y_L^0	K_s	A_{CO_2}
Árboles (32 spp.)							
<i>Polylepis sericea</i>	3.500-4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Libanothamnus neriifolius</i>	2.400-3.500	X	X	X	X	X	X
<i>Libanothamnus lucidus</i>	3.200-3.400	X	X	X	X	X	X
<i>Podocarpus oleifolius</i>	2.400-3.400	X	X			X	X
<i>Diplostegium venezuelense</i>	3.000-3.400	X	X	X	X	X	X
<i>Vaccinium floribundum</i>	3.200-3.400	X	X	X	X		
<i>Vaccinium meridionale</i>	3.450	X	X	X	X	X	X
<i>Chaetolepis lindeniiana</i>	3.500	X	X				
<i>Miconia tinifolia</i>	3.300	X	X	X	X	X	X
<i>Miconia jahnii</i>	3.150	X	X	X	X	X	X
<i>Gynoxis meridana</i>	3.200					X	X
<i>Cybianthus marginatus</i>	3.300	X	X				
<i>Gaultheria strigosa</i>	3.500	X	X				
<i>Drymis granadensis</i>	3.200	X	X				
<i>Vallea stipularis</i>	3.200	X	X				
<i>Clusia multiflora</i>	2.400			X	X	X	X
<i>Sapium stylare</i>	2.400			X	X	X	X
<i>Miconia resimoides</i>	2.400			X	X	X	X
<i>Guettarda steyermarkii</i>	2.400			X	X	X	X
<i>Gaiadendron tagua</i>	3.200	X	X				
<i>Alnus acuminata</i>	2.800	X	X				
<i>Bejaria aestuans</i>	3.200	X	X				
<i>Paragynoxys magnifolia</i>	3.000	X	X				
<i>Cordia caracasana</i>	2.800	X	X	X	X	X	X
<i>Weinmannia fagaroides</i>	2.600	X	X				
<i>Viburnum tinoides</i>	2.200			X	X	X	X
<i>Miconia theaezans</i>	2.200			X	X	X	X
<i>Fraxinus americana</i>	2.200			X	X	X	X
<i>Montanoa quadrangularis</i>	1.800	X	X				
<i>Heliocarpus popayanensis</i>	1.600	X	X				
<i>Ficus insipida</i>	1.600	X	X				
<i>Myrsine coriacea</i>	1.600	X	X				
Arbustos (8 spp.)							
<i>Hypericum laricifolium</i>	2.600-4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Hypericum juniperinum</i>	3.550			X		X	X
<i>Valeriana parviflora</i>	4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Monticalia sclerosa</i>	4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Hinterhubera lanuginosa</i>	4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Acaena elongata</i>	3.300-3.800	X	X	X		X	X
<i>Baccharis prunifolia</i>	3.300-3.800	X	X	X		X	X
<i>Oxylobus glanduliferus</i>	4.100	X	X				
Rosetas caulescentes (10 spp.)							
<i>Coespeletia spicata</i>	4.200	X	X	X	X	X	X

continúa

Anexo 1 continuación

Forma de vida y especies	Altitud (m)	RTC (°C)		RH		IG	
<i>Coespeletia timotensis</i>	4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Coespeletia moritziana</i>	4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Espeletia schultzei</i>	2.600-4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Espeletia lindenni</i>	2.850	X	X				
<i>Espeletia angustifolia</i>	2.850	X	X				
<i>Espeletia marcana</i>	3.100	X	X				
<i>Espeletia jahnii</i>	3.100	X	X				
<i>Espeletia floccosa</i>	3.550	X	X	X		X	X
<i>Ruilopezia atropurpurea</i>	3.100-3.400	X	X	X	X	X	X
Rosetas acaules (6 spp.)							
<i>Acaena cylindristachya</i>	3.550-4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Hypochoeris setosa</i>	3.550-4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Calandrinia acaulis</i>	3.550-4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Oritrophium limnophilum</i>	3.550	X	X	X		X	X
<i>Erodium cicutarium</i>	3.300-3.800			X		X	X
<i>Hieracium erianthum</i>	3.300-3.800			X		X	X
Hierbas (18 spp.)							
<i>Draba chionophila</i>	4.200-4.800	X	X				
<i>Senecio formosus</i>	2.900-4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Rumex acetosella</i>	3.300-3.800			X		X	X
<i>Lupinus meridanus</i>	3.300-3.800	X	X	X		X	X
<i>Lupinus eremonomus</i>	3.800-4.200	X	X	X		X	X
<i>Castilleja fissifolia</i>	4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Geranium multiceps</i>	4.200	X	X				
<i>Lasiocephalus longepenicellatus</i>	4.200	X	X				
<i>Senecio funkii</i>	4.200	X	X				
<i>Bidens triplinervia</i>	3.550			X		X	X
<i>Carex amicta</i>	3.550			X		X	X
<i>Geranium chamaense</i>	3.550			X		X	X
<i>Hydrocotyle multifida</i>	3.550			X		X	X
<i>Sisyrinchium tinctorium</i>	3.550			X		X	X
<i>Potentilla heterosepala</i>	3.300-3.800			X	X	X	X
<i>Lachemilla moritziana</i>	3.300-3.800			X		X	X
<i>Noticastrum marginatum</i>	3.300-3.800			X		X	X
<i>Orthrosanthus chimboracensis</i>	3.300-3.800			X		X	X
Gramíneas (21 spp.)							
<i>Poa annua</i>	3.300-3.800			X		X	X
<i>Agrostis jahnii</i>	3.300-3.800			X		X	X
<i>Calamagrostis pittieri</i>	3.300-3.800			X		X	X
<i>Trisetum irazuense</i>	3.300-3.800			X		X	X
<i>Agrostis breviculmis</i>	4.000	X	X				
<i>Danthonia secundiflora</i>	3.200	X	X				
<i>Agrostis trichodes</i>	3.100-3.400	X	X	X		X	X
<i>Brachypodium mexicanum</i>	3.300-3.800			X		X	X
<i>Calamagrostis effusa</i>	3.300-3.800			X		X	X
<i>Aegopogon cenchroides</i>	2.500-3.550	X	X				
<i>Muhlenbergia ligularis</i>	3.100-3.600	X	X	X		X	X
<i>Muhlenbergia venezuelae</i>	3.500	X	X				
<i>Paspalum pilgerianum</i>	3.250-3.600	X	X				
<i>Paspalum pygmaeum</i>	3.400	X	X				

continúa

Anexo 1 continuación

Forma de vida y especies	Altitud (m)	RTC (°C)		RH		IG	
<i>Nassella mexicana</i>	3.550			X		X	X
<i>Nassella linearifolia</i>	3.250-3.600	X	X				
<i>Ortachne erectifolia</i>	3.550			X		X	X
<i>Cortaderia hapalotricha</i>	4.000			X	X	X	X
<i>Chusquea purdieana</i>	2.450	X	X	X	X	X	X
<i>Chusquea serrulata</i>	2.450	X	X	X	X	X	X
<i>Chusquea spencei</i>	3.000-3.300	X	X	X	X	X	X
Cojines (5 spp.)							
<i>Arenaria jahnii</i>	4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Azorella julianii</i>	4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Lucilia venezuelensis</i>	4.200	X	X				
<i>Aciachne pulvinata</i>	4.200	X	X	X	X	X	X