



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

**Distribución espacial de formas de vida de plantas en un
gradiente altotérmico en Los Andes Tropicales.**

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

**Autor: Alberto José Arzac Peña
Tutor: Dr. Eulogio J. Chacón-Moreno
Cotutor: Dr. Luis D. Llambí**

Mérida, abril de 2008.

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

ALBERTO JOSÉ ARZAC PEÑA

En Mérida a los 24 días del mes de Abril del 2008, a las 3:30 p.m. se reunieron los Profesores: Eulogio José Chacón Moreno, María Elena Naranjo M. y Francisca Ely Bali de la Facultad de Ciencias, miembros del jurado nombrado por el Consejo de la Facultad de Ciencias, para revisar el Trabajo Especial de Grado que sobre el tema: **"Distribución espacial de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico en los Andes Tropicales"**, presentado por el Bachiller ALBERTO JOSÉ ARZAC PEÑA, titular de la Cédula de Identidad N° V- 15.293.630 para optar al título de:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó el Bachiller ALBERTO JOSÉ ARZAC PEÑA.

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

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


Dr. Eulogio Chacón Moreno
Tutor


M.Sc. María Elena Naranjo
Jurado


Prof. Francisca Ely Bali
Jurado


Prof. Luis Daniel LLambi
(Co-Tutor)



DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

Núcleo "Pedro Rincón Gutiérrez", Edificio "A", Facultad de Ciencias Mérida 5101 - República Bolivariana de Venezuela
Teléfono: (58 - 274) 240 1291 / 240 1292 - Fax: 240 1290 - Web: www.ciens.ula.ve Correo: deptobiologia@ula.ve

Este Trabajo Especial de Grado fue financiado por el
Interamerican Institute for Global Change (**IAI**),
bajo el Proyecto: From Landscape to Ecosystem:
Across-Scales Functioning in Changing Environments
(**LEAF**) (IAI CRNII 005).

***A mis abuelos,
dos de las mejores personas que he conocido
y tuve la suerte de tenerlos en mi vida...
los quiero mucho! y me hacen una falta enorme***

AGRADECIMIENTOS

Agradecimientos institucionales:

Al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (**ICAE**) así como a todo su personal, gracias por su apoyo logístico y de formación académica.

A la Gerencia del Sistema Teleférico de Mérida y al Instituto Nacional de Parques (**INPARQUES**), por su colaboración en el acceso al área de estudio.

Al **IAI** (Interamerican Institute for Global Change Research), a través del proyecto From Landscape to Ecosystem: Across-Scales Functioning in Changing Environments (**LEAF**) (De los Paisajes a los Ecosistemas: Funcionamiento de dos Ecosistemas Contrastantes en Diferentes Escenarios de Cambio Global, por financiar este trabajo).

Ahora si con las personas:

A mis padres, Juan y Gladys, por su cariño, apoyo y consejos durante toda mi vida, de no ser por ustedes no estaría donde estoy ahora, este triunfo también es de ustedes... los quiero!

A mi tía Mary por la ayuda y cariño en todos estos años...

Mariana Muñoz, más que una profesora has sido una excelente amiga, de no ser por tu ayuda cuando más la necesite no se si habría podido alcanzar este logro.

Eulogio no creo haber podido elegir mejor tutor, gracias por tu guía y consejo, no solo como tutor sino como amigo durante mucho tiempo...

Luis Daniel te agradezco tus extensos, muy extensos comentarios... de verdad gracias a ellos el trabajo cobro mayor solidez.

A los miembros del jurado: Pancha, Malena y Teresa, gracias por sus comentarios y sugerencias los cuales ayudaron a fortalecer el trabajo.

A Raphaël (el nuevo "profe" del ICAE), gracias por brindarme tu ayuda y consejo desde los primeros días de esta tesis... y a ver si *termináis* rápido ese doctorado!

A los profesores Fermín Rada, Carlos García, Dimas Acevedo y Mario Fariñas, por sus aportes de gran utilidad a este trabajo y durante el curso de mis materias de opción...

Al profesor Luis Otero, gracias por sus consejos y ayuda.

A Edgar y Luis "el senpai" compañeros de campo, entrenamiento y ratos de ocio... pero sobre todo excelentes amigos... gracias muchachos por el apoyo en estos años...

A Carolina y Andrés, más que amigos los considero hermanos... gracias por todo!

A Paula, Leo, Miguel, Isis, César, Alzoray, Roxi, Patricia y Lirey, buenos amigos durante la carrera...

A los profesores Zarack y Antonio por su ayuda cada semestre al momento de inscribir las materias en el desorden del departamento de Biología.

A Sioly y Nancy por siempre estar pendientes de mi a la hora de cualquier papeleo

Por último, pero no en importancia, agradezco al Sensei Ernesto por haber inculcado en mí esa pasión por el AIKIDO... filosofía marcial que me ha ayudado a enfrentar los problemas de una manera distinta y la cual siempre será parte de mi...

Y a todas aquellas personas que de alguna u otra manera me ayudaron a lo largo de la carrera o durante la realización de este trabajo y que en este momento se me escapan, muchas gracias!

Viste Eulogio? casi dos páginas completas de agradecimientos, sin ayuda.... no te puedes quejar...

RESUMEN

En este trabajo se evaluó el efecto de los factores ambientales: altitud, pendiente y exposición; sobre la distribución de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico (3.300 m – 3.550 m de altitud), ubicado en la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo andino al Sur de la estación La Aguada del Sistema Teleférico de Mérida, Venezuela. A partir de la información recopilada en los muestreos de vegetación realizados en campo y del posterior análisis estadístico de los datos, se modeló espacialmente la distribución de las formas de vida en el área de estudio y el posible patrón de distribución de las mismas bajo escenarios de cambio climático. Se encontró un cambio gradual en el óptimo de distribución altitudinal de las diferentes formas de vida seleccionadas, ubicándose en distintas posiciones en relación al límite superior del bosque paramero. Se observó una restricción hacia las zonas más altas del gradiente de las rosetas caulescentes pubescentes, arbustos leptófilos y rosetas acaules; mientras que árboles, helechos y afines mesófilos y gramíneas arbustivas se encuentran asociadas a las zonas bajas. La forma de vida de las gramíneas en macolla es la que presenta más amplia distribución en el área. Estas diferencias en cuanto a distribución pueden estar asociadas posiblemente a adaptaciones (tales como tamaño de la lámina foliar y presencia de tricomas) a factores ambientales. De los factores ambientales considerados, la altitud y la exposición son los que ejercen mayor efecto en la distribución de las formas de vida en el área. En el caso de los modelos de distribución bajo escenarios de cambio climático se estimó que la posible respuesta de las formas de vida, frente a condiciones ambientales cambiantes, es su desplazamiento hacia niveles altitudinales superiores lo que traería como consecuencia variaciones en el hábitat para su establecimiento, así como modificaciones altitudinales en la ubicación del ecotono bosque paramero-páramo andino.

TABLA DE CONTENIDO

<i>CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA</i>	1
1.1. Cambios globales y dinámica del límite continuo de bosque	1
1.2. Páramo y bosque paramero como ecosistemas	4
1.3. Formas de vida y su significado adaptativo y funcional	5
1.4. Modelos en la ecología	7
1.5. Planteamiento del problema y justificación	8
1.6. Hipótesis	10
1.7. Objetivo general	10
1.8. Objetivos específicos	11
1.9. Esquema de tesis	11
<i>CAPÍTULO 2. ÁREA DE ESTUDIO</i>	12
2.1. Localización	12
2.2. Condiciones climáticas generales	14
2.3. Características mesoclimáticas del área	16
2.4. Aspectos geológicos, geomorfológicos y suelo	24
2.5. Vegetación	24
<i>CAPÍTULO 3. DISTRIBUCIÓN DE LAS FORMAS DE VIDA EN EL GRADIENTE</i>	28
3.1. Introducción	28
3.2. Formas de vida en el páramo andino	31
3.2.1. Rosetas caulescentes gigantes	32
3.2.2. Graminoides en macolla	33
3.2.3. Rosetas acaules	33
3.2.4. Cojines	34
3.2.5. Arbustos esclerófilos	35
3.3. Metodología	35
3.3.1. Selección de las formas de vida	35
3.3.2. Método de muestreo	40
3.3.3. Análisis de datos	42
3.4. Resultados	45
3.4.1. Formas de vida	45
3.4.2. Cobertura de formas de vida y factores ambientales	45
3.4.3. Análisis de ordenamiento	51
3.4.4. Modelos de distribución de formas de vida	55
3.5. Discusión	64
<i>CAPÍTULO 4. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO</i>	72
4.1. Introducción	72
4.2. Metodología	74
4.2.1. Mapa de altitud, pendiente y exposición	74
4.2.2. Modelos de distribución espacial de formas de vida	76

4.2.3. Modelos de distribución en escenarios de cambio	76
4.3. Resultados	78
4.3.1. Mapas de altitud, pendiente y exposición	78
4.3.2. Modelos de distribución espacial de las formas de vida en el área de estudio	80
4.3.3. Modelos de distribución espacial de formas de vida bajo escenarios de cambio climático	84
4.4. Discusión	93
<i>CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES GENERALES Y CONSIDERACIONES FINALES</i>	99
<i>REFERENCIAS</i>	109
<i>ANEXOS</i>	

Lista de Figuras

Figura 2.1. Localización del área de estudio en el contexto nacional y regional	13
Figura 2.2. Representación esquemática de la transición entre la vegetación de bosque a páramo.....	14
Figura 2.3. Climadiagrama de la Estación La Aguada a 3.452 m de altitud, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	15
Figura 2.4. Promedio horario de temperatura a 1,5 m del suelo registrado durante julio y agosto de 2007 en ladera con exposición Oeste en cercanías a la Estación La Aguada.....	17
Figura 2.5. Promedio horario de temperatura a 1,5 m del suelo registrado durante julio y agosto de 2007 en ladera con exposición Noroeste en cercanías a la Estación La Aguada.....	18
Figura 2.6. Promedio horario de temperatura a 1,5 m del suelo registrado durante julio y agosto de 2007 en ladera con exposición Norte en cercanías a la Estación La Aguada.....	19
Figura 2.7. Promedios de temperatura diarias de un periodo de 62 días en distintas exposiciones (Oeste, Noroeste y Norte) en tres puntos altitudinales (3.500, 3.400 y 3.300 m de altitud), dentro del área de estudio.....	21
Figura 2.8. Comparación de la media de temperatura del aire a 1,5 m del suelo entre laderas de distinta exposición, a 3.550 m de altitud durante julio y agosto de 2007, en cercanías a la Estación la Aguada del Teleférico, en la Sierra Nevada, Mérida.....	22
Figura 2.9. Comparación de la media de radiación solar a 1,5 m del suelo recibida en laderas de distintas exposiciones, en un gradiente altitudinal de 200 m en cercanías a la Estación la Aguada del Teleférico.....	23
Figura 3.1. Método de muestreo.....	41
Figura 3.2. Representación gráfica de la distribución de los valores de cobertura en el área de estudio de dos formas de vida representativas: (a) rosetas caulescentes pubescentes y (b) arbustos leptófilos.....	48
Figura 3.3. Representación gráfica de la distribución de los valores de cobertura en el área de estudio de dos formas de vida representativas: (a) gramíneas en macolla y (b) árboles.....	48
Figura 3.4. Efecto de la exposición sobre la distribución de rosetas caulescentes pubescentes y rosetas caulescentes glabras.....	50

Figura 3.5. Efecto de la exposición sobre la distribución de arbustos.....	51
Figura 3.6. Efecto de la altitud en la distribución y tamaño de árboles.....	51
Figura 3.7. Análisis canónico linealizado (ACL) de valores de cobertura para las formas de vida.....	52
Figura 3.8. Análisis canónico de correspondencia (ACC) de valores de cobertura para las formas de vida asociadas a los factores ambientales.....	54
Figura 3.9. Óptimos y amplitud de distribución de formas de vida asociadas a la altitud en un gradiente altotérmico, en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	56
Figura 3.10. Óptimos y amplitud de distribución de formas de vida asociadas a la pendiente, en las cercanías de la estación La Aguada de Mérida, Venezuela.....	57
Figura 3.11. Porcentaje de cobertura de rosetas caulescentes pubescente en función de la altitud y pendiente en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	59
Figura 3.12. Porcentaje de cobertura de rosetas caulescentes pubescente en función de la altitud y exposición en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	60
Figura 3.13. Porcentaje de cobertura de árboles en función de la exposición y altitud, en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	61
Figura 3.14. Porcentaje de cobertura de gramíneas en macolla en función de la exposición y altitud, en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	62
Figura 3.15. Porcentaje de cobertura de rosetas acaules en función de la exposición y altitud, en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	63
Figura 4.1. Modelo digital de elevación (DEM) del área de estudio.....	78
Figura 4.2. Mapa de clases de pendiente del área de estudio.....	79
Figura 4.3. Mapa de exposiciones en el área de estudio.....	80
Figura 4.4. Modelo de distribución espacial de rosetas caulescentes pubescentes (RCP) en las cercanías de la Estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	81
Figura 4.5. Modelo de distribución espacial de rosetas caulescentes glabras (RCG) en las cercanías de la Estación La Aguada de la Sierra Nevada, Venezuela.....	81

Figura 4.6. Modelo de distribución espacial de árboles (A) en las cercanías de la Estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela	82
Figura 4.7. Modelo de distribución espacial de arbustos lepófilos (al) en las cercanías de la Estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	83
Figura 4.8. Modelo de distribución espacial de gramíneas en macolla (GM) en las cercanías de la Estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	83
Figura 4.9. Posible patrón de distribución de rosetas caulescentes pubescentes (RCP) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo UKTR.....	85
Figura 4.10. Posible patrón de distribución de rosetas caulescentes glabras (RCP) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo CCC-EQ.....	86
Figura 4.11. Posible patrón de distribución de las gramíneas en macolla (GM) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo UKTR.....	88
Figura 4.12. Posible patrón de distribución de las gramíneas en macolla (GM) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo CCC-EQ.....	90
Figura 4.13. Posible patrón de distribución de la forma de vida arbórea (A) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo UKTR.....	91
Figura 4.14. Posible patrón de distribución de la forma de vida arbórea (A) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo CCC-EQ.....	92

Lista de Fotografías

Foto 2.1. Área de estudio en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	25
Foto 2.2. Bosque paramero en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	26
Foto 3.1. Especies de rosetas caulescentes, conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	32
Foto 3.2. Especies de rosetas acaulescentes, conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	33
Foto 3.3. Especies de gramíneas en macolla, conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	34
Foto 3.4. Especies de cojines, conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	34
Foto 3.5. Especies de arbustos esclerófilos, conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	35
Foto 3.7. Especies de gramíneas arbustivas conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	37
Foto 3.6. Especies de árboles, conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	38
Foto 3.8. Especies de plantas herbáceas conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	38
Foto 3.9. Especies de helechos y afines conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	39
Foto 3.10. Especies de briofitos, conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	39
Foto 3.11. Especies de líquenes, conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.....	39

Lista de Tablas

Tabla 2.1. Valores medios de temperatura y promedios de máximas y mínimas, registradas cada 10 minutos durante julio y agosto de 2007 a 1,5 m sobre el suelo en laderas de diferente exposición en un gradiente alitudinal.....	20
Tabla 3.1. Criterios empleados para la selección de las formas de vida.....	36
Tabla 3.2. Formas de vida seleccionadas para el estudio.....	37
Tabla 3.3. Formas de vida encontradas en el área de estudio.....	45
Tabla 3.4. Distribución de porcentajes de cobertura de las formas de vida en los muestreos.....	47
Tabla 3.5. Caracterización de las unidades de muestreo en función de las variables ambientales medidas en campo.....	49
Tabla 3.6. Valores de R obtenidos de las correlaciones entre los factores ambientales y las coordenadas en los ejes del ACL.....	53
Tabla 3.7. Porcentaje acumulado de varianza explicados por los cuatro ejes principales de los ordenamientos ACL y ACC, para los valores de cobertura de las formas de vida en el área de estudio.....	55
Tabla 3.8. Valores de R^2 y significancia estadística (P) derivados de las regresiones múltiples de tipo gaussiana y parabólica, llevadas a cabo entre los valores de cobertura de las formas de vida y los factores ambientales determinados en campo.....	58
Tabla 3.9. Óptimo de distribución de formas de vida en función de los factores ambientales, determinados a partir de las regresiones múltiples.....	64
Tabla 4.1. Temperatura por altitud, cada 25 m, obtenida a partir de la ecuación para el gradiente altotérmico.....	76
Tabla 4.2. Escenarios de cambio de temperatura para los modelos UKTR y CCC-EQ, evaluados en los años 2020, 2040 y 2060.....	77

CAPITULO 1. INTRODUCCIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En vista de los acelerados cambios climáticos que están ocurriendo en la actualidad, es de gran importancia determinar el efecto que éstos podrían tener sobre la distribución de la vegetación en zonas de alta sensibilidad, como lo es la alta montaña tropical. El tema general de este trabajo es determinar la distribución de formas de vida de plantas en el ecotono bosque paramero – páramo andino y evaluar su posible comportamiento bajo condiciones climáticas cambiantes mediante la creación de modelos de simulación.

En este capítulo se presentan los fundamentos teóricos esenciales para el desarrollo de cada uno de los objetivos planteados en el trabajo, así como la delimitación del estudio en cuanto a hipótesis y objetivos. Se pretende introducir al lector en la problemática de los cambios globales y cómo estos han sido determinantes en la dinámica del límite continuo de bosque, para luego dar una visión general de los páramos y bosques parameros, así como la variedad de formas de vida presentes en el páramo andino. Además cómo ha sido representada, por medio de la creación de modelos de simulación, la actual distribución de formaciones vegetales y predicho posibles patrones de respuesta frente a futuros cambios globales. Finalmente, se definen en concreto los límites del estudio en función de las hipótesis propuestas y los objetivos planteados para satisfacer las mismas.

1.1. Cambios globales y dinámica del límite continuo de bosque

El clima de la Tierra, considerado como la acumulación diaria y estacional de eventos del tiempo atmosférico (Ahrens, 2000), ha estado en constante variación a lo largo del tiempo producto de la combinación de causas naturales y más recientemente de las actividades humanas, principalmente aquellas que están causando un incremento en la concentración de gases de efecto invernadero en la atmósfera (IPCC, 1997). Durante el siglo XX la temperatura media global aumentó alrededor de 0,6 °C. La mayor parte del calentamiento tuvo lugar en dos períodos de tiempo, el primero de 1910 a 1945 y el segundo de 1976 a 2000 (IPCC, 2001).

Considerando que los ecosistemas son dinámicos y están influenciados por la variabilidad climática, se predice que el cambio climático que se está suscitando en la actualidad va a afectarlos en gran medida, puesto que se estima que dicho cambio será mucho más rápido que los procesos de adaptación de los ecosistemas (IPCC, 1997; FECYT, 2004). Para Jackson (2006), los ecosistemas pueden llegar a su fin de manera gradual o

abrupta, cuando las especies dominantes son sustituidas por nuevas especies, originado en su mayoría por cambios en las condiciones ambientales. Se cree que el impacto de los cambios globales sobre los ecosistemas se hace más notorio en zonas con alta variabilidad climática; la colonización de nuevos territorios por parte de las especies origina una reducción en el tamaño de las poblaciones y pérdida de biodiversidad e incrementan el riesgo de extinción (Jump y Peñuelas, 2005; Hernández, 2006; Ni *et al.*, 2006).

Existen numerosas evidencias que confirman un aumento de la temperatura en la actualidad así como su impacto sobre los ecosistemas. Francou *et al.* (2005) y Mark y Seltzer (2005) encontraron que glaciares en Bolivia, Perú y Ecuador se están retrayendo a una velocidad más alta que en tiempos pasados, y en el caso de Venezuela han sido corridos modelos de simulación los que predicen una disminución notable en la capa de hielo (Chacón-Moreno *et al.*, 2003; Walther *et al.*, 2005).

Una de las principales consecuencias señaladas como resultado de los cambios globales, es el desplazamiento del rango de distribución de las especies vegetales a elevaciones superiores debido a las modificaciones del clima al cual se encuentran adaptadas. Este desplazamiento de la vegetación ha sido detectado, de manera significativa, en el límite continuo de bosque en la alta montaña (Jump y Peñuelas, 2005; Walther *et al.*, 2005).

En Suiza, un incremento en la temperatura de 3,3 °C corresponde a un desplazamiento de la vegetación alrededor de 600 m en altitud, lo cual reduciría el cinturón de vegetación alpina en un 63 % (Theurillat y Guisan, 2001). En la alta montaña de España (2.400 m de altitud), Saenz-Elorza *et al.* (2003) describen el ascenso altitudinal de parches de arbustos, los cuales han reemplazado comunidades de gramíneas. En el Parque Nacional Huscarán en Perú, con cada grado de incremento en la temperatura, las especies sensibles pueden ser forzadas a ascender entre 150 a 200 m (Hulme y Sheard, 1999). Hernández (2006) consiguió que el óptimo de crecimiento de las rosetas caulescentes está desplazándose hacia elevaciones superiores en la cuenca del Río Turmero (páramo de Piedras Blancas, Mérida, Venezuela).

El ecotono bosque-páramo en los trópicos es el equivalente al límite continuo de crecimiento arbóreo o *Treeline* de las zonas templadas (Bader *et al.*, 2007). Ambos se caracterizan por una transición entre vegetación boscosa (dominada por árboles) a una vegetación en la cual se reduce el tamaño de los árboles y el dosel se vuelve menos denso. Este ecotono comprende varios centenares de metros en altitud y puede estar conformado

por parches de vegetación (Körner, 1998; Körner, 1999; Pollman y Hildebrand, 2005). El ecotono bosque paramero – páramo andino, presenta una vegetación en donde se mezclan especies provenientes de zonas altas y bajas, así como propias de la zona de transición; además se observan avances de la vegetación del páramo hacia el bosque y viceversa, en forma de islas o parches de vegetación (Yáñez, 1998b). Según Bader (2007), el límite continuo de crecimiento arbóreo en la alta montaña tropical, se encuentra ubicado a diferentes altitudes dependiendo de la zona: en Venezuela se encuentra entre 3.100 m (Boca del Monte) y 3.300 m (La Aguada), en Ecuador entre los 2.800 m (El Tiro) y 3.600 m (Guandera) y en Haleakala (Hawai) se consigue a 1.900 m de altitud. Sarmiento (1987) propone dos tipos de limitaciones ambientales para fijar el máximo altitudinal que pueden alcanzar las formaciones boscosas en Los Andes; en laderas de marcado gradiente hídrico el asentamiento de los bosques puede estar limitado por un umbral altitudinal de precipitación, mientras que en laderas húmedas se puede atribuir a factores.

Se han propuesto cinco hipótesis para explicar la aparición del límite continuo de bosque (Körner, 1999): (i) **hipótesis del estrés:** repetidos daños por congelamiento o efectos fototóxicos impiden el crecimiento de los árboles; (ii) **hipótesis de disturbios:** bajo ciertas temperaturas, daños mecánicos causados por el viento, nieve o por herbívoros y hongos patógenos, pueden eliminar cantidades de biomasa a una tasa mayor de la que puede ser remplazada por el crecimiento y desarrollo; (iii) **hipótesis de la reproducción:** polinización, dispersión y germinación de semillas, y desarrollo de plántulas, pueden verse limitadas por la altitud; (iv) **hipótesis del balance de carbono:** la asimilación de carbono o el balance entre la entrada y salida de carbono puede ser insuficiente para soportar el mantenimiento y crecimiento de los árboles; y (v) **hipótesis de limitación del crecimiento:** los procesos de síntesis y transporte de azúcares y aminoácidos en el cuerpo de la planta, pueden no alcanzar las mínimas tasas requeridas, independientemente de la disponibilidad de recursos, para el crecimiento y renovación de tejidos.

A pesar que no se conocen con exactitud las causas por las cuales el bosque tiene un límite altitudinal, en la alta montaña tropical, es probable que el uso de la tierra y quema de los páramos hayan sido determinantes en la distribución de los límites del bosque. Bader (2007), reportó que las diferencias en cuanto a las características microclimáticas del bosque y el páramo (en particular las bajas temperaturas nocturnas de los páramos), constituye una restricción importante para el establecimiento de los árboles fuera del bosque.

En el siguiente apartado se describirán en mayor detalle las formaciones vegetales entre las cuales se encuentra el límite continuo arbóreo en Los Andes tropicales (ecotono bosque paramero-páramo andino).

1.2. Páramo y bosque paramero como ecosistemas

El páramo andino es un sistema Neotropical de la alta montaña. Se localiza en el Norte de La Cordillera de Los Andes, extendiéndose desde el Norte de Perú hasta Venezuela (Monasterio, 1980a). Aparece generalmente por encima de los 3.000 m de altitud sobre el límite continuo de crecimiento arbóreo (entre los 3.000 y 3.400 m de altitud en vertientes húmedas y alrededor de los 2.500 m de altitud en vertientes secas), y su límite superior se halla en torno las nieves perpetuas entre 4.500 y 4.800 m de altitud (Monasterio, 1980a; Monasterio y Molinillo, 2003; Ataroff y Sarmiento, 2004).

Se caracteriza por temperaturas medias predominantemente bajas (7 °C a 3.500 m de altitud) con marcada alternancia térmica durante el día, así como también por breves heladas durante la época de sequía, las cuales se incrementan en frecuencia con la altitud (Lauer, 1979; Márquez *et al.*, 2004). En Venezuela presenta estacionalidad en las precipitaciones, con patrones unimodales (mínimos valores entre diciembre y abril); y bimodales con dos máximos en precipitaciones, el primero entre abril y mayo, y el segundo entre septiembre y octubre. Las precipitación anual puede variar entre 800 y 1.800 mm, lo que determina la existencia de páramos secos y húmedos (Azócar y Fariñas, 2003; Ataroff y Sarmiento, 2004).

Monasterio (1980b) clasifica la formación de los páramos venezolanos en seis clases distintas: Páramo Desértico Altiandino, Bosque Altiandino de *Polylepis sericea*, Páramo Andino, Pajonal Paramero Andino, Pastizal Paramero Andino y Bosque Paramero Andino. Dependiendo de los factores ambientales, los páramos venezolanos pueden variar desde un rosetal casi puro de *Espeletia* sp., rosetales mixtos de tipo rosetales-arbustales, rosetales-pajonales hasta un arbustal, (Monasterio, 1980b; Monasterio y Molinillo, 2003; Ataroff y Sarmiento, 2004).

Según Monasterio (1980b) los bosques parameros constituyen la formación vegetal que se encuentra en las partes más bajas de los páramos andinos, y se consiguen tres tipos principales, los cuales no guardan relación entre sí: bosques de *Libanothamnus* sp. con un estrato superior de 2 a 6 m de altura, encontrándose entre 2.700 y 3.200 m de altitud; bosques de *Alnus* sp., ubicados en un rango altitudinal entre 2.200 y 3.300 m de altitud

asociado en su mayoría a las galerías de los ríos con un estrato superior de 7 a 12 m de altura; y bosquesillos de *Aragoa cupressina*, formación con escasa representación en los páramos venezolanos.

Desde el punto de vista de la diversidad funcional, los páramos son de gran importancia, y las especies vegetales que habitan en este ecosistema han desarrollado mecanismos de adaptación (evasión y tolerancia) que les permiten crecer bajo condiciones ambientales extremas como bajas temperaturas, estrés hídrico y elevada radiación solar (Squeo *et al.*, 1991; Azócar y Rada, 2006). Según Azócar y Rada (2006), las habilidades de las plantas para responder a las condiciones ambientales han sido adquiridas por medio de tres formas principales: (i) adaptaciones evolutivas o filogenéticas, (ii) modificaciones ontogénicas y (iii) ajuste reversible o modulación. Como se verá en la siguiente sección, estas características son las que han permitido, a lo largo de la historia, clasificar a las especies vegetales dentro de categorías o grupos.

1.3. Formas de vida y su significado adaptativo y funcional

En un principio, los intentos de clasificar las especies vegetales se basaron en la descripción de caracteres morfológicos tales como: tamaño y forma de la hoja, período vegetativo y ubicación de los meristemas de crecimiento. Estos sistemas de clasificación dieron origen a los tipos funcionales o grupos funcionales de plantas y formas de vida.

El primer sistema de clasificación en "tipos fisonómicos" es acreditado a A. v. Humboldt, posteriormente autores como Kerner, Grisebach y Hule emplearon sistemas de clasificación similares (Hedberg, 1964; Hernández, 2005). Los sistemas ulteriores a estos, tendieron a evaluar los caracteres fisonómicos de acuerdo a su significado biológico y supuesta relación con el ambiente. El primero de estos nuevos sistemas de clasificación fue elaborado por Warming, quien basó su sistema en la duración de la planta, reproducción vegetativa, duración de las hojas, duración de los meristemas y su posición respecto a la superficie del suelo. Un sistema menos complicado y ampliamente acogido fue desarrollado por Raunkiaer (citado en Hedberg 1964), el cual se basó en la adaptación de la planta para sobrevivir la estación desfavorable, haciendo especial énfasis en la protección de las yemas y meristemas apicales, a partir de los cuales se desarrolla la parte vegetativa en la estación favorable. Constituye así, el primer criterio de clasificación vegetal cuantitativo, en el que las especies se clasifican en diferentes formas de vida o tipos biológicos, estas son: fanerófitas, caméfitas, hemicriptófitas, criptófitas y terófitas.

Root (1967) introdujo el concepto ecológico de gremio, definiéndolo como un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos ambientales de una manera similar. Posteriormente se hizo énfasis en la necesidad de identificar grupos funcionales de organismos, al menos parcialmente independientes de los grupos taxonómicos, en relación a determinar procesos ecológicos y se argumentó, además, que los tipos funcionales pueden definirse en términos morfológicos y fisiológicos (Gitay y Noble, 1997; Squeo *et al.*, 1999; Alcaraz *et al.*, 2004). Actualmente se consideran los grupos funcionales o tipos funcionales de plantas, como el conjunto de especies, independiente de su filogenia, que responden de manera similar al ambiente que les rodea además, de tener efectos equivalentes sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Alcaraz *et al.*, 2004).

Las especies vegetales también pueden ser clasificadas de acuerdo a la forma de vida o forma de crecimiento. Se conoce como forma de vida a la forma de crecimiento de una planta (Hedberg, 1964), las cuales presentan rasgos característicos que pueden ser tomados como adaptaciones a su hábitat. Esta clasificación atiende a caracteres morfológicos que pueden estar correlacionados anatómica o fisiológicamente. Sin embargo, las formas de vida no siempre admiten una interpretación funcional, debido a que se basan en caracteres cualitativos que hacen mayor hincapié en la estructura que en las ventajas ecológicas que proveen (Hernández, 2005).

Hedberg (1964) propuso que las formaciones vegetales de los páramos son dominadas, en su mayoría, por cinco formas de vida; las rosetas acaules y caulescentes, arbustos, gramíneas perennes en macollas y cojines; aunque esta clasificación puede ser modificada dependiendo del autor. Vareschi (1970), para los páramos andinos de Venezuela, incluye nuevas categorías: plantas en espaldera, plantas en ramilletes de florones, y dos biotipos de regiones templadas, como son los geófitos y los terófitos de la clasificación de Raunkiaer.

De los diferentes sistemas de clasificación mencionados anteriormente, el de formas de vida de Hedberg (1964) es el mayormente empleado para describir la vegetación de los páramos andinos de Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú (Vareschi 1970, Monasterio 1980a) y es el criterio de selección utilizado en este trabajo (Sección 3.2). Se decidió trabajar con formas de vida y no con especies individuales debido a las ventajas que éste sistema de clasificación presenta:

- Posibilita evaluar y analizar los cambios en la vegetación en términos de una clasificación no taxonómica, la cual puede ser aplicada en otras localidades de manera sencilla.
- Puede tener una interpretación funcional o adaptativa más clara, puesto que las formas de vida presentan patrones morfológicos de importante significado adaptativo.
- Permite caracterizar los cambios en la abundancia del elemento dominante del bosque (árboles) sobre el límite continuo de crecimiento arbóreo, en relación a cambios en la abundancia de las formas de vida características del páramo (rosetas caulescentes, rosetas acaules, cojines, gramíneas en macolla y arbustos).

1.4. Modelos en la ecología

Los modelos de distribución de especies tienen un amplio rango de aplicaciones, y han sido empleados para determinar áreas de conservación, cuantificar el efecto de especies invasoras dentro de ecosistemas, establecer zonas para cultivos y determinar puntos críticos de biodiversidad. En la actualidad, los modelos de distribución en la ecología del paisaje son la única vía para predecir patrones espaciales de distribución de especies, poblaciones y formaciones vegetales, y a la vez permiten identificar su hábitat y simular los posibles efectos de cambios climáticos sobre estos (Withers y Meentemeyer, 1999; Beaumont *et al.*, 2005).

Para la elaboración de modelos de simulación, Verweij (1995) propone seguir tres pasos principales: (i) conceptualización: incluye definir los objetivos del modelo, estado de las variables, límites, construcción de diagramas conceptuales y desarrollo de ecuaciones; (ii) implementación: involucra la estimación de los parámetros, análisis de sensibilidad y calibración y (iii) evaluación: consiste en la validación o corroboración de los modelos, así como la definición de los límites del mismo.

De acuerdo a Botkin *et al.* (2007) existen en esencia cuatro clases de modelos para predecir los efectos de los cambios globales sobre la biodiversidad: (i) modelo del individuo, (ii) empleando un grupo de especies como unidad de interés en el modelo, (iii) modelos de integración de la biodiversidad con los modelos de circulación general y (iv) modelos basados en la biodiversidad total.

Los modelos de distribución de especies son modelos empíricos, basados en respuestas estadísticas o teóricas, en los cuales se relacionan observaciones de campo con

variables ambientales (Guisan y Zimmermann, 2000). A partir de estos modelos, y por medio de sistemas de información geográfica, es posible elaborar mapas en los que cada píxel que lo constituye arroja valores sobre las especies o formaciones vegetales con base en las variables ambientales utilizadas; de esta manera se obtienen los modelos de distribución en el espacio y serán la clase de modelos empleados en este proyecto.

La información suministrada anteriormente será de gran utilidad para poder comprender mejor la problemática que aborda este trabajo especial de grado, es decir, determinar y modelar la potencial distribución de formas de vida de plantas así como su posible respuesta frente a futuras condiciones climáticas cambiantes dentro del área de estudio.

1.5. Planteamiento del problema y justificación

El problema fundamental de este trabajo es analizar la relación existente entre factores ambientales clave (altitud, exposición, pendiente, profundidad del suelo) y la distribución de formas de vida de plantas, en un gradiente altotérmico en la alta montaña tropical, específicamente entre el límite superior de la línea continua de bosque y la zona inferior del ecosistema abierto de páramo andino, es decir, en la zona potencialmente más sensible a cambios climáticos. Esto permitirá a su vez, caracterizar los cambios en la estructura de la vegetación en la zona de colonización o avance del bosque sobre el páramo y analizar si existen patrones claros en la respuesta de la diversidad de formas de vida presentes en la zona superior de la transición entre el bosque paramero y el páramo andino.

Registros palinológicos proporcionan evidencias de avances y retrocesos altitudinales de los límites del páramo y selva nublada, así como su reducción y ampliación en superficie a causa de cambios climáticos durante el Pleistoceno (Van Der Hammen, 1974). Debido a que las formaciones vegetales encontradas en los páramos se encuentran determinadas principalmente por las características climáticas resultantes de procesos de elevación orográfica (Lauer, 1979), tanto el límite de crecimiento continuo arbóreo como las comunidades vegetales de la alta montaña, pueden ser empleadas como indicadores potenciales de la respuesta de la vegetación a los cambios climáticos (Kimball y Weihrauch, 2000); cabe preguntarse entonces si ¿la vegetación de la zona de transición entre el límite superior del bosque paramero y el páramo andino se estará desplazando gradualmente en la actualidad, sobre un eje altitudinal como respuesta a cambios climáticos?

Las características climáticas son determinantes en el funcionamiento y distribución de especies y ecosistemas, con un marcado efecto en zonas de alta sensibilidad como lo es la alta montaña tropical (IPCC, 1997; IPCC, 2002; FECYT, 2004; Jump y Peñuelas, 2005; Walther *et al.*, 2005). Este hecho es preocupante puesto que el clima en la actualidad está cambiando rápidamente (Le Treut *et al.*, 2007) y existe un desconocimiento en que manera estos cambios pudieran afectar los procesos particulares que se dan en los ecosistemas y cuál pudiera ser la posible respuesta de las formaciones vegetales frente a nuevas condiciones cambiantes. El Panel Intergubernamental para el Cambio Climático (IPCC), en el 2001, predijo un aumento en la temperatura entre 1,4 y 5,8 °C en los próximos 100 años, lo que implica que las variaciones climáticas en la alta montaña van a ocurrir a una tasa mucho mayor a la que la vegetación de la alta montaña ha respondido en los últimos miles de años (IPCC, 2001).

Como se vio anteriormente, en la actualidad existe un consenso en que los cambios globales tienen un marcado efecto sobre los ecosistemas. Para evaluar la posible respuesta de las especies y formaciones vegetales frente a estas nuevas condiciones climáticas, han sido desarrollados numerosos modelos de simulación basándose en escenarios de cambio que involucran a la temperatura, precipitación y concentración de dióxido de carbono (CO₂) (Verweij, 1995; Neilson *et al.*, 1998; Hulme y Sheard, 1999; Theurillat y Guissan, 2001; Chacón-Moreno *et al.*, 2003; Dullinger *et al.*, 2004; Hernández, 2006; Chacón-Moreno, 2007; Kessler *et al.*, 2007).

El desarrollo de este trabajo permitirá evaluar los posibles efectos de cambios globales sobre la distribución de formas de vida de plantas en los páramos andinos (sobre el límite superior del bosque paramero), mediante la creación de modelos de simulación bajo escenarios de cambio. Así mismo, podrá contribuir aportando información de utilidad sobre la dinámica del ecotono bosque paramero – páramo andino, al proyecto “De los Paisajes a los Ecosistemas: Funcionamiento de dos Ecosistemas Contrastantes en Diferentes Escenarios de Cambio Global” (LEAF por sus siglas en inglés) del cual forma parte y tiene entre sus objetivos: determinar la correspondencia entre variables ambientales clave y el límite entre el páramo y la selva montana e identificar grupos funcionales de plantas y patrones estructurales-funcionales ecosistémicos en gradientes a escala del paisaje.

En este sentido el estudio llevado a cabo es novedoso, puesto que no se consiguieron trabajos previos en donde se propongan modelos relacionados con la

distribución de formas de vida de plantas en un gradiente altitudinal, en el límite superior del crecimiento continuo de árboles (*Treeline*) en Los Andes tropicales. Nuevamente hay que hacer hincapié en la importancia de la escogencia de esta zona como área de estudio, debido a que es la zona de mayor susceptibilidad a ser colonizada por el bosque bajo cambios climáticos, lo cual implicaría el retroceso altitudinal del páramo andino.

1.6. Hipótesis

Las formas de vida de plantas (definidas *a priori*) van a mostrar diferente patrón de distribución espacial en un gradiente altitudinal, y este patrón podrá ser el reflejo de las adaptaciones a los factores ambientales y mesoclimáticos propios del gradiente.

Además, en escenarios de cambio climático, las formas de vida podrían modificar su patrón de distribución como respuesta a variaciones de las características meso-climáticas del gradiente.

Los anteriores planteamientos hipotéticos están basados en el conocimiento previo que existe sobre la influencia de factores ambientales sobre la distribución de especies y grupos funcionales (Goldstein *et al.*, 1984; Goldstein *et al.*, 1985; Rada *et al.*, 1987, Squeo *et al.*, 1991; Cabrera *et al.*, 1998; Márquez, 2002; Ely y Torres, 2003; Alvizu, 2004, entre otros), y en la información recopilada a través de trabajos realizados sobre el posible comportamiento de especies y formaciones vegetales frente a cambios climáticos, en Los Andes venezolanos (Chacón-Moreno *et al.*, 2003; Chacón-Moreno, (en preparación); Hernández, 2006).

1.7. Objetivo general

Determinar la distribución actual de formas de vida definidas por sus características morfológicas, a lo largo de un gradiente altitudinal en la zona de transición entre el límite del bosque y el páramo andino en Los Andes venezolanos, específicamente entre el límite superior del bosque paramero en la parte baja del páramo abierto.

Y modelar el posible patrón de distribución de estas formas de vida en escenarios de cambio climático.

1.8. Objetivos específicos

- Definir con base en características morfológicas diferenciales las formas de vida que pueden existir en el área de estudio.
- Determinar la relación entre los factores ambientales (altitud, espesor del horizonte A del suelo, pendiente, exposición) y la distribución de formas de vida en el páramo abierto.
- Elaborar modelos de respuesta de las formas de vida con respecto a los principales factores ambientales señalados.
- Caracterizar la distribución espacial de formas de vida utilizando modelos de respuesta ecológica y las variables ambientales en el contexto espacial.
- Modelar la distribución espacial de las formas de vida en escenarios de cambio climático.

1.9. Esquema de tesis

Este trabajo especial de grado se encuentra estructurado en cinco capítulos los cuales guardan una estrecha relación entre si. El primer capítulo, como se pudo observar, abarca el basamento teórico general sobre el cual se encuentra enmarcado el proyecto y se delimita el trabajo en cuanto a hipótesis y objetivos. El segundo capítulo presenta una descripción en detalle del área de estudio, se define la clase de vegetación encontrada así como las características climáticas y geomorfológicas. El capítulo tercero, presenta la respuesta de las formas de vida en relación a los parámetros ambientales, resultando en modelos de respuesta de éstas formas de vida; además se muestran los métodos de análisis de datos llevados a cabo, por medio de los cuales fue posible determinar la distribución de las formas de vida en el gradiente altotérmico. El cuarto capítulo presenta modelos de distribución en el contexto espacial de las formas de vida en el área de estudio, los pasos seguidos para la creación de los mismos, y plantea modelos en donde se muestra la posible distribución de las formas de vida bajo escenarios de cambio climático. Finalmente el quinto capítulo engloba conclusiones generales de los resultados obtenidos, así mismo plantea las limitaciones del proyecto y recomendaciones para futuros trabajos.

CAPÍTULO 2. ÁREA DE ESTUDIO

2.1. Localización

El área de estudio se encuentra localizada dentro del Parque Nacional Sierra Nevada, Estado Mérida, Venezuela (figura 2.1a), sierra en la cual se ubican los picos más altos de los Andes venezolanos con elevaciones superiores a los 4.500 m de altitud (Bolívar, Humboldt, Bonpland, Concha, Toro y León) (Silva, 2001).

Debido al relativo fácil acceso a la zona y el estado poco alterado de la vegetación, se trabajó al sur de la estación La Aguada del Sistema Teleférico de Mérida. Geográficamente, se ubica dentro de las coordenadas 8° 35' de latitud Norte y 71° 09' de longitud Oeste (figura 2.1b, cuadrado gris), a una altitud comprendida entre los 3.300 y 3.550 m de altitud, en el ecotono que existe entre el bosque paramero y el páramo andino (Monasterio, 1980b). Específicamente en el ecotono existente entre el límite superior del bosque paramero y el páramo abierto.

La delimitación del área de estudio (figura 2.1c) fue hecha con base en el mapa de curvas de nivel, escala 1:25.000, hoja 5941-I-SE de la Cartografía Nacional. Como límite altitudinal inferior se tomó la cota de 3.200 m de altitud y como límite superior la cota de 3.600 m de altitud.

En la figura 2.2 se muestra esquemáticamente la transición entre la vegetación propia de la selva nublada a la vegetación del páramo andino. Se muestran tres zonas altitudinales (A: 3.500 m, B: 3.400 m y C: 3.300 m de altitud). Puede observarse cómo la vegetación cambia a partir de una formación vegetal dominada por especies arbóreas, atraviesa una zona de arbustos y árboles de menor porte (bosque paramero), hasta que finalmente está dominada por la vegetación característica del páramo abierto (pajonal – rosetal).

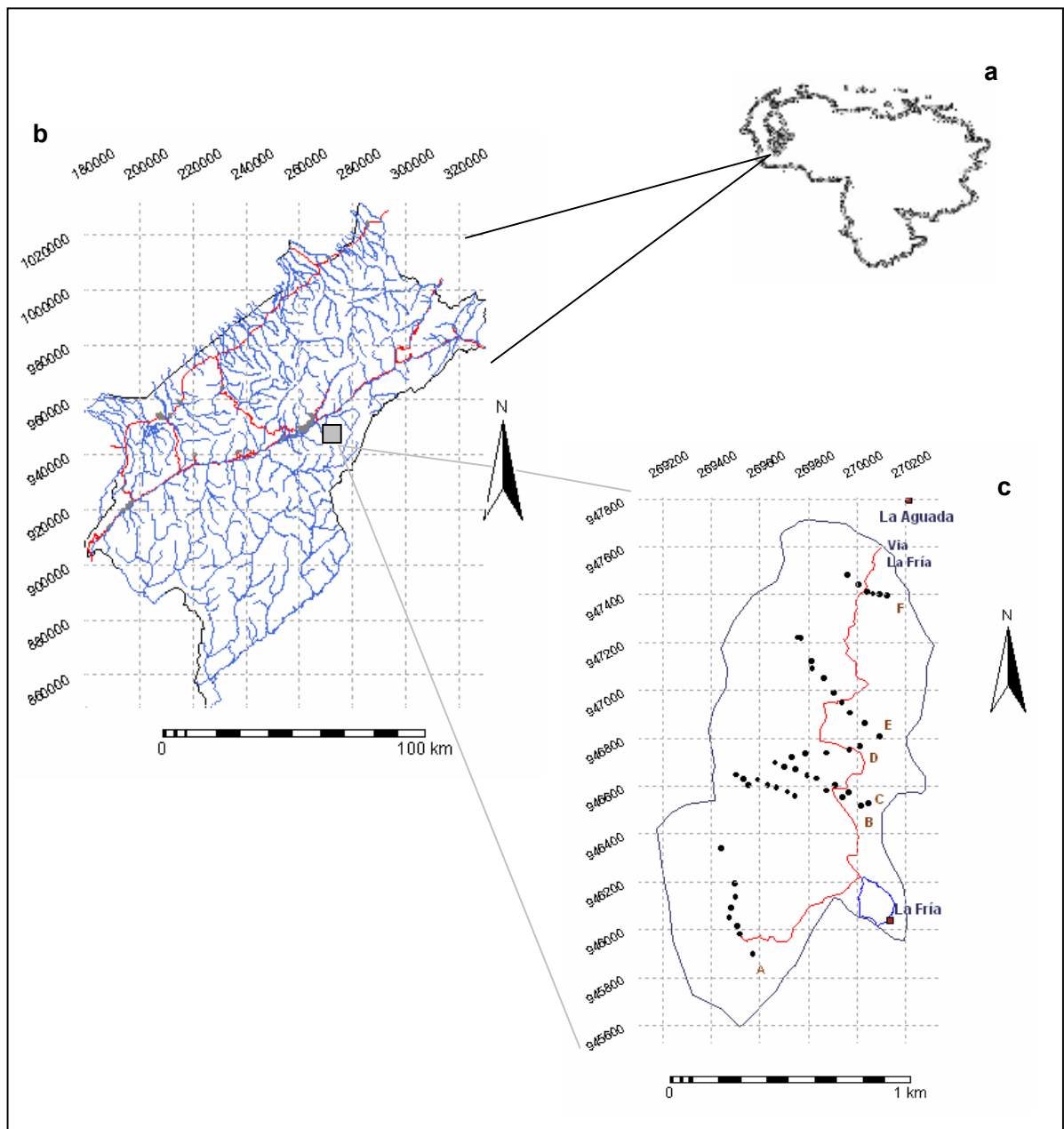


Figura 2.1. Localización del área de estudio en el contexto nacional y regional (a) Ubicación del Estado Mérida a nivel nacional; (b) Estado Mérida, Venezuela. De color azul se muestran las redes hídricas, en color rojo las vías principales y en gris pueblos y ciudades, el cuadrado gris demarca el área de estudio; y (c) Delimitación del área de estudio. La línea de color rojo representa el camino de la estación La Aguada a la Laguna de La Fría, los puntos de color negro indican las transectas en donde se realizó el muestreo, las letras A – F identifican cada transecta. Las coordenadas de los mapas b y c están en unidades métricas del sistema UTM. (Mapas elaborados por A. Arzac)

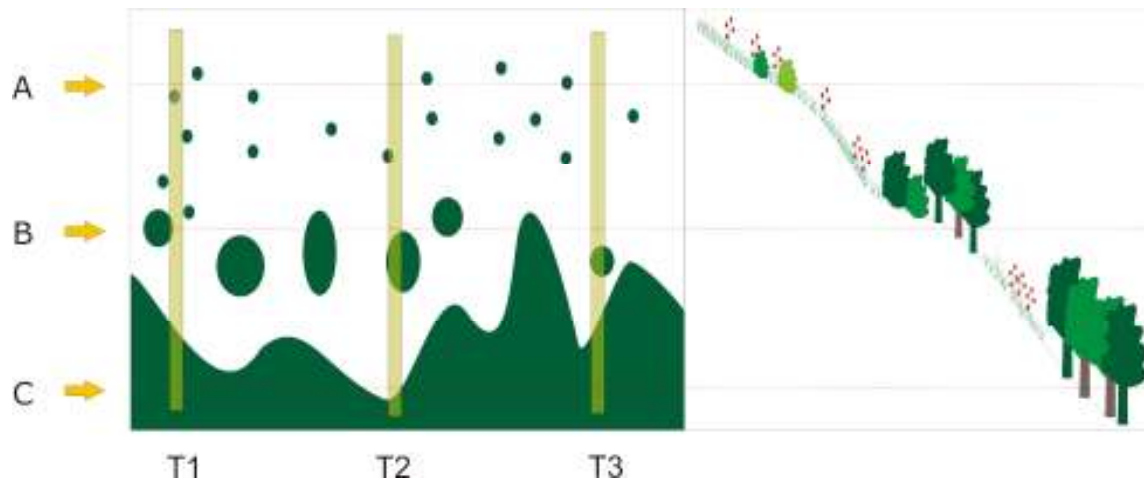


Figura 2.2. Esquema de transición de vegetación de la selva nublada al páramo andino. Las letras indican niveles altitudinales (A: 3.500 m, B: 3.400 m y C: 3.300 m de altitud). T1, T2 y T3 representan las transectas de estudio del proyecto LEAF. Tomado de Dulhoste, (En Preparación).

2.2. Condiciones climáticas generales

Monasterio y Reyes (1980), presentaron y analizaron datos sobre el clima de esta región, catalogándola como el páramo más húmedo de los Andes de Venezuela con una precipitación anual de 1.811 mm. Por su parte Andressen y Ponte (1973) la definen climatológicamente como "Clima de Páramo muy Húmedo". Petit (1984) en Yáñez (1998a), señala que el área se ve afectada de manera continua por masas de aire húmedo provenientes de la cuenca del río Chama.

Presenta un régimen de precipitación típicamente bimodal, es decir, dos períodos de alta lluviosidad y dos épocas de baja lluviosidad. El primer máximo de precipitación está comprendido entre abril y junio, y el segundo entre octubre y noviembre sumando un total de ocho meses lluviosos; siendo abril, mayo y octubre los de mayor precipitación (figura 2.3). La época seca puede variar de uno a cuatro meses, la primera inflexión ocurre a principio del año entre febrero y marzo; el segundo mínimo en la precipitación, que suele ser de menor intensidad que el primero, se sitúa entre junio y agosto y es conocido popularmente como el "veranito de San Juan". Febrero corresponde al mes más seco con una precipitación de 50 mm (Monasterio y Reyes, 1980).

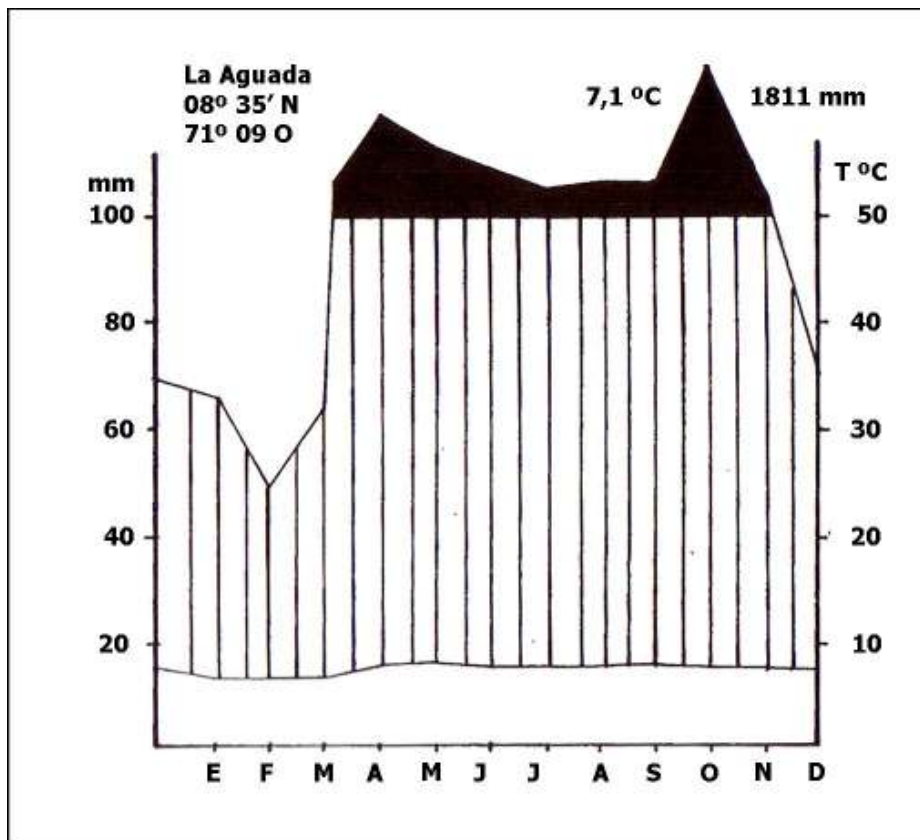


Figura 2.3. Climadiagrama de la estación La Aguada a 3.452 m de altitud en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Tomado de Monasterio y Reyes (1980).

La temperatura media anual es isoterma (7,1 °C), siendo el mes más frío febrero con una mínima de -1 °C, julio y septiembre son los más cálidos. En el climadiagrama de la figura 2.3 se puede observar que la temperatura media mensual más baja se presenta en la época de menores precipitaciones, ya que el cielo es más despejado y se pierde más calor por emisión de radiación de onda larga durante la noche.

El primer mínimo en la precipitación corresponde a la época de menores aportes hídricos en el año. Sin embargo, no es ecológicamente significativo, pues como se representa en el climadiagrama de la localidad, se encuentra rodeado por aportes hídricos sustanciales a ambos lados y no constituye nunca a épocas deficitarias. Por lo tanto, la zona puede considerarse con un balance hídrico positivo todo el año e incluso con exceso en algunas épocas (Monasterio y Reyes, 1980).

Azócar y Monasterio (1980) señalan que la influencia de la exposición, en condiciones tropicales, se manifiesta fundamentalmente mediante diferencias en insolación y radiación incidente, resultando la exposición Este más cálida durante todo el año.

2.3. Características mesoclimáticas del área

Los datos climáticos presentados a continuación son preliminares, tomados cada 10 minutos como parte del proyecto LEAF y corresponden a los meses de julio y agosto de 2007, época en la que fue realizado el trabajo de campo. Dichos datos provienen de seis estaciones microclimáticas marca HOBO colocadas en laderas de distinta exposición (Oeste, Noroeste y Norte) en las cercanías de la estación La Aguada del Sistema Teleférico de Mérida, Venezuela, a 150 cm del suelo. Las estaciones fueron ubicadas en tres niveles altitudinales diferentes: la primera se encuentra a 3.500 m de altitud y corresponde a una zona de páramo abierto; la segunda se ubica a 3.400, en una matriz de páramo; y la tercera a 3.300 m en una isla de páramo próxima al bosque paramero.

En las figuras 2.4 a 2.6 se presentan los promedios horarios de la temperatura media del aire (150 cm sobre el suelo) correspondiente a un periodo de 62 días, registrados por medio de los sensores en cada una de las exposiciones evaluadas en el gradiente. En los gráficos se muestra en rojo la temperatura media a 3.300 m de altitud, en verde la media a 3.400 m de altitud y en azul la media a 3.500 m de altitud.

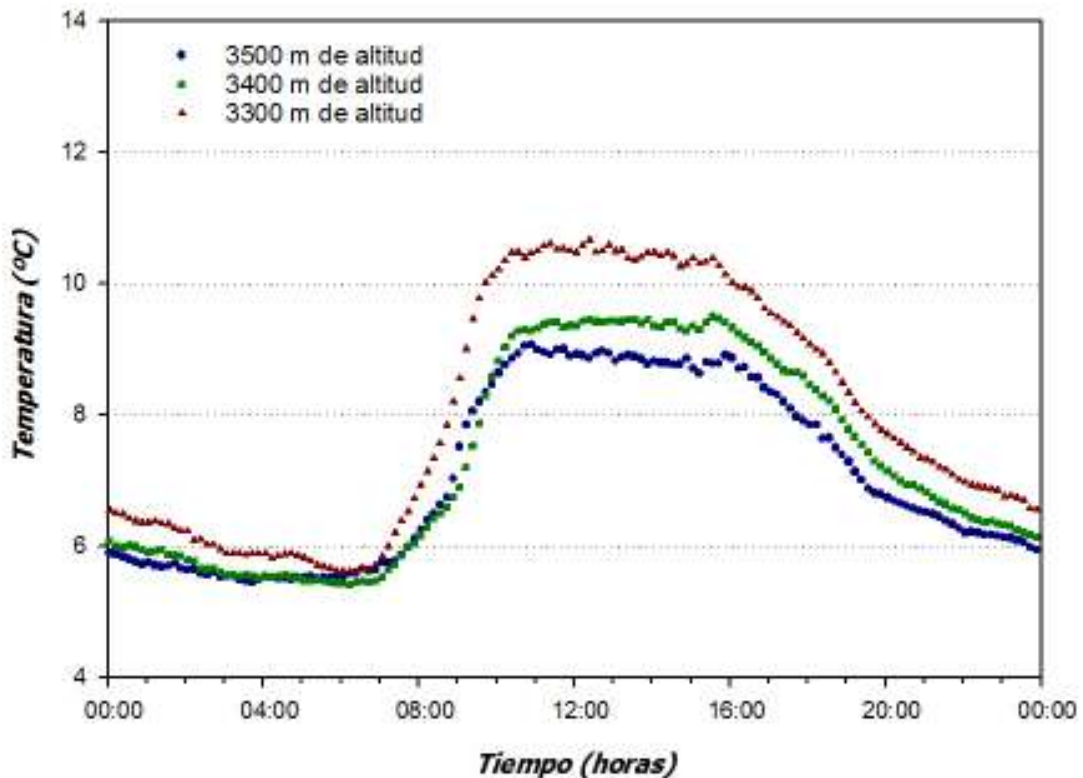


Figura 2.4. Promedio horario de temperatura a 1,5 m del suelo registrado durante julio y agosto de 2007, en ladera con exposición Oeste en un gradiente altitudinal de 200 m en cercanías a la estación La Aguada del teleférico, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. De color rojo se muestra el promedio de temperatura a 3.300 m de altitud, en verde la media de temperatura a 3.400 m, y en azul el promedio de temperatura a 3.500 m de altitud.

En términos generales, los sensores colocados tanto en exposición Oeste (figura 2.4), Noroeste (figura 2.5) y Norte (figura 2.6) registraron un aumento en los valores de temperatura a partir de las 08:00 h hasta las 10:00 h, punto en el cual ésta se mantiene constante por un lapso de cuatro horas, a partir de las 16:00 h se observa una tendencia a disminuir.

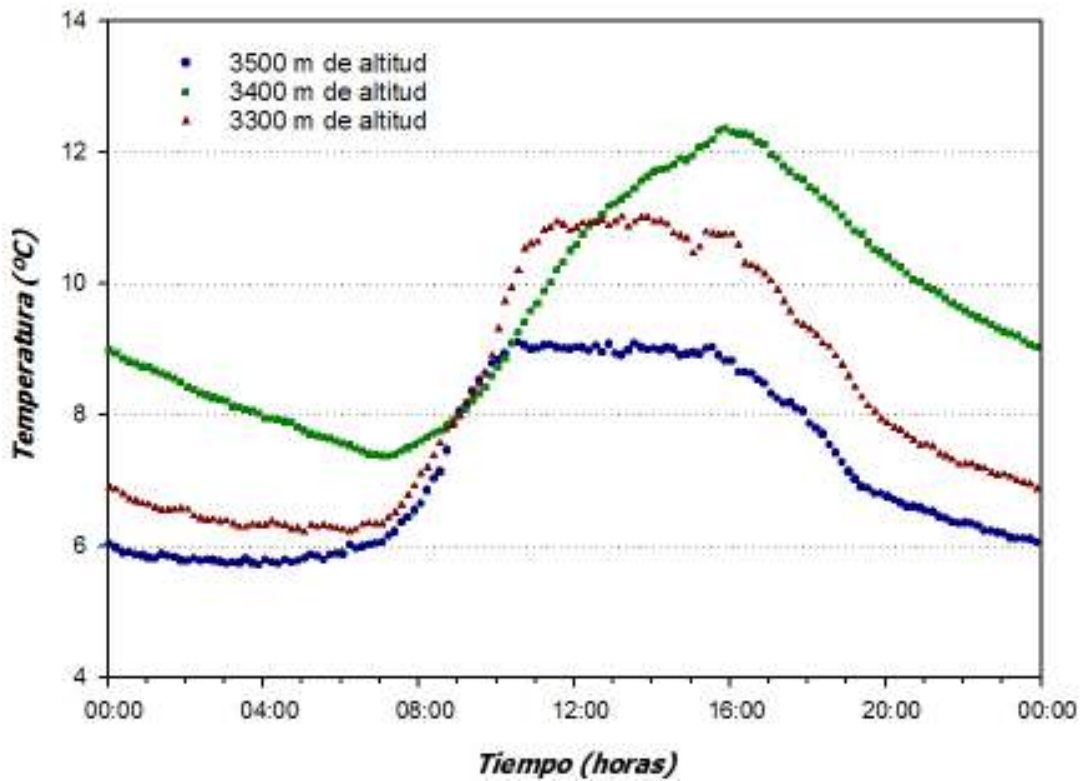


Figura 2.5. Promedio horario de temperatura a 1,5 m del suelo registrado durante julio y agosto de 2007, en ladera con exposición Noroeste en un gradiente altitudinal de 200 m en cercanías a la Estación La Aguada del teleférico, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. De color rojo se muestra el promedio de temperatura a 3.300 m de altitud, en verde la media de temperatura a 3.400 m, y en azul el promedio de temperatura a 3.500 m de altitud.

Se observa que la temperatura máxima presenta mayor variación a lo largo del día sobre el gradiente altitudinal, la cual se hace más notoria a las 10:00 h y 16:00 h, horas que delimitan el período de menor variación térmica anteriormente mencionado.

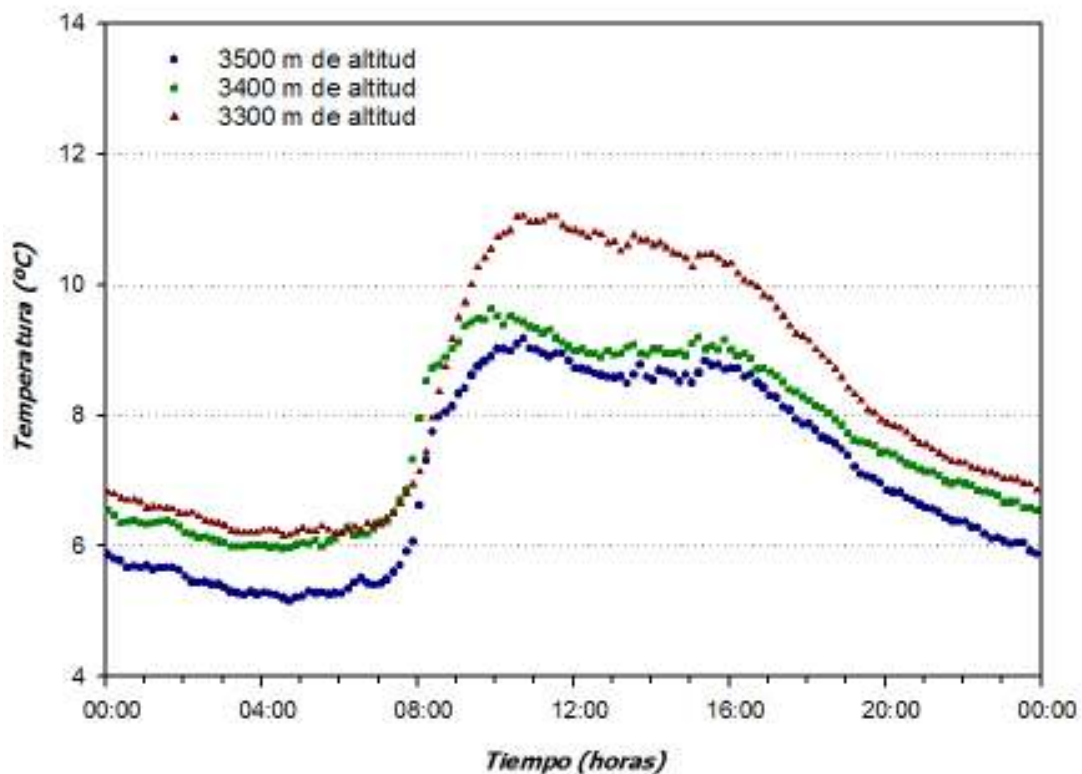


Figura 2.6. Promedio horario de temperatura a 1,5 m del suelo registrado durante julio y agosto de 2007, en ladera con exposición Norte en un gradiente altitudinal de 200 m en cercanías a la Estación La Aguada del teleférico, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. De color rojo se muestra el promedio de temperatura a 3.300 m de altitud, en verde la media de temperatura a 3.400 m, y en azul el promedio de temperatura a 3.500 m de altitud.

La tabla 2.1 muestra en resumen los valores medios de temperatura del aire a 150 cm sobre el suelo, así como promedio de máximas y mínimas y rango de variación de la temperatura en función de la altitud encontrada en cada una de las laderas de distinta exposición, durante un período de dos meses (julio y agosto de 2007). Se hace referencia a los promedios de máximas y mínimas, y no a la máxima y mínima absoluta, ya que los datos con los que se cuenta no abarcan en su totalidad a la época seca ni a la época húmeda. Se puede apreciar que a una misma altitud las medias de temperatura presentan pequeñas diferencias entre las laderas de exposición Oeste, Noroeste y Norte, siendo la ladera de exposición Noroeste levemente más cálida y la ladera de exposición Oeste consistentemente más fría.

Tabla 2.1. Valores medios de temperatura (°C) y promedios de máximas y mínimas, registradas cada 10 minutos durante julio y agosto de 2007 a 1,5 m sobre el suelo en laderas de exposición Oeste, Noroeste y Norte en el gradiente altotérmico, en las cercanías a la estación La Aguada del Teleférico de Mérida, Venezuela. Los valores entre paréntesis indican la variación media en el gradiente cada 100 m.

Exposición		Oeste (O)	Noroeste (NO)	Norte (N)
Altitud (m)				
3500	máxima	9,3	9,4	9,2
	media	7,0	7,2	7,1
	mínima	4,9	5,0	5,2
3400	máxima	9,3	10,1	9,7
	media	7,3 (0,3)	7,8 (0,6)	7,6 (0,5)
	mínima	5,0	5,6	5,8
3300	máxima	10,4	10,7	10,5
	media	8,0 (0,7)	8,3 (0,5)	8,3 (0,7)
	mínima	5,6	6,1	6,4

Las diferencias en cuanto a la temperatura que se observa entre las laderas Oeste, Noroeste y Norte, siendo las laderas de exposición Oeste más frías que las demás, puede ser un factor clave para el establecimiento de las especies vegetales dentro del área de estudio, lo cual resulta ser de particular interés en el presente estudio. Sin embargo, hay que recordar que no se cuenta con un registro de datos ambientales que abarque un largo período de tiempo, por lo tanto no es posible asegurar con certeza que estas diferencias térmicas se mantienen durante todo el año.

Además, es posible observar una variación promedio de la temperatura de 1,1 °C en función del gradiente altitudinal, encontrándose las medias más bajas en zonas de mayor elevación y las más altas en las zonas de menor altitud en el gradiente (figura 2.7). En la figura 2.7 se presenta, a manera gráfica, el gradiente altotérmico obtenido a partir de los valores medios de temperatura del aire (150 cm sobre el suelo), en las seis estaciones colocadas a lo largo del área de estudio para el periodo julio-agosto de 2007.

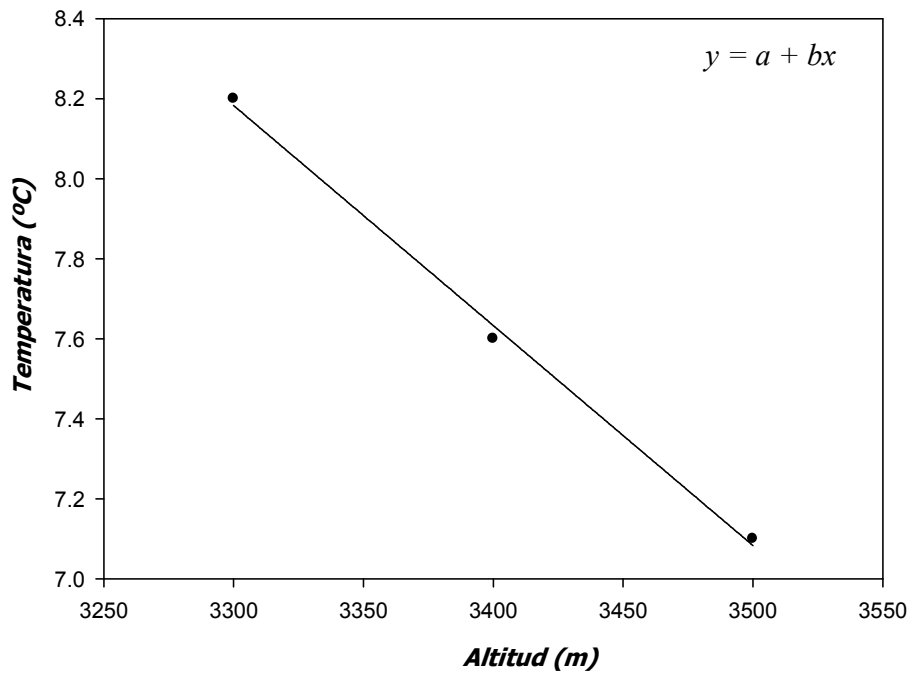


Figura 2.7. Gradiente altotérmico obtenido de las temperaturas diarias de un periodo de 62 días (julio y agosto) en exposiciones distintas (Oeste, Noroeste y Norte) en tres puntos altitudinales (3.500, 3.400 y 3.000 m de altitud), en las cercanías a la estación La Aguada del Teleférico de Mérida, Venezuela. La ecuación obtenida de la regresión es lineal, donde (y) es la temperatura en función de la altitud (x): $y=26,533-0,006*altitud$. $R^2 = 0,99$.

Cabe destacar que el gradiente presentado en la figura 2.7, a pesar de solo estar compuesto por tres estaciones climáticas, presenta una pendiente igual al gradiente altotérmico presentado por Chacón-Moreno *et al.* (en preparación). Lo que implica una disminución de la temperatura de 0,006 °C por cada 100 m en elevación.

En la figura 2.8 se muestran las temperaturas medias a una misma altitud (3.550 m) con la finalidad de comparar las laderas de distinta exposición (Oeste, Noroeste y Norte). Se puede apreciar que durante la noche la ladera Norte presenta menor temperatura y la Noroeste es la que presenta mayor temperatura. Este patrón se mantiene durante el período más cálido del día (8:00 h a 16:00 h), sin embargo a partir de las 16:00 horas la temperatura en las tres exposiciones son similares.

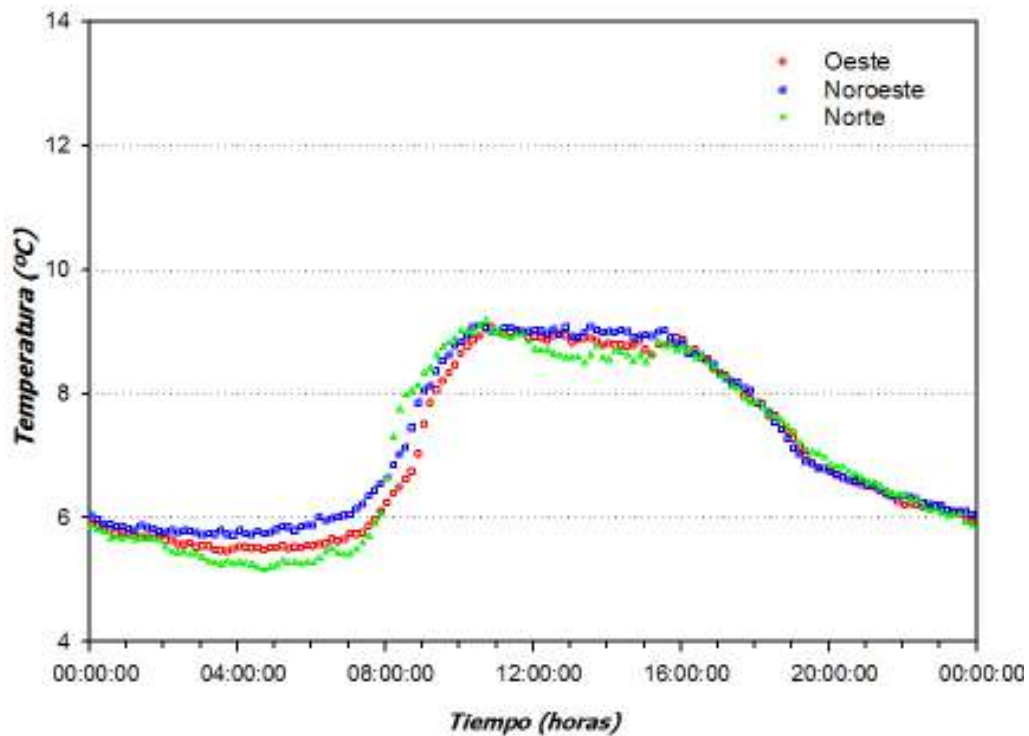


Figura 2.8. Comparación de la media de temperatura del aire a 1,5 m del suelo entre laderas de distinta exposición, a 3.550 m de altitud durante julio y agosto de 2007, en cercanías a la Estación la Aguada del Teleférico, en la Sierra Nevada, Mérida, Venezuela. En rojo se muestra la ladera de exposición Oeste, en azul la ladera de exposición Noroeste y en verde la ladera de exposición Norte.

La figura 2.9 muestra promedios de radiación por hora en el transcurso de dos meses; se puede apreciar que a lo largo del gradiente ocurre un pico en los valores de radiación cerca del mediodía. A 3.500 m de altitud (figura 2.9a) la ladera de exposición Oeste recibe mayor cantidad de radiación que las laderas de exposición Noroeste y Norte, que reciben cantidades similares en las tres estaciones; a 3.400 m de altitud (figura 2.9b) las laderas de exposición Noroeste y Norte son las que reciben mayor radiación, ambas presentan valores similares, mientras que la ladera de exposición Oeste es la que recibe menor cantidad de radiación durante el día, esta diferencia podría ser atribuida a la ubicación del sensor. A 3.300 m de altitud (figura 2.9c), no se aprecian diferencias significativas en la cantidad de radiación que reciben las laderas.

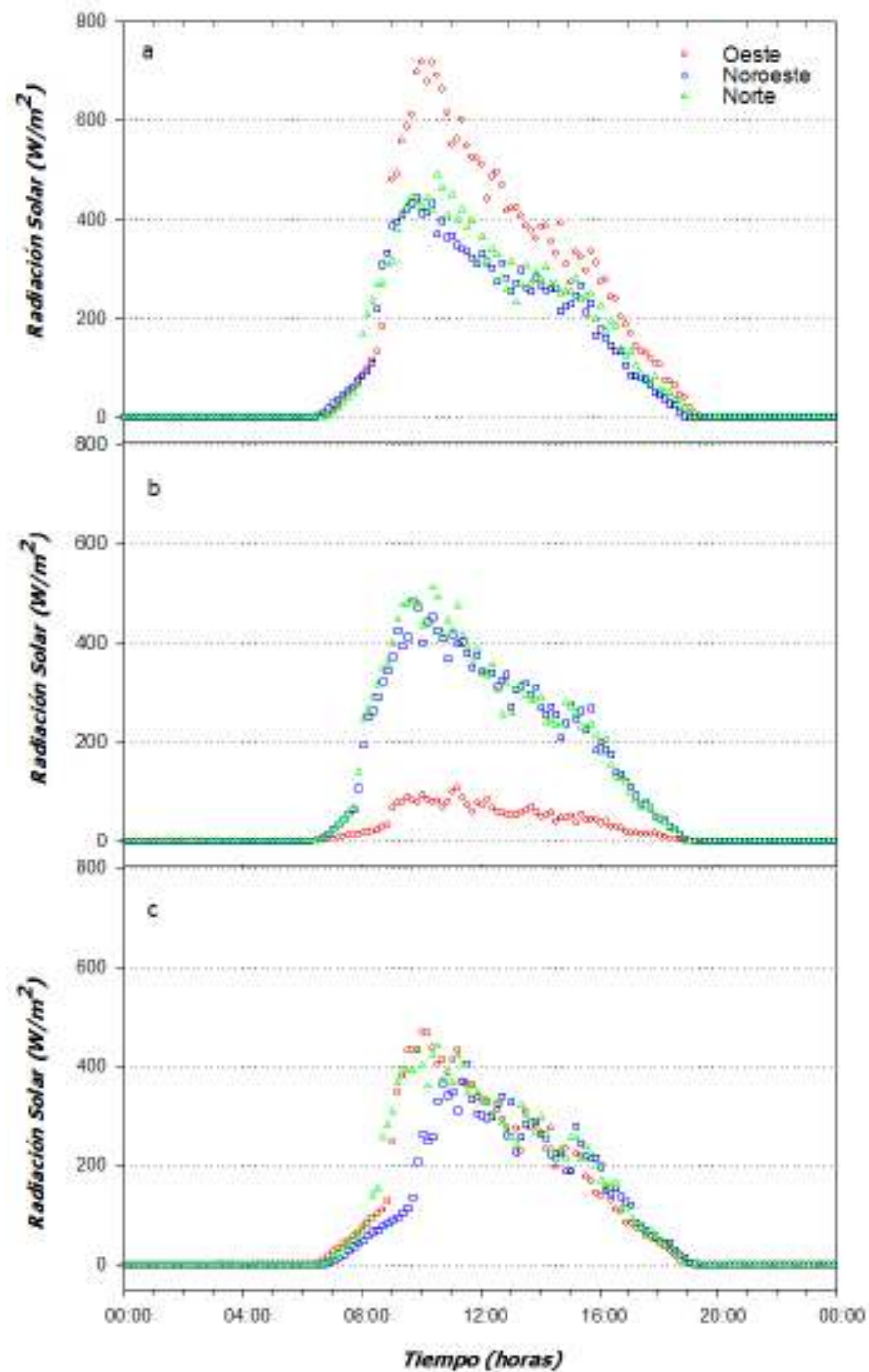


Figura 2.9. Comparación de la media de radiación solar a 1,5 m del suelo recibida en laderas de distintas exposiciones durante julio y agosto de 2007, en un gradiente altitudinal de 200 m en cercanías a la estación La Aguada del Teleférico, en la Sierra Nevada, Mérida, Venezuela. En rojo se muestra la ladera de exposición Oeste, en azul la ladera de exposición Noroeste y en verde la ladera de exposición Norte, (a) 3.500 m de altitud, (b) 3.400 m de altitud y (c) 3.300 m de altitud.

2.4. Aspectos geológicos, geomorfológicos y suelo

En general, La Sierra Nevada de Mérida, ubicada en Los Andes venezolanos, fue afectada por la Glaciación Mérida, la cual estuvo comprendida entre 65.000 a 10.000 años de la Glaciación Wisconsin (Méndez, 1997). Para Schubert (1979, 1980), la acción de los glaciares en la Sierra Nevada de Mérida está evidenciada por la presencia de morrenas, circos, aristas y valles glaciales, cuya ocurrencia es común por encima de los 3.500 m de altitud. A causa de este modelado glacial, los principales depósitos cuaternarios están constituidos por: (i) till morrénico, (ii) sedimentos fluvioglaciales y (iii) depósitos fluviales. En particular el área de estudio donde se trabajó fue sobre laderas, evitando fondos de valle glaciales o fluvioglaciales, cañadas y escarpes rocosos.

Afloran rocas pertenecientes al Grupo Iglesias (Precámbrico Superior), principalmente rocas ígneas y sedimentarias metamorfizadas intensamente. Se trata de ortogneises bióticos, gneises migmáticos, agegneises porfidoblásticos y gneises de grano fino (PDVSA-Intevep, 2007).

Berg en Colmenares (2002), describe suelos jóvenes y poco profundos para esta localidad, de textura por lo general de franco arenosa a franco arcillosa de tipo Inceptisol, con un horizonte órgano-mineral (A) de una profundidad mayor a 18 cm (Acevedo *com. pers.*). La profundidad puede variar en función de la pendiente y características del relieve. Yáñez (1998b) analizó los suelos de la región y determinó que poseen un bajo porcentaje de saturación de bases, son ácidos, con bajo contenido de calcio y magnesio, contenido bajo a medio de fósforo y potasio, altos contenidos de carbono orgánico y nitrógeno total, alta capacidad de intercambio catiónico y baja capacidad de retención de agua.

2.5. Vegetación

Los páramos en vertientes húmedas se ubican por encima de los 3.000 m de altitud sobre el límite continuo de crecimiento arbóreo y su límite superior se halla en torno a las nieves perpetuas entre los 4.500 y 4.800 m de altitud (Monasterio, 1980a; Ataroff y Sarmiento, 2004). El área de estudio, al estar enmarcada en un gradiente altitudinal comprendido entre los 3.300 y 3.550 m de altitud, exhibe en su mayoría una vegetación correspondiente a la del páramo andino con predominio de la formación pajonal paramero en dos de sus expresiones (foto 2.1): pajonales-rosetales y pajonales-arbustales (Monasterio, 1980b; Monasterio y Reyes, 1980).

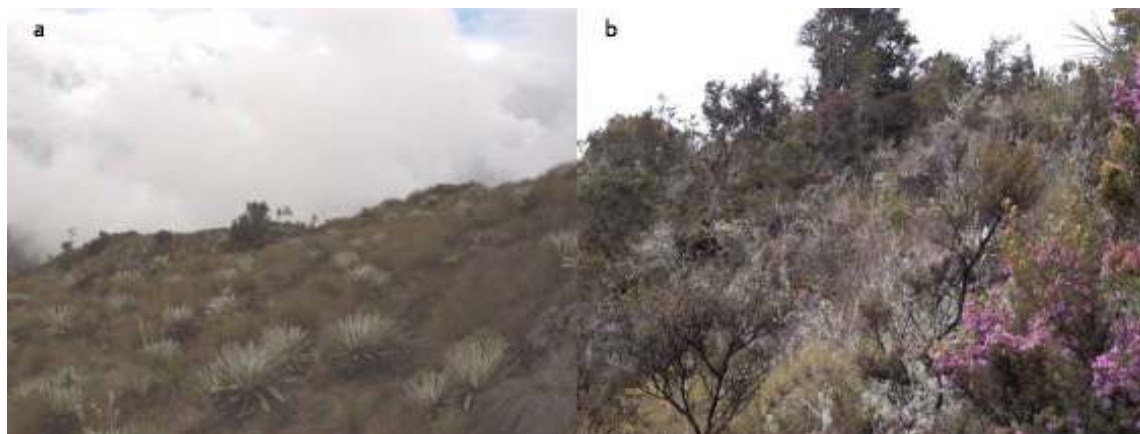


Foto 2.1. Área de estudio en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela tomadas en julio de 2007. (a) Pajonal-Rosetal, (b) Pajonal-Arbustal. (Fotografías R. Dulhoste y A. Arzac).

Esta clase de formación se compone de tres estratos de vegetación; el estrato más alto está constituido por rosetas y arbustos con un tamaño entre 0,50 a 1,50 m; un segundo estrato entre 20 a 50 cm de altura, representado en su mayoría por gramíneas y hierbas, es el de mayor dominancia con una cobertura que oscila entre 80 y 100%; y un estrato más bajo, entre 3 y 10 cm de gramíneas y hierbas de bajo porte (Yáñez, 1980b).

Las especies de mayor relevancia para Yáñez (1998b) y Berg y Suchi (2001) dentro de la composición florística de la zona, agrupadas bajo el criterio de selección de formas de vida propuesto por Hedberg (1964) son: **Rosetas caulescentes gigantes:** *Espeletia schultzei* Wedd., *Ruilopezia artropurpurea*, *E. weddellii*, *Blechnum loxense*; **Graminoides en macolla:** *Calamagrostis efusa*, *Carex jamesonii*, *Cortaderia hapalotricha*; **Rosetas acaules:** *Moritzia lindenii*, *Acaena cylindrostachya*, *Gnaphalium paramorum*, **Arbustos escleromórficos:** *Hypericum laricifolium.*, *Hypericum caracasenum*, *Hypericum brathys*, *Pernettya postrata*, *Hesperomeles pernettyoides*, *Chaetolepis lindeniana*; y **Herbáceas:** *Geranium multiceps.*, *Orthosanthus chimboracensis*, *Lachemilla verticillata*, *Jamesonia imbricata*.

En el límite inferior del gradiente estudiado se comienza a observar una estratificación boscosa característica de la vegetación del bosque paramero (foto 2.2), formación vegetal encontrada en las zonas bajas de los páramos, constituida mayoritariamente por especies cuya forma de vida es arbórea con individuos de al menos 5

m de alto. Dentro del área de estudio la clase de bosque paramero encontrado corresponde mayoritariamente al bosque de *Libanothamnus neriifolia* descrito en Monasterio (1980b).



Foto 2.2. Bosque paramero de *Libanothamnus neriifolia* en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Tomada en julio de 2007. (Fotografía R. Dulhoste y A. Arzac).

El bosque paramero presente en el área de estudio posee tres estratos o capas diferenciables (Yáñez, 1998b):

- **Arbóreo:** con árboles de al menos 5 m de alto, entre las especies de mayor frecuencia *Libanothamnus neriifolia*, *Libanothamnus lucidus*, *Podocarpus oleifolius*.
- **Arbustivo:** con una altura entre 0,7 a 2 m constituido por arbustos como *Myrsine dependens* (, *Senecio magnicalyculatus*, *Vaccinum meridionale*, *Hesperomeles ferruginea*.
- **Sotobosque:** es el estrato de menor tamaño, de 0 a 0,7 m presentando en su mayoría herbáceas no gramíneas.

En resumen, el área de estudio se encuentra ubicada en uno de los páramos más húmedos de Venezuela (1.811 mm de precipitación anual), en el ecotono existente entre el límite superior del bosque paramero y el páramo andino abierto, entre los 3.300 y 3.550 m de altitud en las cercanías de la estación La Aguada del Sistema Teleférico de Mérida

(Venezuela), con una temperatura media anual de 7,1 °C. Presenta vertientes más o menos abruptas en las cuales afloran rocas pertenecientes al Grupo Iglesias y predominan suelos jóvenes (Inceptisoles en su mayoría). La vegetación de la zona está dominada por pajonales-rosetales y arbustales, los cuales se encuentran en contacto casi directo con el bosque paramero. La información suministrada en este capítulo será de utilidad en la discusión de los capítulos siguientes.

CAPÍTULO 3. DISTRIBUCIÓN DE LAS FORMAS DE VIDA EN EL GRADIENTE

3.1. Introducción

En este capítulo se pretende determinar la distribución de formas de vida en un gradiente altotérmico, considerando variaciones en la altitud, pendiente y exposición en distintos puntos del área de estudio, con la finalidad de encontrar diferentes respuestas a los factores ambientales por parte de las formas de vida.

Según Urban *et al.* (2000), existen tres agentes principales que contribuyen en la formación de los paisajes: (i) abióticos como gradientes altitudinales, heterogeneidad del suelo y microclima; (ii) procesos bióticos, ejemplos de ellos son mecanismos demográficos, competencias intra e interespecies y dispersión; y (iii) regímenes de disturbios en los cuales pueden interactuar los factores bióticos y abióticos. La heterogeneidad del paisaje encontrada en la alta montaña tropical y de zonas templadas es producto de la combinación de estos agentes.

Una característica llamativa de la alta montaña en general, es la zonación de las especies y formaciones vegetales dentro de límites altitudinales más o menos precisos, como consecuencia de la presencia de gradientes (Hastenrath, 1979; Monasterio, 1980b; Sarmiento, 1987; Silva, 2002; Becker *et al.*, 2007). Es por ello que han sido empleados, durante largo tiempo, análisis de gradientes para inferir sobre la importancia de las condiciones ambientales en la distribución de las especies vegetales. Por otra parte, el estudio de la respuesta a lo largo de gradientes altitudinales de comunidades vegetales, presenta la ventaja de trabajar con grandes cambios ambientales en cortas distancias (Márquez, 2002; Alvizu, 2004).

En el páramo andino, el gradiente de mayor relevancia es el altotérmico. Representa una disminución de la temperatura media alrededor de 0,6 °C por cada 100 m de elevación. Según Sarmiento (1987) es uno de los principales agentes determinantes de la distribución de la vegetación. Otro gradiente altitudinal es el de precipitaciones el cual puede dividirse en dos situaciones, una de ellas es el incremento de las precipitaciones en función de la altitud hasta alcanzar un máximo cerca de los 2.500 m de altitud que corresponde a la franja de la selva nublada, en la segunda situación el máximo en la precipitación se da en elevaciones inferiores a 1.000 m de altitud (Sarmiento, 1987). También existe un gradiente de radiación común a todas las montañas, en el que los flujos de radiación se incrementan generalmente

en función de la altitud (Azócar y Rada, 2006). Algunos estudios llevados a cabo en gradientes en los Andes de Venezuela, se encuentran los realizados por los siguientes autores:

- Goldstein *et al.* (1985), determinaron que el punto de inicio del congelamiento de distintas especies del género *Espeletia*, se hace más negativo a medida que se asciende en un gradiente altitudinal (2.850 a 4.200 m de altitud).
- Rada *et al.* (1987), al estudiar el sobreenfriamiento y la temperatura de daño en cuatro poblaciones de *Espeletia schultzii*, encontró que ambas variables disminuyen a medida que se incrementa la altitud.
- Squeo *et al.* (1991), encontraron una relación lineal entre la temperatura de congelamiento y el tamaño de las plantas.
- Briceño (1992), consiguió un incremento en la capacidad de sobreenfriamiento en dos especies del género *Lupinus* en función del aumento en la altitud.
- Tirado (1997), reportó la disminución del tamaño de la lámina foliar en arbustos desde micrófilas hasta leptófilas, a medida que se asciende en el gradiente altitudinal.
- Yáñez (1998b), al evaluar el cambio en la composición florística que ocurre en un gradiente altitudinal en la zona de transición entre la selva nublada y el páramo andino en Los Andes venezolanos, encontró que el número de especies tiende a ser mayor en donde colindan ambos ecosistemas (alrededor de los 3.200 m de altitud), puesto que allí se evidencia una mezcla de elementos del páramo y la selva nublada, así como especies propias de la zona de transición.
- Márquez (2002), encontró una marcada diferencia entre la distribución de especies gramínoideas C3 y C4 al estudiar sus rutas metabólicas y mecanismos de resistencia a bajas temperaturas en un gradiente altitudinal (2.500 a 4.200 m de altitud). Las especies C3 se distribuyen predominantemente en las zonas de mayor altitud del gradiente y especies C4 en las partes bajas del gradiente.
- Ely y Torres (2003), encontraron una variación en el tamaño y coloración de la hoja de *Chaetolepis lindeniana* (arbusto micrófilo) en microhábitats de diferente iluminación en un gradiente altitudinal en la Sierra Nevada de Mérida.

- Alvizu (2004), consiguió cambios importantes en la riqueza, complejidad y composición florística en dos gradientes altitudinales, donde a partir de cierta altitud disminuye abruptamente el número de especies.
- Azócar y Rada (2006), sugieren que a causa del gradiente de temperatura en el continuo suelo-aire, las plantas que crecen a nivel del suelo pueden estar sometidas a un estrés térmico similar al que se encuentran expuestas las plantas que crecen en altitudes mayores. Por tal motivo los mecanismos de respuesta a este estrés térmico pueden ser similares.
- Hernández (2006), estimó y modeló en el contexto espacial la importancia numérica y distribución de seis especies vegetales en un gradiente altitudinal en el páramo andino, encontrando diferencias en el óptimo altitudinal de distribución de los distintos estadios de *Espeletia schultzii* (roseta caulescente).

Además del efecto de los gradientes altotérmico, de radiación y de precipitación sobre la distribución de la vegetación en la alta montaña, Dudley (1978) presenta otros factores que pueden contribuir en la distribución de la vegetación: (i) el efecto del viento en zonas templadas tiene una fuerte influencia en la dirección de crecimiento de árboles y arbustos; (ii) el contenido mineral del suelo; (iii) drenaje del suelo (en suelos porosos el agua de lluvia puede ser inalcanzable por las plantas); (iv) temperaturas bajas del suelo, las cuales pueden tener efectos adversos en el crecimiento de la planta y, (v) radiación solar captada por las hojas de las plantas.

El evaluar el posible efecto de la altitud, pendiente y exposición sobre la distribución de formas de vida en un gradiente altotérmico, en la zona superior de la transición entre el bosque paramero y el páramo andino en los Andes venezolanos, puede contribuir a una mejor comprensión de la dinámica del ecotono bosque – páramo, por medio de la caracterización de cambios en la estructura de la vegetación en la zona de avance del bosque y retroceso del páramo.

El objetivo principal de este capítulo es determinar la relación entre los factores ambientales (altitud, pendiente, exposición y profundidad del horizonte A del suelo) y la distribución de las formas de vida, así como elaborar modelos de respuesta de las formas de vida con respecto a los factores ambientales señalados anteriormente.

3.2. Formas de vida en el páramo andino

A lo largo de la historia se ha intentado clasificar las especies de plantas dentro de grupos, y a su vez, se han desarrollado diferentes sistemas de clasificación basados en distintos criterios de selección (sección 1.3). Entre ellos se cuentan: descripción de caracteres morfológicos tales como el tamaño y forma de la lámina foliar, período vegetativo y ubicación de los meristemas de crecimiento; tipos funcionales o grupos funcionales de plantas; y forma de crecimiento de planta o formas de vida. Uno de los sistemas más aceptados fue el elaborado por Raunkiaer para regiones templadas, el cual no se adapta bien a la alta montaña tropical, puesto que las variaciones térmicas diarias son de mayor importancia que las variaciones anuales. Hedberg (1964) propuso incluir, con algunas excepciones, las especies de plantas vasculares dominantes en el páramo, en cinco formas de vida en función de ciertas características morfológicas interpretadas como adaptaciones al clima de la alta montaña tropical. Este sistema considera que no todas estas adaptaciones fueron desarrolladas como respuesta a las actuales condiciones ambientales, ya que pudieron ser heredadas de ancestros que las adquirieron bajo condiciones completamente distintas.

El criterio seguido en este capítulo para la selección de las formas de vida fue el propuesto por Hedberg (1964), puesto que ha sido el de mayor uso en la clasificación de las especies vegetales en los páramos de Venezuela (Vareschi, 1970; Monasterio, 1980a), además de presentar ventajas tales como: su posible significado adaptativo o funcional, facilidad en la realización de los muestreos en campo y extrapolación a otras zonas de estudio (sección 1.3).

El sistema de clasificación de Hedberg (1964) para el páramo andino, consta de cinco formas de vida: rosetas acaules, cojines, gramíneas perennes en macolla, arbustos esclerófilos y rosetas caulescentes gigantes; las cuales muestran similitudes con la vegetación afroalpina y de la alta montaña de Hawaii (Monasterio, 1980a; Hedberg, 1992; Azócar y Rada, 2006). Esta clasificación ha sido modificada por varios autores; Vareschi (1970) incluye diferentes categorías para los páramos andinos de Venezuela: plantas en espaldera, en ramilletes de florones y dos biotipos de regiones templadas; así mismo Troll (1968) para los páramos de Colombia, incorpora una clasificación de arbustos en función de la morfología foliar y caracteres leñosos. A continuación se presentan las principales características de las diferentes formas de vida propuestas por Hedberg (1964):

3.2.1. Rosetas Caulescentes Gigantes

Las rosetas caulescentes gigantes (foto 3.1) son una de las formas de vida más estudiadas en el páramo andino. Se caracterizan por presentar una voluminosa médula en el tallo cubierto por hojas marcescentes, lo que le confiere una alta capacitancia; además, durante la época seca, por medio de un cierre estomático severo, logran mantener potenciales hídricos altos (Goldstein *et al.*, 1984; Rada *et al.*, 1985; Azócar y Rada, 1993; Azócar *et al.*, 2000). Las hojas de las rosetas gigantes evaden el congelamiento por mecanismos de sobreenfriamiento y no toleran la formación de hielo entre sus tejidos (Azócar *et al.*, 2000; Rada *et al.*, 1985, Goldstein *et al.*, 1985; Rada *et al.*, 1987).

En los páramos de Venezuela, las especies de mayor frecuencia pertenecientes a las rosetas gigantes son: *Espeletia schultzii*, *Ruilopezia flocosa*, *R. lindenii*, *R. atropurpurea*, *E. marcana*, *Coespeletia moritziana*, *C. spicata*, *C. timotensis*, de forma arborea *E. huboldtii* y *Libanothamnus neriifolia*, y *Draba chionophila* como roseta miniatura (Azócar y Rada, 2006).



Foto 3.1. Especies de rosetas caulescentes conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) *Espeletia schultzii*, (b) *Espeletia flocosa*, (c) *Ruilopezia atropurpurea*. (Fotografías: R. Dulhoste y A. Arzac).

3.2.2. Graminoides en Macolla

Constituyen uno de los elementos principales de la vegetación del páramo (foto 3.2), encontrándose a diferentes altitudes (Márquez *et al.*, 2004). Su característica principal es la

formación de una macolla muy densa, en la cual las hojas muertas permanecen unidas a la planta durante largo tiempo y le otorgan una coloración marrón (Azócar y Fariñas, 2003; Azócar y Rada, 2006). Las raíces se forman principalmente en el centro de la macolla donde se protegen de los cambios de temperatura y daños por congelamiento (Hedberg, 1964).

Especies representantes de esta forma de vida son *Calamagrostis erecta* y *C. efusa*, los géneros *Poa*, *Agrostis* y *Muehlenbergia*; ciperáceas (*Carex amicta*) e iridáceas (*Luzula*) (Azócar y Rada, 2006).

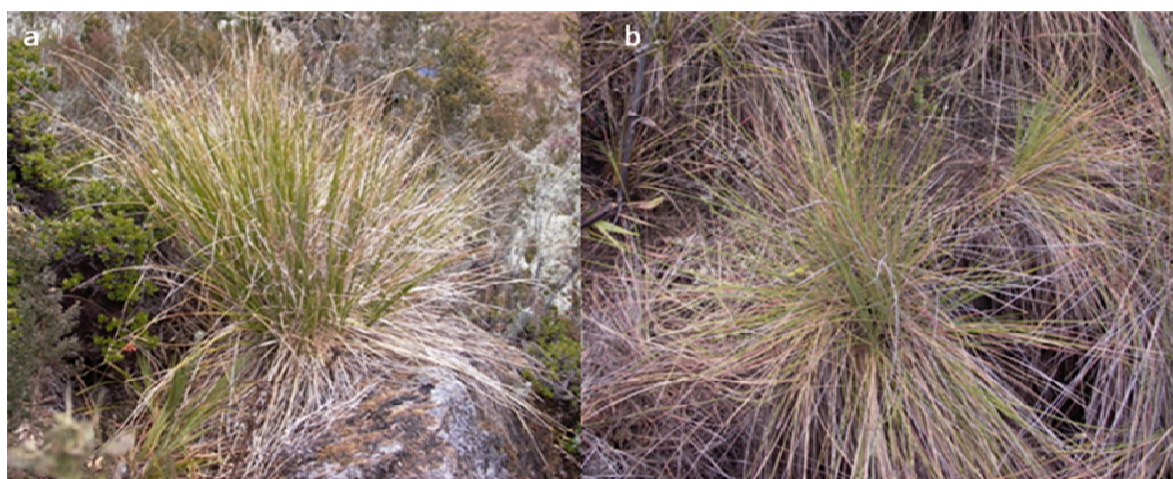


Foto 3.2. Géneros de gramíneas en macolla en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) *Cortaderia* y (b) *Calamagrostis* (Fotografías: R. Dulhoste y A. Arzac).

3.2.3. *Rosetas Acaules*

Es distintivo de esta forma de vida la casi ausencia de tallo (foto 3.3) y un ciclo de vida corto. Parecen combinar dos diferentes modelos de adaptación: el habito acaulescente puede ser interpretado como un mecanismo para resistir el déficit hídrico; por otra parte, el grueso rizoma y raíz tuberosa o raíces laterales, pueden considerarse como adaptaciones para resistir el estrés mecánico producido por la soliflucción (Hedberg, 1964; Azócar y Fariñas, 2003). *Acaena cylindrostachya*, *Hypochoeris setosus*, *Calandrinia acaule*, *Malvastrum acaule* y *Oritrophium paramense* son ejemplos de rosetas acaules (Azócar y Rada, 2006).

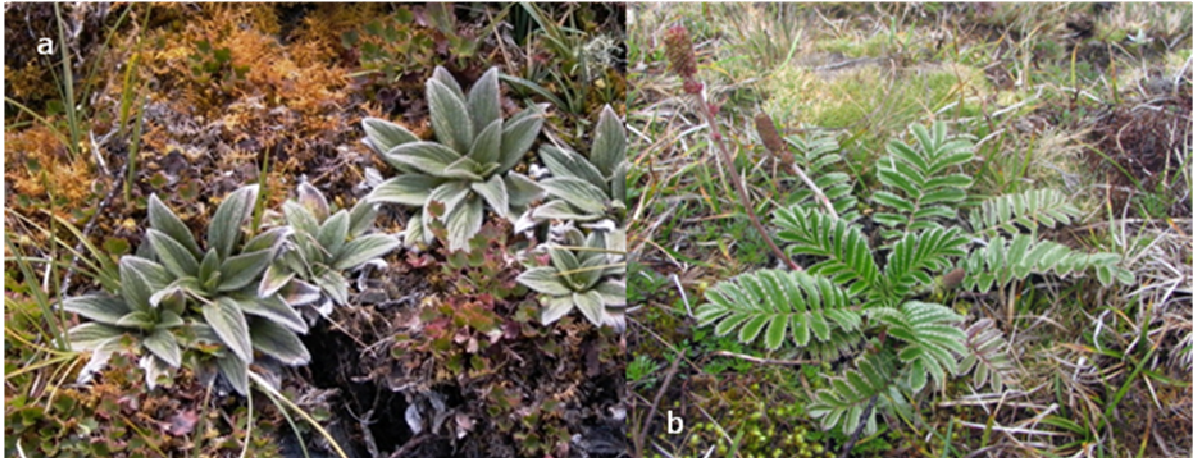


Foto 3.3. Especies de rosetas acaules conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (Fotografías: R. Dulhoste y A. Arzac).

3.2.4. *Cojines*

Presentan tallos con abundantes y densas ramificaciones de entrenudos muy cortos, extenso sistema radicular y alta cantidad de raicillas, lo que les confiere una estructura compacta cuya principal ventaja radica en la alta capacidad de almacenamiento de agua y nutrientes (Hedberg, 1964; Sarmiento, 1987). Ejemplos de este morfotipo (foto 3.4) son: *Aciachne pulvinata*, *Mona meridensis*, *Azorella juliani*, *Arenaria jahni*, *Lachemilla hirta*, *Lucila venezuelensis* (Sarmiento, 1987; Azócar y Rada 2006).

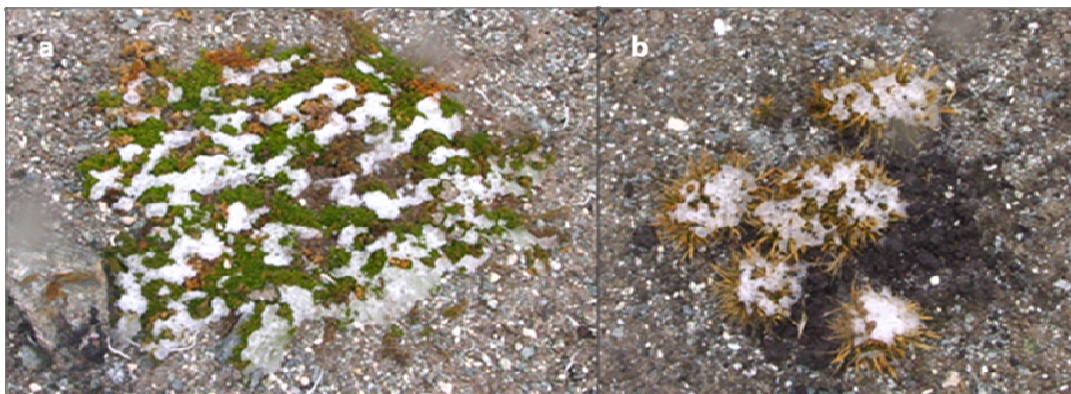


Foto 3.4. Especies de cojines conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (Fotografías: E. Chacón-Moreno).

3.2.5. *Arbustos Esclerófilos*

Hedberg (1964) los describe como plantas adaptadas al clima afroalpino por sus hojas xeromórficas, las cuales les permiten reducir drásticamente la transpiración en períodos de déficit hídrico. Sin embargo, no presentan ninguna clase de adaptación para evitar impactos por bajas temperaturas nocturnas. Son tolerantes a las bajas temperaturas, de manera que sus tallos, hojas y yemas están expuestas a las fluctuaciones térmicas del ambiente (Azócar y Fariñas, 2003). Géneros encontrados en el páramo andino son los siguientes (foto 3.5): *Hypericum*, *Vaccinium*, *Gaultheria*, *Hesperomeles*, *Senecio* (Azócar y Rada, 2006).



Foto 3.5. Especies de arbustos esclerófilos conseguidas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) *Hypericum laricifolium*, (c) *Chaetolepis lindeniana*. (Fotografías: R. Dulhoste y A. Arzac).

3.3. Metodología

3.3.1. Selección de las formas de vida

Considerando que las especies de plantas pueden ser agrupadas en diferentes formas de vida, en función de características morfológicas producto de adaptaciones a factores ambientales y, debido a que el estudio fue realizado en una zona de páramo abierto susceptible a ser colonizada por especies del bosque (en vista de su cercanía), se decidió incorporar nuevas categorías al sistema de clasificación elaborado por Hedberg (descrito anteriormente). Estas categorías son: las hierbas, árboles y helechos comunes del bosque paramero, más que al páramo en sí, las cuales pueden ser más susceptibles a colonizar el páramo abierto como consecuencia de un desplazamiento del límite continuo de bosque.

Además, las categorías anteriormente mencionadas fueron a su vez subdivididas de manera más fina en función de características de la morfología foliar establecidas por Vareschi (1992), como el tamaño de la lámina (en arbustos) y la presencia de tricomas (en rosetas). La escogencia de éstas características fue hecha sobre la base de que ambas son consideradas adaptaciones clave a factores del ambiente (temperatura y radiación) y pueden desempeñar un rol en la distribución de estas formas de vida en el gradiente.

En la tabla 3.1 se puede observar las modificaciones realizadas al sistema de clasificación de Hedberg, sobre las cuales fue realizado el trabajo.

Tabla 3.1. Criterios empleados para la selección de las formas de vida.

Clasificación de Hedberg (1964)	Características incorporadas		Formas de vida propuestas
	Morfología foliar	Nuevas categorías	
<ul style="list-style-type: none"> - Rosetas caulescentes gigantes - Rosetas acaules - Gramíneas en macolla - Arbustos esclerófilos - Cojines 	<p><i>Tamaño de la lámina:</i></p> <ul style="list-style-type: none"> Megáfilas (>1500 cm²) Macrófilas (180 – 1500 cm²) Mesófilas (180 – 20 cm²) Micrófilas (20 – 2 cm²) Nanófilas (0,2 – 2 cm²) Leptófilas (<0,2 cm²) Áfilas <p><i>Tricomas:</i></p> <ul style="list-style-type: none"> Presentes Ausentes 	<ul style="list-style-type: none"> - Herbáceas no gramínoideas - Árboles - Helechos y afines - Briofitos - Líquenes 	<ul style="list-style-type: none"> - Rosetas caulescentes: glabras y pubescentes - Rosetas acaules: glabras y pubescentes - Herbáceas no gramínoideas - Gramínoideas: en macolla y arbustivos - Árboles - Arbustos y subarbustos: micrófilos, nanófilos y leptófilos - Helechos y afines: micrófilos y mesófilos - Briofitos - Líquenes - Cojines

En la tabla 3.2 se presenta la lista total de formas de vida, posibles a conseguir en campo, seleccionadas *a priori* para la realización de los muestreos de vegetación. El número de formas de vida (25 en total) se deriva de las combinaciones entre las características incorporadas al sistema de clasificación de formas de vida de Hedberg (1964) mostradas en la tabla 3.1.

Tabla 3.2. Lista total de formas de vida esperadas a conseguir durante los muestreos de vegetación, en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Se muestra el código como se encuentran identificadas en el trabajo y una especie representativa.

Forma de Vida	Código	Especie representativa
01. Rosetas caulescentes glabras	RCG	<i>Ruilopezia atropurpurea</i>
02. Rosetas caulescentes pubescentes	RCP	<i>Espeletia schultzei</i>
03. Rosetas acaules glabras	RAG	<i>Acaena cilindrostachya</i>
04. Rosetas acaules pubescentes	RAP	
05. Hierbas en macolla glabras	hmg	<i>Sisyrinchium sp.</i>
06. Hierbas en macolla pubescentes	hmp	
07. Hierbas erectas glabras	heg	<i>Senecio formosus</i>
08. Hierbas erectas pubescentes	hep	
09. Hierbas cespitosas glabras	hcg	<i>Geranium multiceps</i>
10. Hierbas cespitosas pubescentes	hcp	
11. Arbustos leptófilos	al	<i>Hypericum laricifolium</i>
12. Arbustos nanófilos	an	<i>Senecio pachypus</i>
13. Arbustos micrófilos	am	<i>Chaetolepis lindeniana</i>
14. Árboles	A	<i>Gynoxys meridiana</i>
15. Helechos y afines micrófilos	Hμ	<i>Lycopodium clavatum</i>
16. Helechos y afines mesófilos	Hm	
17. Graminoides en macolla	GM	<i>Calamagrostis efusa</i>
18. Graminoides arbustivos	Ga	<i>Chusquea spenci</i>
19. Graminoides estoloníferos	Ge	
20. Graminoides herbáceos	Gh	
21. Briófitos epífitos	BE	
22. Briófitos terrestres	BT	
23. Líquenes epífitos	LE	
24. Líquenes terrestres	LT	
25. Cojines	C	<i>Azorella julianii</i>

En las fotografías 3.6 a 3.11, se muestran ejemplos de especies encontradas en las cercanías de la estación La Aguada, representantes de las categorías de formas de vida introducidas a la clasificación original de Hedberg (1964) en este trabajo.



Foto 3.6. Especies de hierbas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) *Senecio formosus*, (b) *Geranium multiceps*, (c) *Sisyrinchium sp.* (Fotografías: R. Dulhoste y A. Arzac).

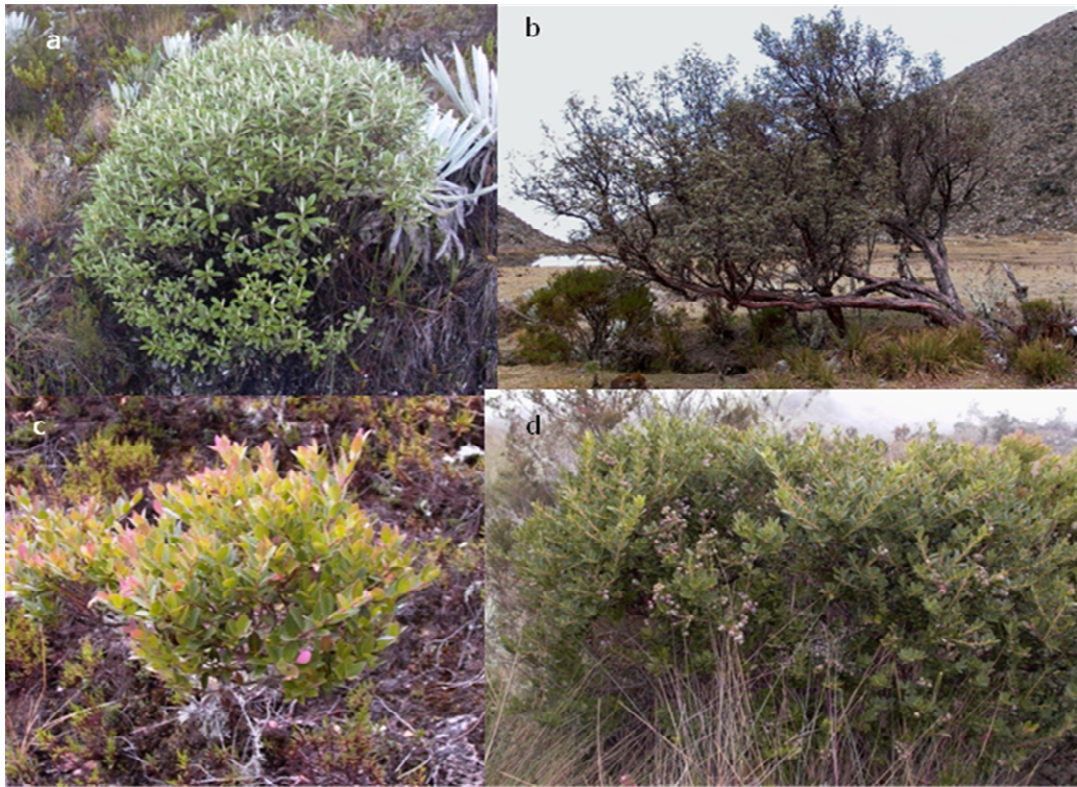


Foto 3.7 Especies de árboles en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) *Gynoxys* sp., (b) *Polylepys sericea*, (c) y (d) *Vaccinum* sp. (Fotografías: R. Dulhoste y A. Arzac).

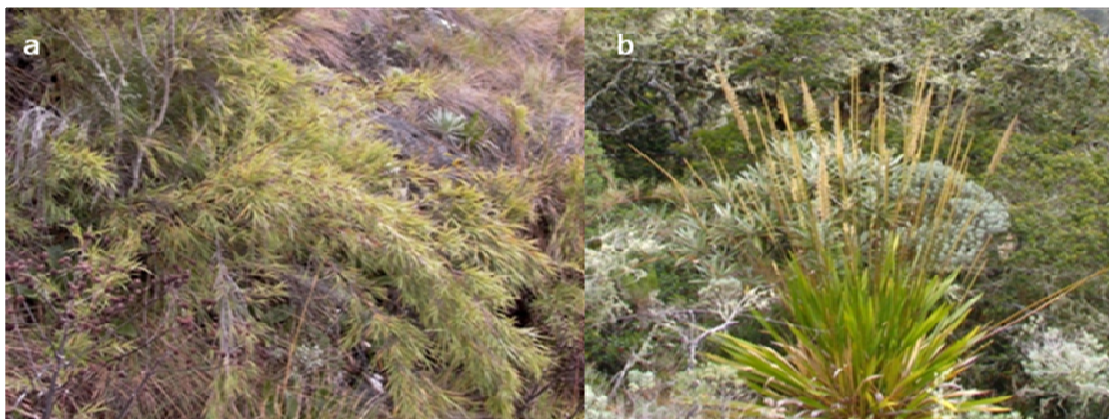


Foto 3.8. Especies de vida de gramíneas arbustivas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) *Chusquea spenci*, (b) *Neurolepis mollis*. (Fotografías: R. Dulhoste y A. Arzac).



Foto 3.9. Especies de helechos y afines en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (Fotografías: R. Dulhoste y A. Arzac).



Foto 3.10. Especies de briofitos en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (Fotografías: R. Dulhoste y A. Arzac).



Foto 3.11. Especies de líquenes en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (Fotografías: R. Dulhoste y A. Arzac).

3.3.2. *Método de muestreo*

El muestreo se llevó a cabo durante los meses de julio y agosto de 2007, época correspondiente a la segunda inflexión en las precipitaciones (figura 2.3), ubicando seis transectas en el gradiente altitudinal comprendido desde los 3.300 m de altitud o donde se encontró el límite superior del bosque paramero, hasta los 3.550 m de altitud. Se decidió muestrear no más allá de los límites preestablecidos, puesto que el objetivo del estudio era analizar únicamente la zona de transición entre el límite superior del bosque paramero y el páramo andino. Así, se consideró que los muestreos realizados más allá de dichos límites no serían de gran aporte, ya que por debajo de los 3.300 m de altitud se entraría de lleno al bosque y por encima de los 3.550 m de altitud se estaría trabajando en una zona de páramo andino en su totalidad.

Las áreas seleccionadas se ubicaron en el páramo abierto, representadas por pajonales-rosetales y pajonales-arbustales, evitando ser colocadas en humedales, parches de bosque o en la cercanía a cañadas de gran pendiente (figura 3.1a). La ubicación de las transectas en el espacio también obedeció a la exposición de las mismas y la accesibilidad al lugar. Entre las seis transectas se seleccionaron tres exposiciones diferentes, tomándose dos réplicas por exposición; las transectas A y E presentan exposición Norte, las transectas B y C tienen exposición Noroeste y las transectas D y F son de exposición Oeste.

Para los muestreos de vegetación se empleó el método de la línea (intersección de la vegetación por una línea), desarrollado por Canfield y Bauer citado en Barbour *et al.* (1998), el cual se basa en el principio de la reducción de un cuadrante a una sola dimensión convirtiéndose en una línea. Sobre cada una de las transectas fue colocado un par de líneas de 10 m de largo, separadas entre sí por una distancia de 2 m, las cuales en conjunto conforman la unidad de muestreo. Se seleccionaron 48 unidades de muestro perpendiculares a la pendiente con la finalidad de minimizar el efecto altitudinal. Las unidades de muestreo fueron colocadas a intervalos de 25 m sobre el gradiente altitudinal (figura 3.1b y 3.1c).

A su vez, las líneas fueron subdivididas en segmentos de 20 cm para un total de 50 puntos (figuras 3.1c y 3.1d), obteniéndose de esta manera 100 puntos de muestreo por cada unidad (4.800 puntos en total), en los que se determinó la cobertura vegetal de las formas de vida por el método de puntos de intercepción descrito en Mostacedo y Fredericksen (2000) con base en las proyecciones verticales de los individuos interceptados por la línea, utilizando una varilla metálica, colocada de manera vertical. Este tipo de muestreo permite estudiar:

- La distribución de las formas de vida a lo largo de cada una de las transectas, y
- La cobertura de las formas de vida por unidad de muestreo.

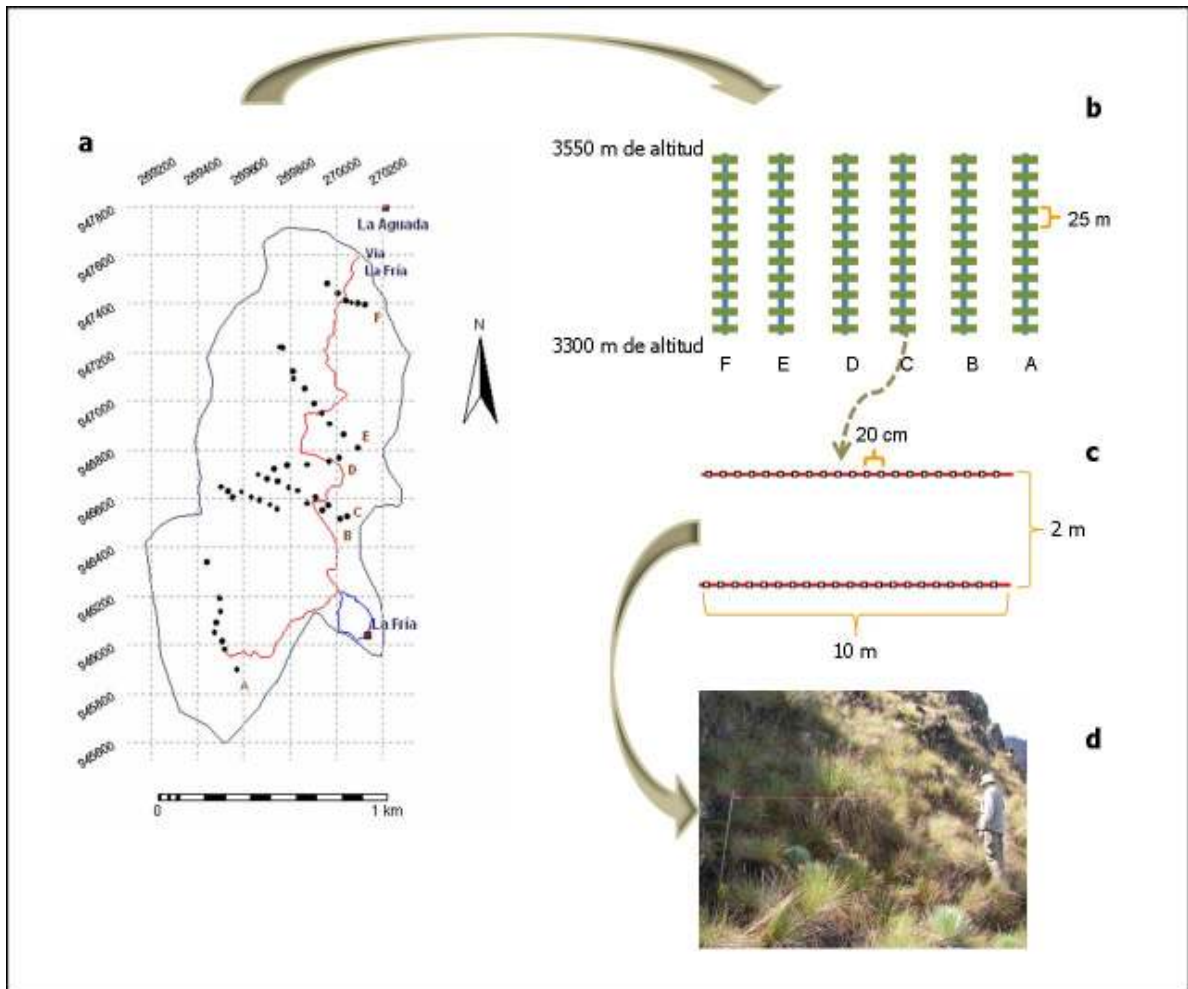


Figura 3.1. Método de muestreo, (a) área de estudio en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. En rojo se muestra el camino de la estación La Aguada a la Laguna de la Fría, los puntos en negro señalan las unidades de muestreo y las letras identifican a las transectas; (b) esquema de distribución de las transectas; (c) esquema de unidad de muestreo y (d) muestreo por el método de la línea.

En el caso de la forma de vida arbórea se determinó el tamaño en función de clases o categorías, al subdividir la varilla en una escala graduada (0-10 cm, 10-40 cm, 40-100 cm y >100 cm). Recuérdese que los muestreos de vegetación no fueron realizados dentro del bosque paramero, sino a partir de su límite superior. Por tanto no hubo necesidad de ampliar las categorías de tamaño.

Además de los censos de vegetación, cada unidad de muestreo, fue georreferenciada (coordenadas UTM, WGS 84) mediante la utilización de un GPS (Sistema de Posicionamiento Global) y caracterizada por medio de un perfil, en el que se determinó: pendiente (medida en grados a través de un clinómetro), espesor del horizonte A del suelo (para lo cual se utilizó una cabilla, la cual fue enterrada en el suelo hasta encontrar un notable cambio en la textura del mismo), altura máxima del dosel y exposición (determinada con una brújula). Toda la información se recopiló en planillas de campo (una planilla modelo se presenta en el anexo A).

3.3.3. *Análisis de datos*

Elaboración de matrices

Para los diferentes análisis realizados en el presente capítulo fueron elaboradas tres matrices de datos:

1. Para el caso de la cobertura de las formas de vida, se creó una matriz que se obtuvo del total de individuos perteneciente a cada una de las formas de vida (25 en total) por unidad de muestreo en las 6 transectas (anexo B)
2. A partir de esta matriz, fueron seleccionadas las formas de vida encontradas con mayor frecuencia a lo largo de las transectas, mientras que las de baja frecuencia fueron agrupadas dentro de categorías superiores
3. Adicionalmente fue elaborada una matriz de factores ambientales *vs.* unidad de muestreo obtenida a partir del perfil levantado en cada unidad de muestreo

Análisis de ordenamiento

La relación entre las formas de vida, así como la relación entre las formas de vida y las variables ambientales medidas en campo fue evaluada llevando a cabo análisis de ordenamiento utilizando el programa CANOCO 4.02 (Ter Braak y Šmilauer, 1998). Empleando la matriz de cobertura y la matriz de factores ambientales, se corrieron análisis de correspondencia linealizado (ACL) y análisis canónico de correspondencia (ACC), con la finalidad de reducir a unos pocos ejes la variación de la vegetación. Para el ACL fue empleada únicamente la matriz de cobertura de formas de vida (análisis de gradiente indirecto) y posteriormente fueron correlacionados los ejes resultantes del ordenamiento con los factores ambientales determinados en campo. En el caso del ACC fueron empleadas tanto la matriz de

cobertura de formas de vida como la de factores ambientales, es decir, se realizó un análisis de gradiente directo concentrándose en la respuesta de las formas de vida frente a los factores ambientales.

Respuesta de las formas de vida a los factores ambientales: el Método de los Promedios Ponderados

Por medio de la técnica de los promedios ponderados (ecuación 3.1) fue posible calcular el óptimo de distribución de las formas de vida para los factores altitud y pendiente. La amplitud de distribución fue estimada por medio de la desviación estándar ponderada (ecuación 3.2). Se habla de amplitud (Fariñas, 1996) y no de tolerancia (Jongman *et al.* 1995), para evitar confusión en relación al significado ecofisiológico del término tolerancia, que corresponde a la capacidad de un organismo para crecer y sobrevivir bajo la presencia de un factor ambiental desfavorable (Azócar y Rada, 2006).

$$Oe_{ik} = \frac{\sum Ae_{ij} VA_{kj}}{\sum Ae_{ij}} \quad \text{Ecuación 3.1}$$

$$A_j = \sqrt{\frac{\sum Ae_{ij} (VA_{kj} - Oe_{ik})^2}{\sum Ae_{ij}}} \quad \text{Ecuación 3.2}$$

Oe_{ik} es el óptimo de distribución de la especie i en relación al factor k , Ae_{ij} es la abundancia de la especie i en el sitio j , VA_{kj} es el valor de la variable ambiental k en el sitio j , A_j es la amplitud de distribución de la especie.

Modelos de distribución de formas de vida: Regresiones simples y múltiples

Con la finalidad de determinar la distribución de cada una de las formas de vida en respuesta a las variables ambientales (altitud, pendiente, exposición y profundidad del horizonte A del suelo), se correlacionó el porcentaje de cobertura con los valores de las variables ambientales a través de regresiones simples y múltiples siguiendo la metodología propuesta por Chacón-Moreno (2007), obteniéndose una expresión de la forma:

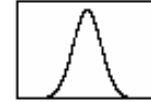
$$f = y(x)$$

Ecuación 3.3

donde f es la respuesta de la forma de vida en función de la variable ambiental x . En las ecuaciones 3.4 a 3.7, se muestran las regresiones simples y múltiples empleadas para obtener los modelos predictores de distribución de las formas de vida en el gradiente.

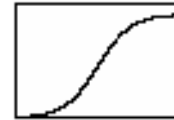
Ecuación 3.4. Regresión simple gaussiana para valores de cobertura

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



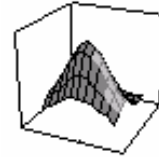
Ecuación 3.5. Regresión simple sigmoide para valores de cobertura

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



Ecuación 3.6. Regresión múltiple gaussiana para valores de cobertura

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



Ecuación 3.7. Regresión múltiple parabólica para valores de cobertura

$$f = y_0 + dx + ey + fx^2 + gy^2$$



Donde f (ecuaciones 3.3 a 3.6) es el porcentaje de cobertura estimado por el modelo de regresión, x e y son los valores de las variables ambientales, x_0 e y_0 corresponden al óptimo de distribución de las formas de vida, b y c representan los grados de amplitud y a el coeficiente relacionado al ancho de la curva (Jongman, 1995; Chacón-Moreno, 2007).

3.4. Resultados

3.4.1. Formas de Vida

Una vez determinadas *a priori* las posibles formas de vida a encontrar en el área de estudio (sección 3.3.1), fue realizado el muestreo de campo, donde se consiguieron únicamente 14 de las 25 formas de vida seleccionadas (tabla 3.3) Para cada una, se muestra el código con el cual se identifican dentro de éste estudio y el nombre de una especie representativa para tener una mejor idea de las características morfológicas de las mismas.

Tabla 3.3. Formas de vida encontradas en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Incluye código y una especie representativa.

Forma de Vida	Código	Especie representativa
01. Roseta caulescente glabra	RCG	<i>Ruilopezia atropurpurea</i>
02. Roseta caulescente pubescente	RCP	<i>Espeletia schultzei</i>
03. Roseta acaule	RA	<i>Acaena cilindrostachya</i>
04. Hierba	H	<i>Geranium multiceps</i>
05. Arbusto micrófilo	aj	<i>Chaetolepis lindeniana</i>
06. Arbusto nanófilo	an	<i>Senecio pahcypus</i>
07. Arbusto leptófilo	al	<i>Hypericum laricifolium</i>
08. Árbol	A	<i>Gynoxys meridiana</i>
09. Helecho micrófilo	Hj	<i>Huperzia ocanana</i>
10. Helecho mesófilo	Hm	
11. Gramínea en macolla	GM	<i>Calamagrostis</i> sp.
12. Gramínea arbustiva	Ga	<i>Chusquea angustifolia</i>
13. Briofito	B	
14. Liquen	L	<i>Thammodia vermicularis</i>

Es notorio que no todas las formas de vida mostradas en la tabla 3.3 fueron halladas en cada una de las transectas, sin embargo la forma de vida dominante y común a todas las unidades de muestreo fue la gramínea en macolla. Las rosetas caulescentes se encontraron en los muestreos hechos a mayor altitud, en contraste, los árboles presentaron mayor porcentaje de cobertura en elevaciones inferiores.

3.4.2. Cobertura de formas de vida y factores ambientales

El muestreo de vegetación produjo un total de 48 censos distribuidos en seis transectas dentro del área de estudio. Los valores de porcentaje de cobertura para cada una de las formas de vida censadas se muestran en la tabla 3.4. Las líneas dobles en la tabla indican la separación entre las seis transectas. Como se puede apreciar el número de unidades de muestreo no es constante entre las transectas, puesto que el límite inferior varió en función de la topografía del terreno y ubicación altitudinal del límite superior del bosque paramero. El código de cada unidad de muestreo lo conforma una letra acompañado de un

número, la letra identifica a la transecta y el número se refiere al censo dentro de la transecta y éste último va en función de la altitud, es decir, números bajos representan altitudes mayores y viceversa. Del total de transectas, en la transecta B fue donde se consiguió el bosque a menor altitud (3.300 m de altitud), las transectas D y F presentan el menor número de censos ya que el trabajo de campo se vio interrumpido a 3.425 m de altitud por la presencia de cañadas de gran pendiente las cuales imposibilitaron continuar los muestreos de vegetación.

Como se puede apreciar en la tabla 3.4, las formas de vida más abundantes en general son: rosetas caulescentes pubescentes (RCP), rosetas caulescentes glabras (RCG), arbustos micrófilos ($a\mu$), arbustos nanófilos (an), arbustos leptófilos (al), helechos y afines micrófilos ($H\mu$), briofitos (B) y gramíneas en macolla (GM). Las formas de vida conseguidas en menor abundancia son: rosetas acaules (RA), helechos y afines mésofilos (Hm), líquenes (L) y gramíneas arbustivas (Ga).

En las figuras 3.2 y 3.3 se muestra a manera gráfica lo presentado en la tabla 3.4. Los círculos de color rojo indican el valor de cobertura de las formas de vida en las seis transectas. En la figura 3.2 se presenta la distribución de las rosetas caulescentes pubescentes en los censos, se puede observar que los porcentajes de cobertura más altos se consiguieron en la zona de mayor elevación en el gradiente altotérmico. Un patrón similar de distribución presentan los arbustos leptófilos (figura 3.2b), confinando a mayores altitudes altos valores de cobertura. En la figura 3.3a se observa que los valores de cobertura de las gramíneas en macolla son constantes en todo el gradiente, lo cual es de esperarse por ser la forma dominante en el área de estudio, y en el caso de los árboles (3.3b) los valores de cobertura más altos se consiguen en las unidades de muestreo de menor altitud.

Tabla 3.4. Porcentajes de cobertura de las formas de vida en los muestreos. **Cod.:** identificación de unidad de muestreo, **Total F.V.:** número total de formas de vida conseguida por unidad de muestreo, **RCG:** rosetas caulescentes glabras, **RCP:** rosetas caulescentes pubescentes, **RA:** rosetas acaules, **h:** hierbas, **au:** arbustos micrófilos, **an:** arbustos nanófilos, **al:** arbustos leptófilos, **A:** árboles, **Hμ:** helechos y afines micrófilos, **Hm:** helechos y afines mesófilo, **B:** briofitos, **L:** líquenes, **Ga:** gramíneas arbustivas, **GM:** gramíneas en macolla.

# de censo	Cod.	Total F.V.	RCG	RCP	RA	h	au	an	al	A	Hμ	Hm	B	L	Ga	GM
1	A01	6	6	0	0	4	15	2	0	0	0	0	38	0	0	76
2	A02	7	14	0	0	3	25	0	0	0	26	0	26	9	0	91
3	A03	9	13	0	0	6	6	2	0	1	7	0	40	10	0	97
4	A04	7	12	0	0	2	12	0	0	0	19	0	23	7	0	90
5	A05	8	16	0	0	1	3	1	0	0	8	0	11	4	0	98
6	A06	8	14	0	0	3	10	1	0	1	3	0	24	0	0	95
7	A07	6	7	0	0	9	2	0	0	0	0	0	28	1	0	99
8	A08	11	30	0	0	9	10	1	1	0	15	4	24	12	1	94
9	B01	12	0	5	8	1	11	2	14	3	11	0	60	12	8	61
10	B02	12	2	7	8	1	3	12	7	3	17	0	36	4	0	46
11	B03	10	0	8	2	30	5	0	21	0	4	0	24	11	1	79
12	B04	10	4	0	1	7	3	4	5	0	17	0	13	5	0	93
13	B05	11	7	0	0	5	8	2	4	1	20	0	7	16	1	84
14	B06	11	10	3	0	3	1	9	2	1	28	0	26	11	0	91
15	B07	11	18	2	0	3	1	3	0	9	29	1	27	5	0	95
16	B08	10	6	0	0	3	0	4	9	7	45	24	15	39	0	99
17	B09	12	2	0	0	7	5	5	4	34	49	37	38	49	10	82
18	B10	10	0	0	0	10	0	32	7	22	21	2	46	42	1	74
19	B11	12	10	0	0	10	5	24	9	32	25	12	33	42	2	81
20	C01	9	2	12	4	3	2	0	0	1	20	0	17	0	0	91
21	C02	9	16	7	2	11	3	0	0	0	28	0	16	1	0	90
22	C03	9	22	10	1	12	11	0	0	0	30	0	28	8	0	94
23	C04	9	30	0	0	10	5	1	3	0	10	0	14	1	0	99
24	C05	9	21	0	0	18	1	2	3	0	1	0	11	1	0	95
25	C06	11	18	0	0	13	8	6	3	2	15	3	10	6	0	98
26	C07	10	24	0	0	12	7	1	0	5	17	2	13	3	0	100
27	C08	9	10	0	0	0	5	9	0	24	51	0	16	8	9	87
28	D01	13	0	16	6	24	5	7	34	3	2	1	13	6	1	50
29	D02	12	2	20	4	16	2	7	50	0	2	0	48	7	4	47
30	D03	10	2	31	7	38	13	4	21	0	0	0	36	3	0	28
31	D04	10	1	24	4	22	9	16	2	8	0	0	37	0	0	63
32	D05	12	0	12	1	23	3	10	15	6	14	6	31	15	0	62
33	D06	11	0	12	0	4	4	10	15	10	11	0	55	11	11	62
34	E01	11	15	6	1	5	1	0	1	1	9	0	12	4	0	87
35	E02	9	8	1	1	0	0	2	5	1	2	0	0	34	0	92
36	E03	9	11	11	0	10	0	0	1	1	12	0	11	4	0	90
37	E04	12	9	16	0	2	1	2	1	1	10	1	2	6	0	95
38	E05	10	16	13	0	2	0	4	2	2	12	0	2	15	0	91
39	E06	9	3	0	0	1	0	1	6	9	53	0	11	10	0	89
40	E07	10	4	0	0	1	0	3	1	1	55	0	10	10	4	89
41	E08	11	1	14	0	14	0	5	9	8	16	10	1	12	0	77
42	E09	8	17	0	0	3	0	0	5	3	25	20	0	10	0	90
43	F01	12	4	4	2	7	1	6	8	5	11	0	3	7	0	96
44	F02	11	25	1	0	2	1	1	7	3	11	0	8	2	0	97
45	F03	11	7	5	2	6	3	1	7	0	28	0	23	15	0	98
46	F04	11	5	6	4	5	0	2	24	3	12	0	15	35	0	81
47	F05	11	24	5	4	7	0	2	10	8	35	0	4	7	0	84
48	F06	9	2	0	0	3	0	5	13	4	31	0	10	10	0	86

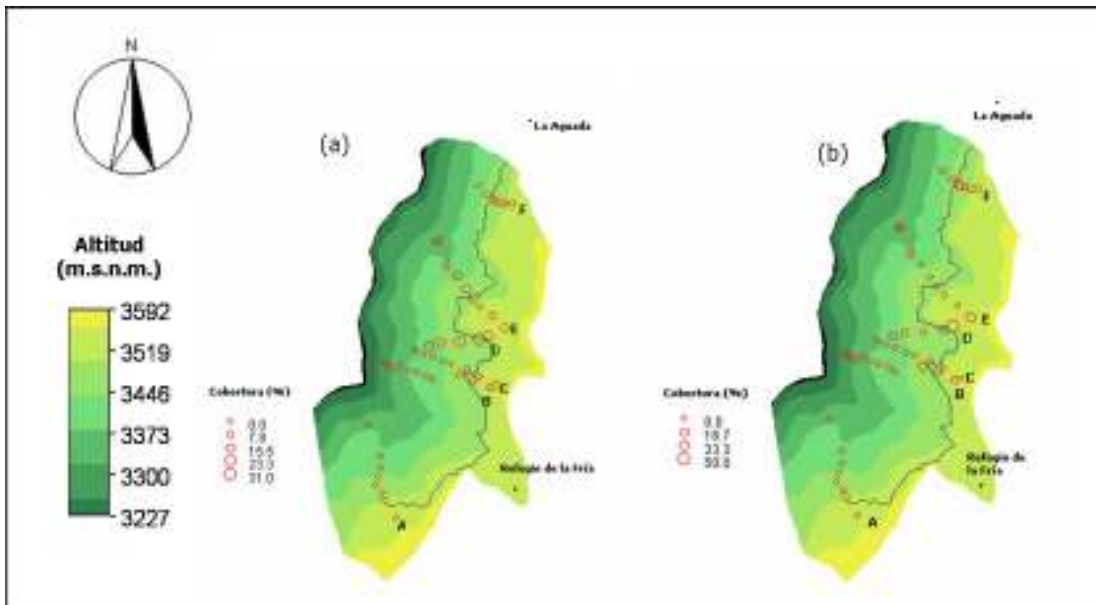


Figura 3.2. Representación gráfica de la distribución de los valores de cobertura en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) rosetas caulescentes pubescentes, (b) arbustos leptófilos.

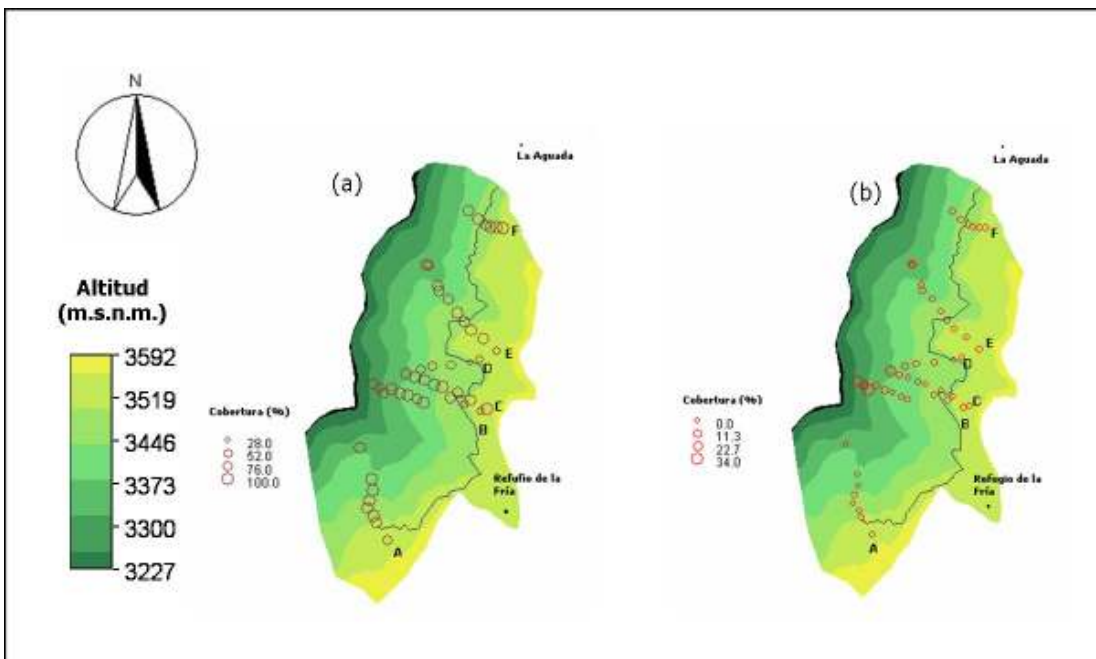


Figura 3.3. Representación gráfica de la distribución de los valores de cobertura en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) gramíneas en macolla, (b) árboles.

Tabla 3.5. Caracterización de las unidades de muestreo en función de las variables ambientales medidas en campo

# de censo	Cod.	Altitud (m)	Coordenadas UTM		Exposición	Pendiente (°)	Profundidad Horizonte A (cm)
			x	y			
1	A01	3550	269571	945897	Norte	18	13
2	A02	3525	269518	945982	Norte	9	13.4
3	A03	3500	269506	946015	Norte	31	20.8
4	A04	3475	269475	946052	Norte	32	17.2
5	A05	3450	269484	946089	Norte	29	21.8
6	A06	3425	269501	946137	Norte	21	25.8
7	A07	3400	269498	949193	Norte	6	28.4
8	A08	3375	269440	946342	Norte	33	23.6
9	B01	3550	270016	946519	Noroeste	25	16.2
10	B02	3525	269940	946554	Noroeste	15	12
11	B03	3500	269872	946581	Noroeste	16	19
12	B04	3475	269744	946558	Noroeste	26	19.6
13	B05	3450	269714	946575	Noroeste	23	22
14	B06	3425	269668	946594	Noroeste	20	20
15	B07	3400	269632	946606	Noroeste	27	23.4
16	B08	3375	269592	946627	Noroeste	35	18
17	B09	3350	269554	946605	Noroeste	40	21.2
18	B10	3325	269534	946631	Noroeste	20	18
19	B11	3300	269502	946648	Noroeste	30	27.8
20	C01	3550	270047	946529	Noroeste	43	24.2
21	C02	3525	269966	946573	Noroeste	26	20.8
22	C03	3500	269909	946605	Noroeste	31	34.4
23	C04	3475	269834	946632	Noroeste	34	18.4
24	C05	3450	269794	946646	Noroeste	37	38.8
25	C06	3425	269747	946668	Noroeste	37	23.4
26	C07	3400	269701	946681	Noroeste	25	38
27	C08	3375	269662	946699	Noroeste	30	33.4
28	D01	3550	270093	946806	Oeste	25	16.2
29	D02	3525	270010	946766	Oeste	22	26.8
30	D03	3500	269968	946751	Oeste	12	34
31	D04	3475	269875	946739	Oeste	20	20.8
32	D05	3450	269787	946735	Oeste	28	24.8
33	D06	3425	269732	946720	Oeste	40	12
34	E01	3550	270031	946863	Norte	20	27.2
35	E02	3525	269972	946906	Norte	36	18.2
36	E03	3500	269937	946947	Norte	22	21.6
37	E04	3475	269906	946991	Norte	25	24.2
38	E05	3450	269863	947052	Norte	25	27.8
39	E06	3425	269816	947093	Norte	25	15.8
40	E07	3400	269812	947121	Norte	18	14.4
41	E08	3375	269769	947219	Norte	26	26.6
42	E09	3350	269759	947220	Norte	25	25.4
43	F01	3550	270124	947398	Oeste	29	20
44	F02	3525	270093	947400	Oeste	34	23
45	F03	3500	270065	947403	Oeste	37	28.8
46	F04	3475	270040	947413	Oeste	26	14.4
47	F05	3450	270006	947441	Oeste	22	15.4
48	F06	3425	269961	947482	Oeste	30	24.6

La tabla 3.5 muestra la caracterización de las unidades de muestreo en función de las variables ambientales medidas en campo (altitud, pendiente, exposición y profundidad del horizonte A del suelo). Los valores de pendiente son bastante heterogéneos a lo largo de las transectas oscilando entre 6° y 43° de inclinación, aunque en su mayoría, el área presenta pendientes medias (15 - 40° de inclinación). En cuanto a la profundidad del horizonte A del suelo también se consiguieron valores muy heterogéneos.

Las figuras 3.4 a 3.6, muestran el efecto de la exposición sobre la distribución de rosetas caulescentes y arbustos, y el efecto de la altitud en la distribución de los árboles. Fueron seleccionadas estas formas de vida por presentar altos valores de abundancia dentro del área de estudio, además de mostrar una clara respuesta a estos factores ambientales.

En la figura 3.4 se compara el efecto de la exposición sobre la distribución de las rosetas caulescentes pubescentes (RCP) (figura 3.4a) y glabras (RCG) (figura 4.4b). Se observa una tendencia por parte de las RCP a presentar mayor cobertura en laderas de exposición Oeste (transectas D y F), mientras que para las RCG se encontró una mayor cobertura en las laderas de exposición Noroeste (transectas B y C).

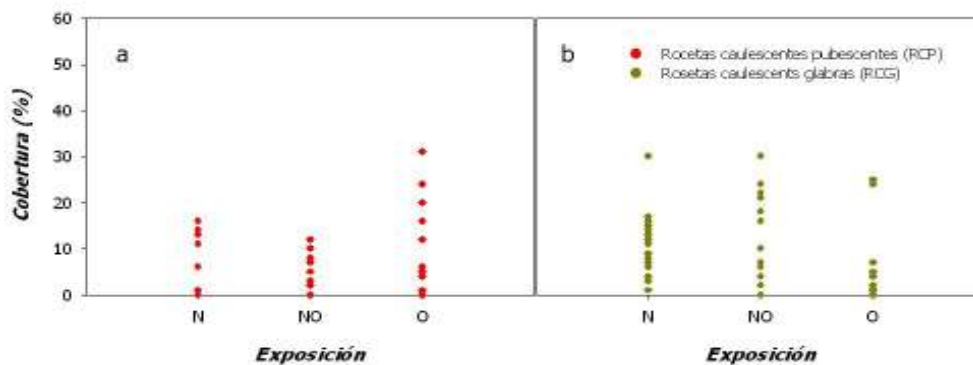


Figura 3.4. Efecto de la exposición sobre la distribución de rosetas caulescentes en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) rosetas caulescentes pubescentes, (b) rosetas caulescentes glabras.

La exposición también muestra un marcado efecto en la distribución de los arbustos (figura 3.5). Se consiguió una diferencia en la exposición óptima para el establecimiento de las clases de arbustos. Los arbustos micrófilos presentan mayor valor de cobertura en laderas de exposición Norte, los arbustos nanófilos en laderas de exposición Noroeste y los arbustos leptófilos en laderas de exposición Oeste.

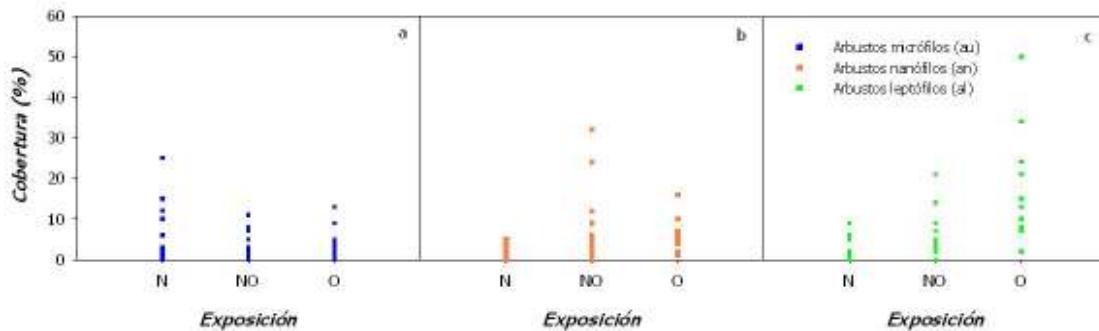


Figura 3.5. Efecto de la exposición sobre la distribución de arbustos en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) arbustos micrófilos, (b) arbustos nanófilos, (c) arbustos leptófilos.

La figura 3.6 muestra la relación existente entre la altitud y la distribución y tamaño de los árboles dentro del área de estudio. A medida que se desciende en altitud aumenta la cobertura de la forma de vida arbórea (figura 3.6a) y el tamaño de los individuos (figura 3.6b). Ambas curvas se ajustan a una regresión sigmoide, con valores de R^2 significativos.

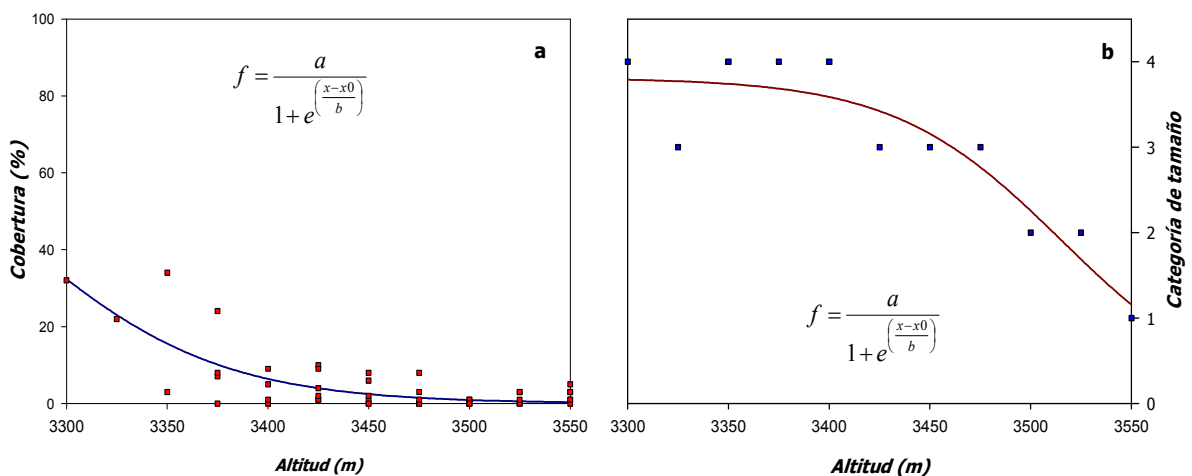


Figura 3.6. Efecto de la altitud en la distribución y tamaño de árboles en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. El modelo predictor en ambas regresiones se ajusta a una curva sigmoide. (a) cobertura en función de la altitud $R^2= 0,61$ y $P<0,001$; (b) tamaño en función de la altitud $R^2= 0,86$ y $P= 0,0004$.

3.4.3. Análisis de ordenamiento

En el análisis de correspondencia linealizado (ACL) para datos de cobertura de las formas de vida (figura 3.7) se muestra una asociación de las formas de vida con el primer eje. Se puede apreciar una marcada separación en la distribución de rosetas caulescentes

pubescentes y rosetas caulescentes glabras, ubicándolas en extremos opuestos del eje; asociándose, en campo, a laderas de exposición Oeste y Noroeste respectivamente. Estos resultados sugieren que el primer eje esté asociado principalmente a la exposición.

También se puede observar una distribución de las formas de vida asociado con el segundo eje, en donde existe una disgregación entre las mismas, encontrándose agrupados árboles, helechos mesófilos, líquenes, gramínoides arbustivos y arbustos nanófilos en el extremo positivo del eje; mientras que rosetas caulescentes glabras y pubescentes, rosetas acules y arbustos micrófilos, se encuentran en la zona negativa del eje. Briofitos y hierbas se encuentran en la zona intermedia. El segundo eje está asociado principalmente al gradiente altitudinal de 250 m sobre el cual fueron realizados los muestreos de vegetación (tabla 3.6). Entre los dos primeros ejes se explica el 47 % de la varianza. Las gramíneas en macolla no parecen guardar relación con ninguno de los ejes.

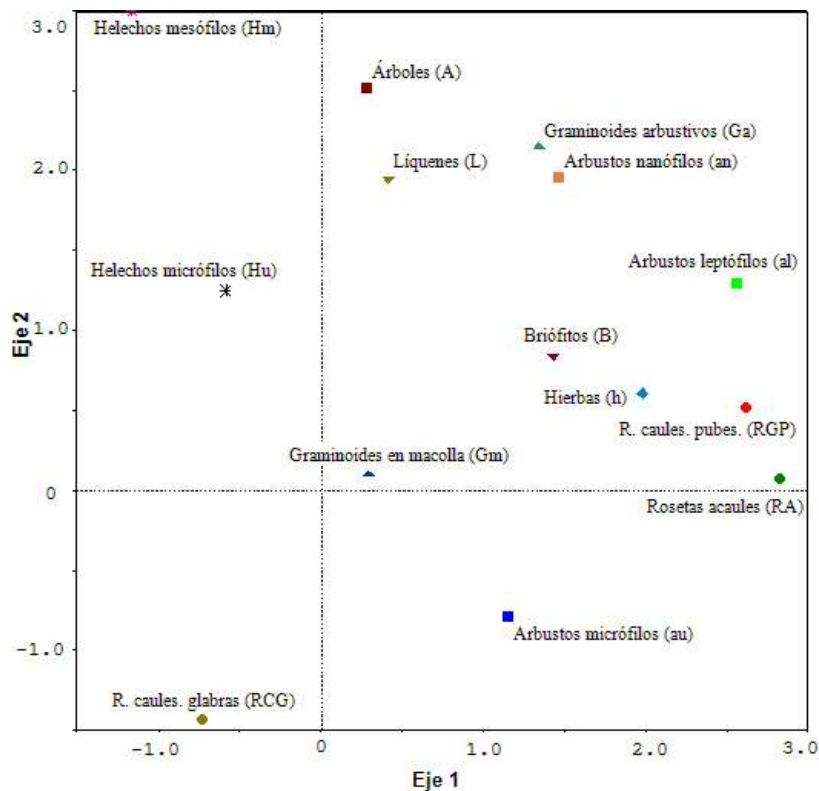


Figura 3.7. Análisis de correspondencia linealizada de valores de cobertura para las formas de vida. El eje 1 representa un gradiente de exposición y el eje 2 un gradiente altitudinal.

Fueron correlacionados los valores de las variables ambientales medidas en campo (altitud, exposición y pendiente) con la ubicación de cada una de las unidades de muestreo dentro de los ejes del ACL. De esta manera pudo ser determinado lo que representa cada

uno de los ejes del análisis canónico linealizado (ACL). En la tabla 3.6 se muestran los valores de correlación de Pearson entre los factores ambientales y la ubicación de las unidades de muestreo en los ejes del ACL (la ubicación de las unidades de muestreo y formas de vida en cada eje, se muestran en el anexo C). Como muestra la tabla 3.6, los factores que presentan mayor valor de correlación son la altitud y la exposición. Ambos factores están correlacionados negativamente, la exposición con el eje 1 y la altitud con el eje 2 del ACL.

Tabla 3.6 Valores de P y significancia estadística (α) para la correlación de Pearson entre los factores ambientales y la ubicación de las unidades de muestreo en cada eje del ACL. *** $\alpha = 0,05$.

Factor	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Altitud	0,31 ***	-0,56 ***	0,01 ***	0,19 ***
Exposición	-0,46 ***	-0,07 ***	-0,22 ***	-0,16 ***
Pendiente	-0,23 ***	0,19 ***	0,11 ***	-0,04 ***

En la figura 3.8 se presenta el análisis canónico de correspondencia (ACC) para los valores de cobertura de las formas de vida. Se observa que la distribución de éstas se encuentra asociada mayoritariamente al primer eje, representado en este caso por el gradiente altitudinal. Asociados al primer eje, de izquierda a derecha (de menor a mayor altitud), se tienen a los helechos mesófilos, árboles, gramíneas arbustivas, líquenes, arbustos nanófilos, helechos y afines micrófilos, briófitos, hierbas, arbustos leptófilos, rosetas caulescentes pubescentes y rosetas acaules. Nuevamente se hace evidente el efecto que tiene la altitud sobre la distribución de las formas de vida seleccionadas.

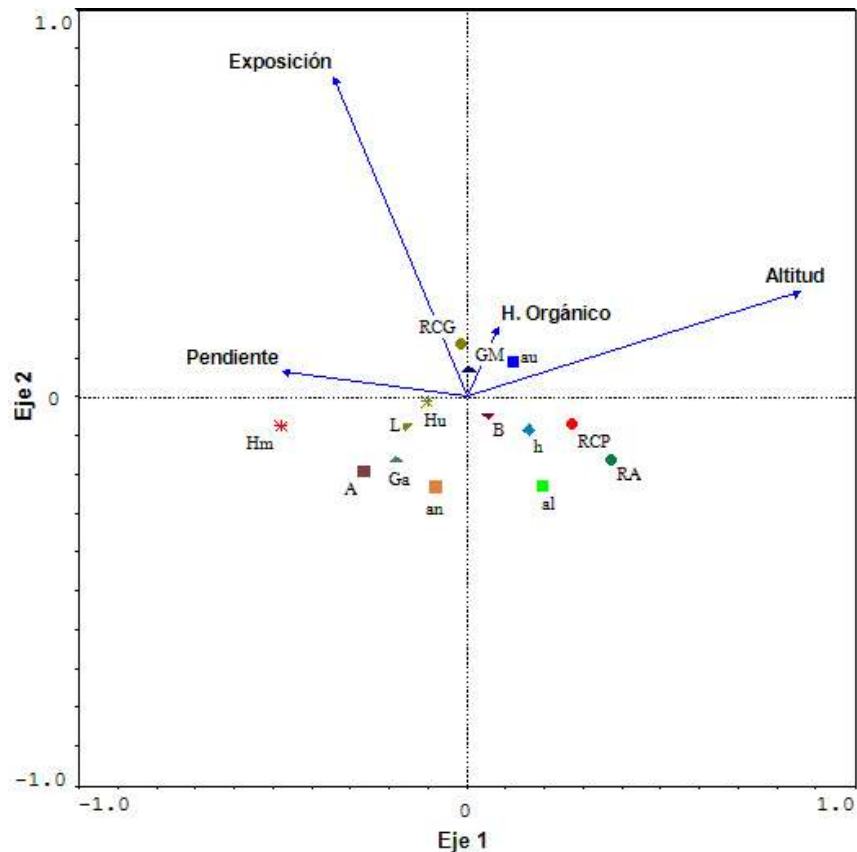


Figura 3.8. Análisis canónico de correspondencia de valores de cobertura para las formas de vida asociadas a los factores ambientales. El eje 1 representa un gradiente altitudinal y el eje 2 un gradiente de exposición. RCG: rosetas caulescentes glabras, RCP: rosetas caulescentes pubescentes, RA: rosetas acaules, h: hierbas, au: arbustos micrófilos, an: arbustos nanófilos, al: arbustos leptófilos, A: árboles, H μ : helechos y afines micrófilos, Hm: helechos y afines mesófilos, B: briofitos, L: líquenes, Ga: gramíneas arbustivas, GM: gramíneas en macolla.

De los factores ambientales considerados para la realización del ACC (vectores de color azul), los que se correlacionan de manera significativa con la abundancia de las formas de vida son la altitud, exposición y pendiente. El horizonte A del suelo no parece tener relevancia sobre la distribución de las formas de vida en éste estudio. Aunque el principal agente determinante de la distribución parece ser la altitud, la exposición desempeña un papel importante en la abundancia de las rosetas caulescentes, las cuales se encuentran asociadas a altos valores en el segundo eje (exposición).

La tabla 3.7 muestra los valores de porcentaje acumulados de varianza para los datos de cobertura de las formas de vida explicados por los cuatro primeros ejes en el ACL y el ACC. El primero de los ejes del ACL explica el 27,9% de la varianza y el segundo eje el 19,5% de la varianza, en conjunto los dos primeros ejes explican el 47,4% de la varianza.

En el ACC, los dos primeros ejes explican el 29,9% de la varianza considerando únicamente la distribución de las formas de vida, sin embargo, al tomar en cuenta los factores ambientales los porcentajes de varianza para los valores de cobertura explican entre los dos primeros ejes el 90,5% de la varianza.

Tabla 3.7 Porcentaje de varianza acumulado explicados por los cuatro ejes principales de los ordenamientos ACL y ACC, para los valores de cobertura de las formas de vida en el área de estudio.

Análisis	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
ACL	27,9	47,4	54,3	57,5
ACC (formas de vida)	18,7	29,9	32,2	33,1
ACC (formas de vida-variables ambientales)	56,4	90,5	97,4	100

Además de los análisis de ordenamiento para las formas de vida también se estableció la ordenación de las unidades de muestreo en el ACL y en el ACC, pero no pudo observarse una clara separación de éstas al ser clasificadas en función de la altitud, exposición y pendiente, lo que sugiere que las diferencias globales en estructura de la comunidad entre las unidades de muestreo no fueron suficientemente marcadas como para poder ser separadas en grupos definidos claramente, en función de las variables ambientales medidas, indicando que los muestreos fueron llevados a cabo dentro de una misma unidad de vegetación (páramo abierto).

3.4.4. *Modelos de distribución de formas de vida: promedios ponderados y regresiones* *Promedios ponderados*

En las figuras 3.9 y 3.10 se muestran gráficamente los óptimos de distribución de las 14 formas de vida encontradas en el área de estudio para los factores ambientales medidos en campo, así como su amplitud de distribución. En la figura 3.9, que muestra los óptimos de distribución altitudinal, se pueden apreciar cuatro zonas o grupos de distribución: en la primera, entre los 3.350 y 3.400 m de altitud, se encuentran los helechos y afines mésofilos (Hm) y árboles (A); entre los 3.400 y 3.450 m de altitud se encuentran agrupados los arbustos nanófilos (an), gramínoideas arbustivos (Ga), líquenes (L), rosetas caulescentes glabras (RCG) y helechos y afines micrófilos (Hμ); en el tercer grupo, que comprende desde

los 3.450 hasta los 3.500 m de altitud, se encuentran las gramíneas en macolla (GM), briofitos (B), hierbas (h), arbustos micrófilos (au), arbustos leptófilos (al) y las rosetas caulescentes pubescentes (RCP); finalmente por encima de los 3.500 m de altitud se consiguen las rosetas acaules (RA). Aunque se observan grupos de formas de vida con óptimos en distintas altitudes, las amplitudes en su distribución son bastante grandes, lo que evidencia que dentro del páramo abierto los cambios en abundancia de las formas de vida son graduales, con mucha superposición en la distribución de las mismas, sin presentarse límites abruptos en cuanto a su distribución.

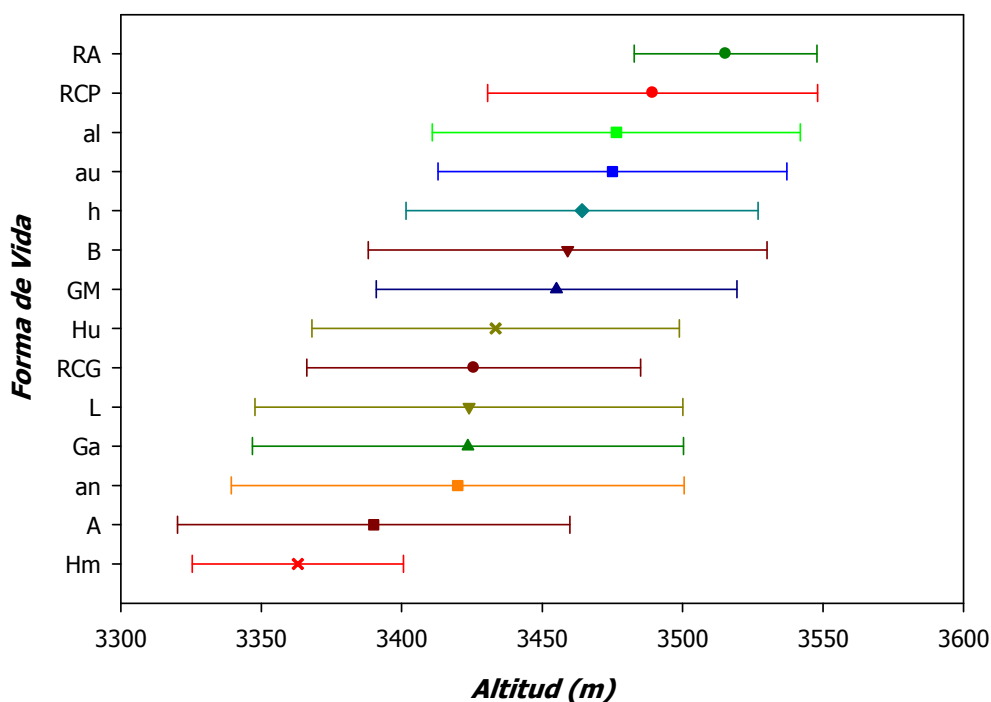


Figura 3.9. Óptimos y amplitud de distribución de formas de vida asociados a la altitud en un gradiente altotérmico en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. RCG: rosetas caulescentes glabras, RCP: rosetas caulescentes pubescentes, RA: rosetas acaules, h: hierbas, au: arbustos micrófilos, an: arbustos nanófilos, al: arbustos leptófilos, A: árboles, Hμ: helechos y afines micrófilos, Hm: helechos y afines mesófilos, B: briofitos, L: líquenes, Ga: gramíneas arbustivas, GM: gramíneas en macolla.

En la figura 3.10 se presentan los óptimos y amplitudes de distribución de las 14 formas de vida encontradas en campo, en función de la pendiente. En este caso, no es posible ver grupos de formas de vida claramente definidos, es mucho más evidente la superposición en las amplitudes de distribución y además, los óptimos son relativamente similares y van sucediéndose de forma gradual. Por tal motivo el gradiente de pendientes parece ser menos importante para explicar la distribución de formas de vida.

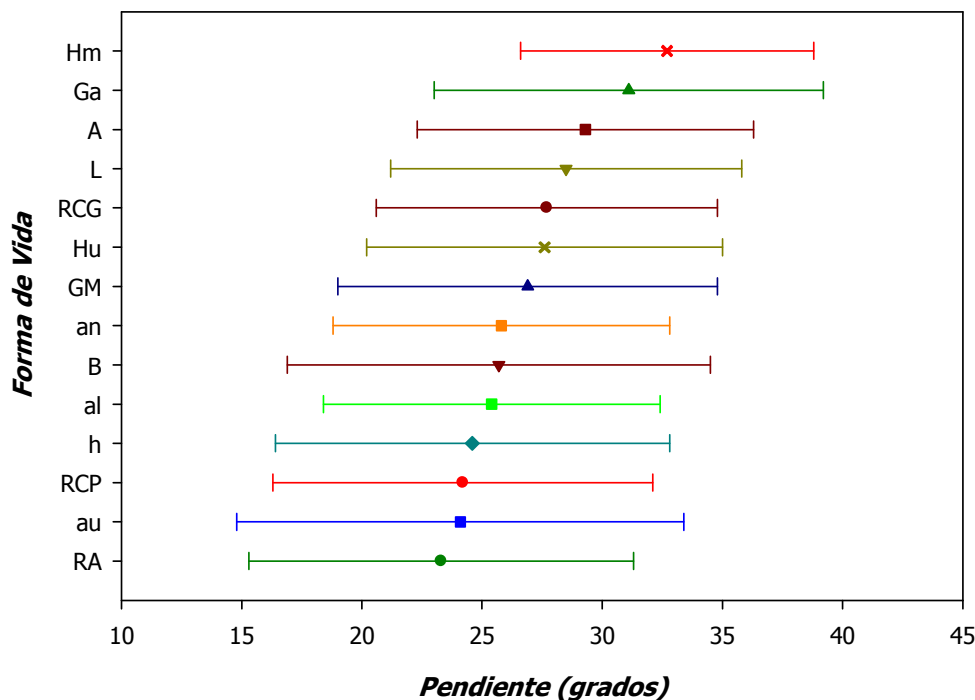


Figura 3.10. Óptimos y amplitud de distribución de formas de vida asociados a la pendiente en un gradiente altotérmico en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. RCG: rosetas caulescentes glabras, RCP: rosetas caulescentes pubescentes, RA: rosetas acaules, h: hierbas, au: arbustos micrófilos, an: arbustos nanófilos, al: arbustos leptófilos, A: árboles, Hμ: helechos y afines micrófilos, Hm: helechos y afines mesófilos, B: briofitos, L: líquenes, Ga: gramíneas arbustivas, GM: gramíneas en macolla.

No se presenta los óptimos y amplitudes de distribución en función de la exposición, puesto que no se cuenta con un gradiente de exposiciones, ya que únicamente fueron realizados los muestreos de vegetación en tres exposiciones diferentes (Oeste, Noroeste y Norte), sin considerar valores intermedios de exposición.

Regresiones múltiples

Un resumen de los valores de R^2 y significancia estadística de las regresiones múltiples corridas entre el porcentaje de cobertura de cada una de las formas de vida para las 48 unidades de muestreo y las variables ambientales se muestra en la tabla 3.8. El resto de los parámetros obtenidos en las regresiones (del tipo gaussiana), se presentan en el anexo D. Los valores más significativos se encuentran en las regresiones para la forma de vida arbórea (A), arbustos nanófilos (an), arbustos leptófilos (al), helechos y afines mesófilos (Hm), gramíneas arbustivas (Ga) y líquenes (L). Las rosetas acaules (RA) presentan valores significativos para la altitud y exposición al igual que los árboles y arbustos en general.

Rosetas caulescentes pubescentes (RCP) muestran valores significativos para la pendiente y altitud. La regresión entre los valores de cobertura de hierbas (h) y briofitos (B) no es significativa en relación a los factores ambientales.

La profundidad del horizonte órgano-mineral del suelo (Horizonte A) no parece ser determinante de la distribución de las formas de vida ya que no presenta valores significativos en las regresiones múltiples.

Tabla 3.8. Valores de R^2 y significancia estadística (P) derivados de las regresiones múltiples de tipo gaussiana y parabólica, llevadas a cabo entre los valores de cobertura de las formas de vida y los factores ambientales determinados en campo. **alt:** altitud, **pend:** pendiente, **exp:** exposición, **hA:** profundidad de horizonte órgano-mineral del suelo. *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; * $P < 0,05$ y NS (no significativo) $P > 0,05$. **G:** modelo predictor gaussiano, **P:** modelo predictor parabólico.

% de cobertura	Variables ambientales											
	alt., pend.		alt., exp.		alt., h. A		pend., exp.		pend., h. A		exp., h. A	
RCG	0,14	NS	0,13	NS	0,13	NS	0,19	NS	0,14	NS	0,17	NS
	G		G		P	G	P	P	P	P	P	P
RCP	0,32	***	0,30	***	0,29	***	0,29	***	0,23	*	0,28	**
	G		P		G		P		G		P	
RA	0,34	***	0,55	***	0,33	***	0,48	***	0,02	NS	0,15	NS
	G		G		P		G		P		P	
A	0,62	***	0,78	***	0,60	***	0,14	NS	0,05	NS	0,18	NS
	P		G		G		G		G		G	
aμ	0,16	NS	0,09	NS	0,13	NS	0,13	NS	0,16	NS	0,09	NS
	P		P		P		P		P		P	
an	0,38	***	0,45	***	0,38	***	0,17	NS	0,02	NS	0,15	NS
	P		P		P		P		P		P	
al	0,10	NS	0,43	***	0,13	NS	0,43	***	0,03	NS	0,41	***
	G		P		G		P		P		P	
h	0,06	NS	0,18	NS	0,13	NS	0,27	**	0,17	NS	0,27	**
	P		G		P		P		P		P	
Hm	0,84	***	0,79	***	0,39	***	0,45	***	0,50	***	0,10	NS
	G		G		P		G		G		G	
Hμ	0,26	*	0,26	**	0,26	***	0,11	NS	0,06	NS	0,10	NS
	G		G		P		P		P		P	
GM	0,18	NS	0,32	***	0,14	NS	0,36	***	0,13	NS	0,26	**
	G		G		G		P		P		P	
Ga	0,45	***	0,45	***	0,43	***	0,53	***	0,06	NS	0,05	NS
	P		P		P		G		P		P	
B	0,13	NS	0,12	NS	0,13	NS	0,17	NS	0,11	NS	0,13	NS
	P		P		P		P		P		P	
L	0,41	***	0,39	***	0,43	***	0,08	NS	0,12	NS	0,10	NS
	P		P		P		P		P		P	

Las figuras 3.11 a 3.14, muestran los gráficos obtenidos a partir de las regresiones múltiples, entre factores ambientales y porcentaje de cobertura de formas de vida. Se presentan cuatro formas de vida por ser abundantes dentro del área de estudio: rosetas

caulescentes pubescentes (figura 3.11), árboles (figura 3.12), gramíneas en macolla (figura 3.13) y rosetas acaules (figura 3.14).

En la figura 3.11 se muestra la influencia de la altitud y de la pendiente en la distribución de las rosetas caulescentes pubescentes en el área de estudio, la cual presenta una respuesta gaussiana. A medida que el color de la curva se torna más intenso aumenta el valor de cobertura. Se puede observar claramente el efecto que tiene la altitud sobre la distribución de esta forma de vida, encontrándose a partir de los 3.350 m de altitud con un óptimo en su distribución en los 3.490 m. Por otra parte, la pendiente favorable se encuentra en torno a los 20° de inclinación, es decir, pendiente suaves.

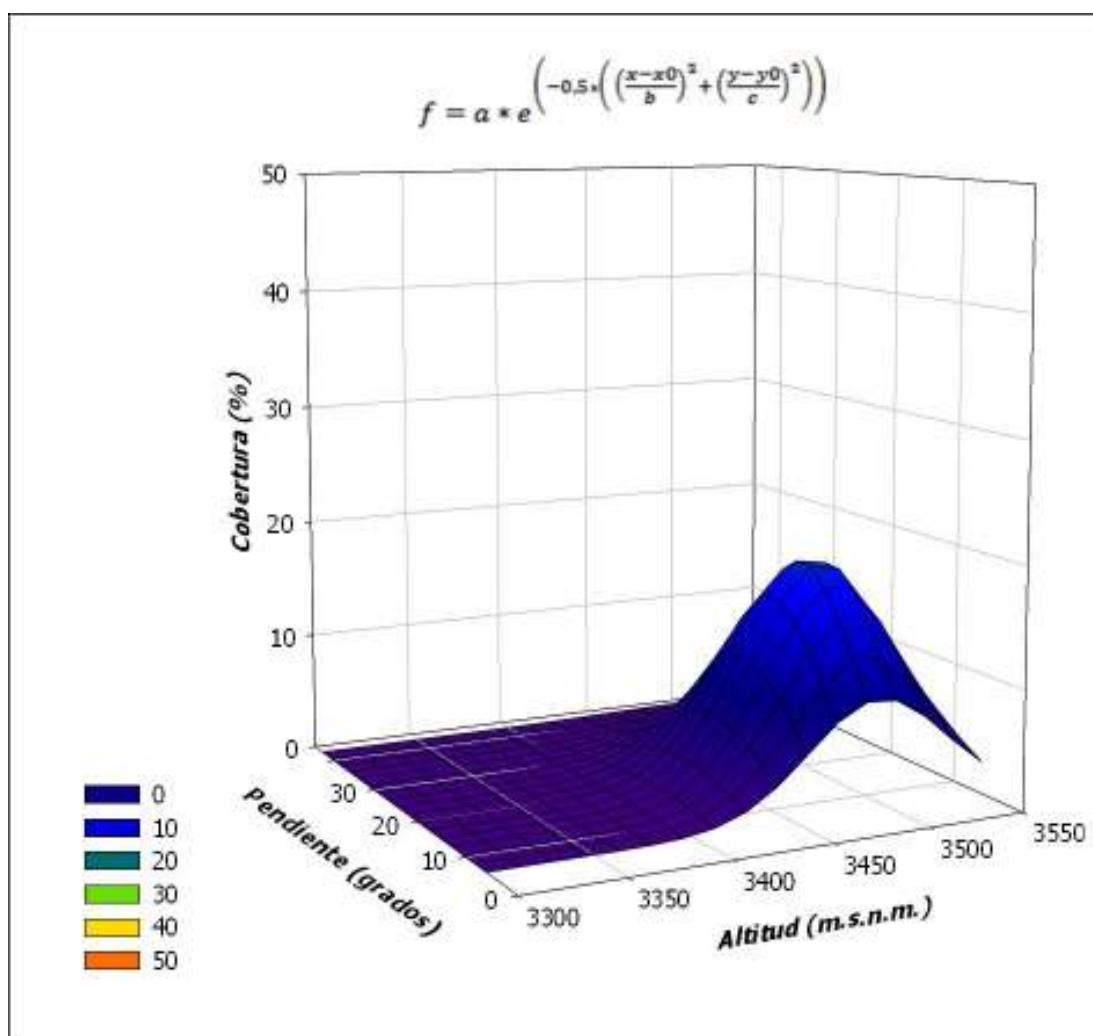


Figura 3.11. Porcentaje de cobertura de rosetas caulescentes pubescentes en función de la altitud y pendiente en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.

En la figura 3.12 se muestra el efecto de la altitud y la exposición sobre la distribución de las rosetas caulescentes pubescentes en el área de estudio. El modelo predictor originado por la regresión múltiple es del tipo parabólico. Se puede observar el claro efecto que tiene la exposición sobre esta forma de vida, encontrándose los mayores valores de cobertura en laderas de exposición Oeste (1) a medida que se asciende en altitud.

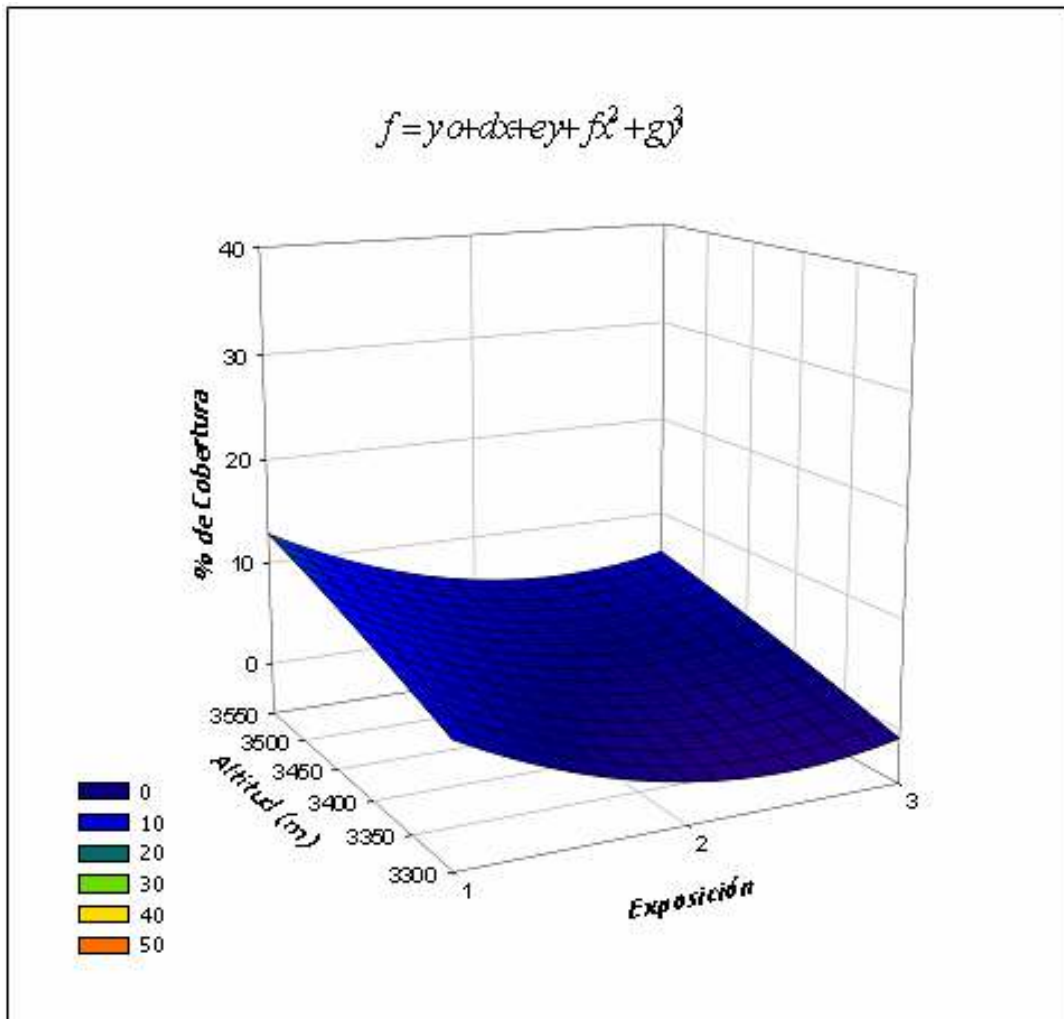


Figura 3.12. Porcentaje de cobertura de rosetas caulescentes pubescentes en función de la altitud y exposición en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. La exposición con número 1 corresponde al Oeste, el número 2 equivale a exposiciones Noroeste y el número 3 representa las exposiciones Norte.

En el caso de la forma de vida arbórea (figura 3.13), se presenta la relación entre los valores de cobertura con las variables ambientales altitud y exposición. La respuesta frente a estas dos variables tiene un comportamiento gaussiano, el color de la curva a medida que tiende al rojo indica valores de cobertura mayores. Como se puede observar, la cobertura disminuye en función de la altitud, encontrándose su óptimo de distribución a 3.277 m de altitud en laderas de exposición Noroeste (tabla 3.9).

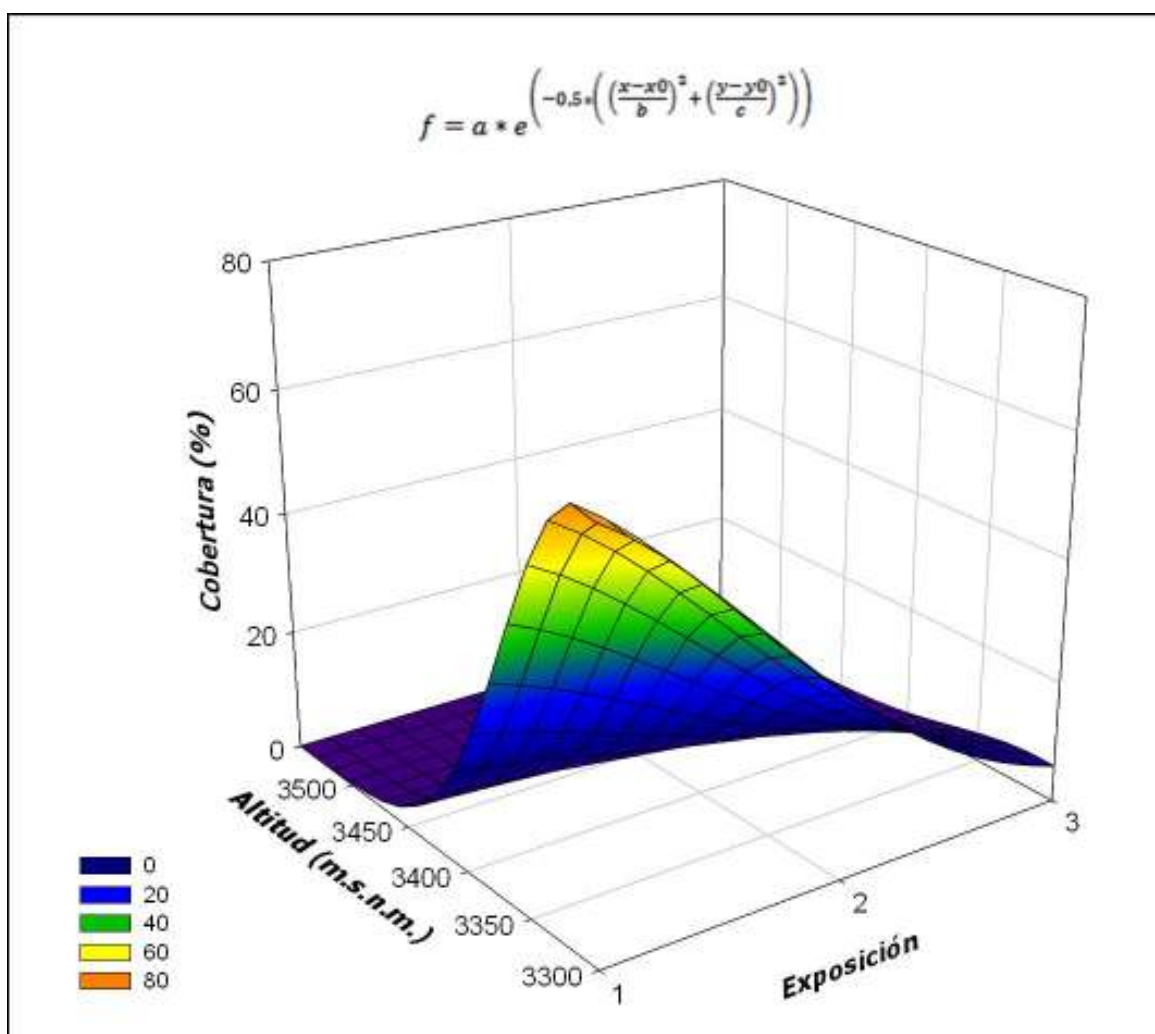


Figura 3.13. Porcentaje de cobertura de árboles en función de la exposición y altitud, en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. La exposición con número 1 corresponde al Oeste, el número 2 equivale a exposiciones Noroeste y el número 3 representa las exposiciones Norte.

La figura 3.14 presenta la curva obtenida por medio de la regresión múltiple entre el porcentaje de cobertura de gramíneas en macolla y las variables ambientales altitud y

exposición. Lo primero que sobresale son los altos valores de cobertura encontrados en el área de estudio para esta forma de vida, valores que oscilan entre 80% y 100% en su mayoría. La respuesta observada es gaussiana encontrándose el óptimo de altitud en 3.441 m de altitud (tabla 3.9), en laderas de exposición Noroeste y Norte.

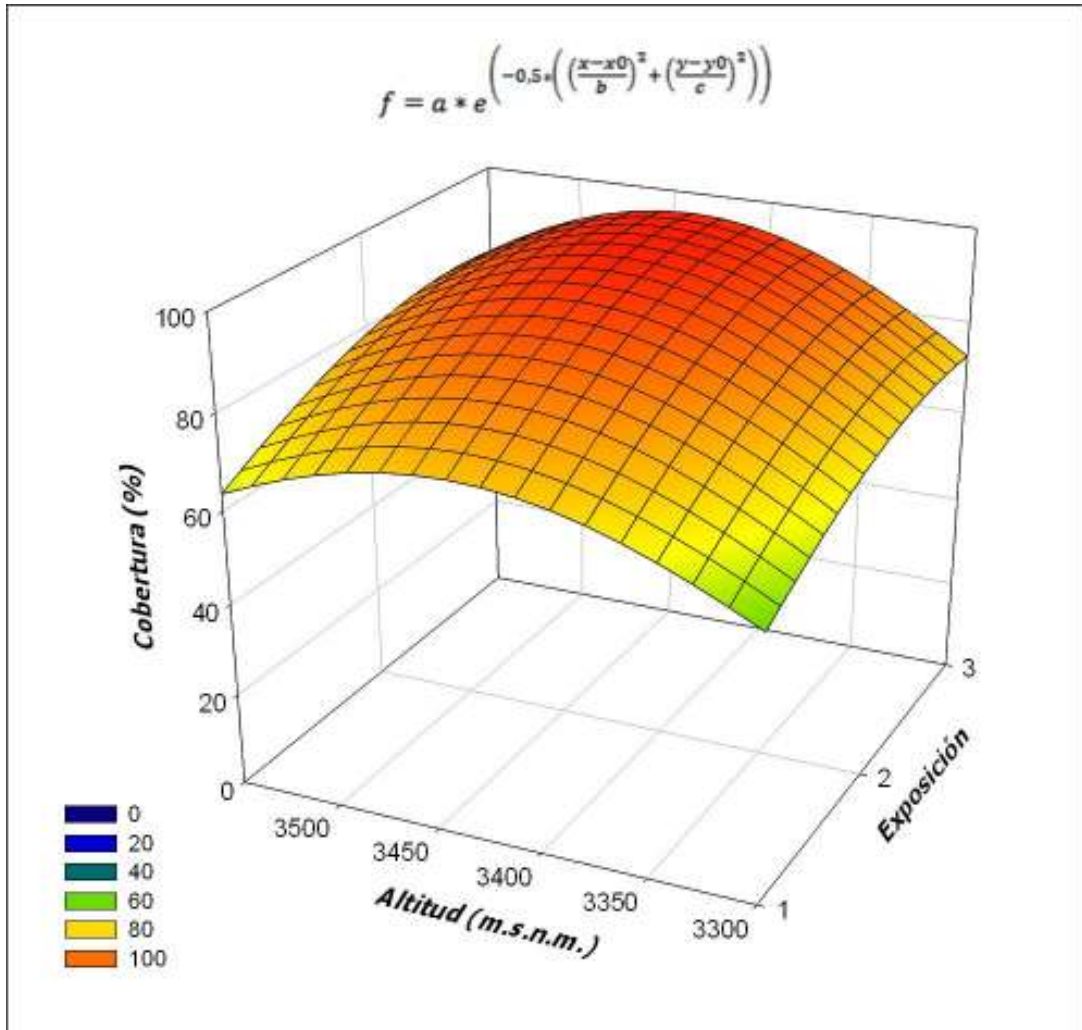


Figura 3.14. Porcentaje de cobertura de gramíneas en macolla en función de la exposición y altitud, en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. La exposición con número 1 corresponde al Oeste, el número 2 equivale a exposiciones Noroeste y el número 3 representa las exposiciones Norte.

Por último, se presenta la relación entre los factores ambientales altitud y exposición con el valor de cobertura de rosetas acaules (figura 3.15). Hay que hacer notar que ésta forma de vida presentó valores de cobertura bajos dentro del área de estudio; sin embargo a se puede observar un gran efecto de la exposición y la altitud en su distribución. La

respuesta en este caso es gaussiana y presenta un óptimo en sobre los 3.500 m de altitud en laderas de exposición Noroeste.

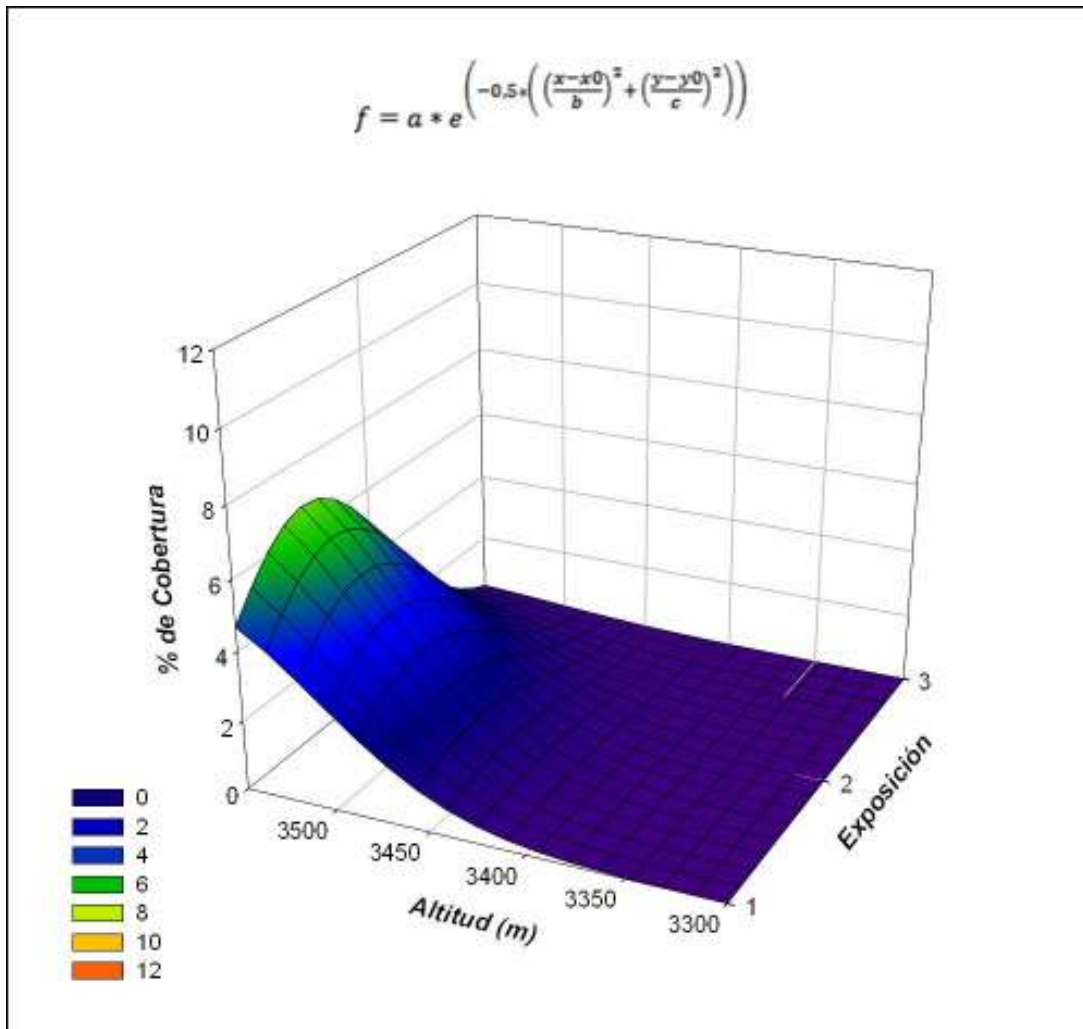


Figura 3.15. Porcentaje de cobertura de rosetas acaules en función de la exposición y altitud, en las cercanías de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. La exposición con número 1 corresponde al Oeste, el número 2 equivale a exposiciones Noroeste y el número 3 representa las exposiciones Norte

No fueron presentadas las regresiones simples corridas para cada forma de vida en función de las variables ambientales, puesto que en general, éstas por si solas no pudieron explicar la distribución de las dichas formas. En cambio, al combinar varios factores ambientales, se pudo establecer de mejor manera el efecto de los mismos sobre la distribución de determinada forma de vida.

En la tabla 3.9 se muestran los valores óptimos de distribución de las formas de vida en función de los factores ambientales medidos en campo y provienen de datos derivados de los análisis de regresión múltiple efectuados. En los casos donde la regresión fue del tipo parabólica (NA: no aplica), no es posible determinar un óptimo de distribución, puesto que la curva no lo permite.

Tabla 3.9. Óptimo de distribución de formas de vida en función de los factores ambientales. **NS:** no significativo, **NA:** no aplica, **RCP:** rosetas caulescentes pubescentes, **RA:** rosetas acaules, **h:** hierbas, **au:** arbustos micrófilos, **an:** arbustos nanófilos, **al:** arbustos leptófilos, **A:** árboles, **Hμ:** helechos y afines micrófilos, **Hm:** helechos y afines mesófilos, **B:** briofitos, **L:** líquenes, **Ga:** gramíneas arbustivas, **GM:** gramíneas en macolla.

Forma de Vida	Variables ambientales			
	Altitud (m.s.n.m.)	Pendiente (grados)	Exposición	Horizonte A (cm)
RCG	NS	NS	Noroeste	NS
RCP	3.493 ± 36	16 ± 8	Oeste	32 ± 10
RA	3.533 ± 52	17 ± 11	Oeste	NS
A	3.277 ± 121	NA	Noroeste	NS
aμ	NS	NS	Norte	NS
an	NA	NA	Noroeste	NS
al	3.526 ± 54	17 ± 8	Oeste	NS
h	NS	NS	NS	NS
Hm	3.336 ± 21	34 ± 7	Noroeste	NS
Hμ	3.316 ± 33	33 ± 20	Noroeste	NS
GM	3.441 ± 189	NS	NS	NS
Ga	NA	NA	Noroeste	NS
B	NA	NA	Oeste	NS
L	NA	NA	Noroeste	NS

3.5. Discusión

En las cercanías a la estación La Aguada del Sistema Teleférico de Mérida (Venezuela), se observa una zonación de la vegetación entre los 3.200 y 3.400 m de altitud donde entran en contacto el bosque paramero y el páramo abierto (Tirado, 1997; Yáñez, 1998b). El cambio en la estructura de la vegetación mencionado anteriormente, es a lo que

se refieren Odum (1975) y Schulze *et al.* (2005) como *Ecotono*, es decir, una zona de transición entre sistemas ecológicos adyacentes en donde, por lo general, existe una mayor diversidad de especies que en los ecosistemas aledaños y se aplica a una escala espacial de decenas a centenas de metros.

La altitud juega un papel determinante en la distribución de las formas de vida sobre el gradiente de estudio (3.300 – 3.550 m de altitud). A pesar de sólo representar una variación de 250 m en elevación, se puede apreciar un cambio gradual en la distribución de las diferentes formas de vida dentro de límites altitudinales. Es de sumo interés, que las diferentes formas de vida estén asociadas a diferentes posiciones en el gradiente altitudinal en términos de exposición y pendiente, y sobre todo que se encuentren asociadas a diferentes posiciones en relación al límite superior del bosque paramero, ello confirma que esta sea una zona de transición entre ambos ecosistemas y posiblemente presente mayor diversidad, en cuanto a formas de vida, que el páramo o el bosque paramero.

La distribución de la forma de vida arbórea (A) es de especial importancia en el marco de este estudio, ya que las unidades de muestreo se ubicaron en la zona inferior del páramo abierto, sobre el límite superior del bosque paramero (los árboles constituyen la forma de vida dominante en el bosque paramero). Los resultados obtenidos en este estudio reflejan lo encontrado por otros autores en Los Andes tropicales (Bader *et al.*, 2007; Kessler *et al.*, 2007), es decir, un incremento en la abundancia y tamaño de los individuos a medida que se desciende en altitud y aumenta la temperatura (figura 3.6).

El óptimo de abundancia de los árboles se consigue cerca de los 3.300 m de altitud en laderas de exposición Noroeste. Hay que hacer notar que los muestreos en los que fue posible alcanzar altitudes menores coinciden con las transectas de exposición Noroeste, mientras que en las transectas de exposición Oeste solo se pudo alcanzar los 3.425 m de altitud (tabla 3.5) debido a fuertes cambios de pendiente en el relieve. Posiblemente la distribución de los árboles en el área de estudio se encuentre determinada por la temperatura y exposición, si se considera que los valores más altos de cobertura fueron conseguidos en las laderas de exposición Noroeste (tabla 2.1), las cuales son más cálidas que las Oeste y reciben menor radiación. Por lo tanto, alta radiación después de noches frías, puede ser la causa de la ubicación del límite del bosque.

Bader (2007) reportó que la combinación de radiación fuerte junto a bajas temperaturas nocturnas, son responsables de la ubicación del límite del bosque hacia

altitudes inferiores en Ecuador; encontró que el límite del bosque en laderas de exposición Este, las cuales recibían mayor radiación durante las mañanas cuando las plantas aún estaban frías (a causa de las bajas temperaturas nocturnas), se encontraba más abajo que en laderas de exposición Oeste. Kessler *et al.* (2007), también consiguieron que en promedio los árboles encontrados en exposición Oeste son de mayor tamaño que los encontrados en exposición noreste y sureste, bajo condiciones ambientales similares en Los Andes de Bolivia.

Al evaluar el comportamiento de las formas de vida en función de las variables ambientales, se puede apreciar cómo las rosetas caulescentes pubescentes (RCP) y rosetas caulescentes glabras (RCG) tienden a encontrarse en el límite superior del gradiente 3.500 m de altitud en pendientes de $16 \pm 8^\circ$ de inclinación y 3.400 m de altitud respectivamente (tabla 3.9), donde las condiciones ambientales posiblemente son óptimas para su establecimiento. Rosquete (2004) reportó para La Aguada que especies del género *Espeletia* (RCP) pueden alcanzar altitudes hasta de 4.300 m de altitud y especies pertenecientes al género *Ruilopezia* (RCG) se encuentran por debajo de los 3.500 m de altitud. Hernández (2006) consiguió que el óptimo de distribución de individuos adultos de la especie *Espeletia schultzii* en la cuenca del Río Turmero (Páramo de Piedras Blancas, Mérida, Venezuela) se encuentra en zonas cercanas a los 3.500 m de altitud con pendientes iguales al 40% (18°).

La característica más distintiva entre ambas rosetas caulescentes, en cuanto a su distribución en el área de estudio, es la exposición en la cual se establecen; las RCP se encuentran preferencialmente en laderas de exposición Oeste y las RCG en laderas de exposición Noroeste. A pesar que las vertientes con exposición Oeste y Noroeste no se benefician de igual manera por la insolación que las de exposición Este y Sureste, debido a que a la hora en la cual se encuentra expuestas al sol existe una alta nubosidad (Azócar y Monasterio, 1980; Monasterio y Reyes, 1980; Azócar y Fariñas, 2003); en el área de estudio, y como se muestra en la figura 3.8, las transectas de exposición Oeste presentan valores de radiación solar mayores que las Noroeste durante el día. A pesar de ello, las temperaturas mínimas, medias y máximas son consistentemente más bajas que en las laderas de exposición Noroeste y Norte en el gradiente (tabla 2.1).

Lo mencionado anteriormente puede ser la causa del patrón de distribución observado en ambas rosetas. Por un lado, los tricomas foliares de las RCP, según Azócar y Rada (2006) y Meinzer *et al.* (1994), constituyen un mecanismo para mantener el balance de energía en la hoja, disminuyendo la absorción de radiación solar. Por otro lado, las RCP

presentan mecanismos de evasión a las bajas temperaturas mediante la protección de los órganos por medio de estructuras aislantes (hojas marcescentes, cierre nictinástico) y por mecanismos de sobreenfriamiento evitan el congelamiento de sus tejidos. Por tanto, las RCP pudieran estar mejor adaptadas a bajas temperaturas y elevada radiación en comparación con las RCG, y por este motivo tienen la capacidad de establecerse en altitudes mayores y en laderas de exposición Oeste (temperaturas inferiores).

A pesar que se conoce que especies pertenecientes a la forma de vida de las rosetas caulescentes pubescentes (RCP) son abundantes en zonas altas del páramo andino, en el modelo de distribución de la figura 3.11, se observa una disminución en el porcentaje de cobertura a partir de los 3.500 m de altitud. Este comportamiento puede explicarse si se considera que la regresión corrida involucra al factor pendiente, la cual puede estar afectando el establecimiento de esta forma de vida en ciertas altitudes. Al analizar los datos de cobertura de las RCP en la tabla 3.4, se puede observar una disminución en los valores de cobertura en el límite superior del gradiente. Sin embargo, en el modelo de distribución de la figura 3.12, donde se considera el efecto de la exposición se puede observar que la tendencia es el aumento en la abundancia de esta forma de vida a medida que se asciende en el gradiente altitudinal en laderas de exposición Oeste.

En el caso de los arbustos, se aprecia una tendencia hacia la disminución del tamaño de la lámina foliar en función del incremento en altitud, encontrándose a los arbustos leptófilos (al) en las zonas más elevadas de las transectas (figura 3.9). *Hypericum laricifolium* (al) presenta mecanismos de evasión al congelamiento por medio de sobreenfriamiento, por esta razón es posible que constituya la clase de arbustos establecidos a mayor altitud en el área de estudio. Tirado (1997) encontró que el 95% de las especies muestreadas en su transecta poseen hojas de tamaño que varían entre micrófilas, nanófilas y leptófilas. Vareschi (1992) consiguió una disminución en el tamaño de la lámina foliar en árboles y arbustos del chirivital, en función del incremento en la altitud.

En ciertas unidades de muestreo se consiguieron individuos cerca unos de otros formando parches de arbustos. Esta asociación entre individuos pertenecientes a una misma forma de vida puede ser el resultado de la creación de microambientes como adaptación a las condiciones ambientales (Hedberg, 1964). En los arbustos, aunado al efecto de la altitud, es notorio el efecto de la exposición, ya que se encontró una asociación entre individuos de *Hypericum laricifolium* (arbustos leptófilos) e individuos de *Espeletia schultzii* (rosetas

caulescentes pubescentes) en laderas de exposición Oeste, a la vez que entre arbustos nanófilos (an) y rosetas caulescentes glabras (RCG) en laderas de exposición Noroeste. Los arbustos micrófilos (am) presentan su óptimo en laderas de exposición Norte. La disminución en el tamaño de la lámina foliar hacia altitudes mayores puede ser una respuesta a las bajas temperaturas. Cuanto menor sea la superficie foliar expuesta a la radiación solar, menor es la cantidad de radiación absorbida, lo cual impide el calentamiento de las hojas durante las horas de mayor radiación (Ely y Torres, 2003).

Las gramíneas en macolla (GM) constituyen la forma de vida más abundante en el gradiente, con valores de porcentajes de cobertura que oscilan entre el 80 y 100%, lo cual no es de extrañar, puesto que en el área de estudio la formación vegetal predominante es la de pajonal-rosetal (Monasterio, 1980b). Esto corrobora lo registrado por Tirado (1997) para La Aguada, por Márquez *et al.* (2004) para la Sierra de la Culata y lo descrito por Bader *et al.* (2007) en Ecuador. En lugares donde el porcentaje de cobertura se aproxima al 100%, las macollas de diferentes individuos se tocan unas con otras dificultando el asentamiento de individuos pertenecientes a otras formas de vida (Monasterio, 1980b). Debido a que las GM presentan crecimiento vegetativo continuo durante todo el año (Monasterio, 1980b) y las hojas muertas permanecen unidas a la planta durante largo tiempo (Hedberg, 1964; Azócar y Fariñas, 2003; Azócar y Rada, 2006) aportan una alta cantidad de biomasa al suelo, posiblemente por esto se observa una cierta correlación entre el espesor del horizonte órgano-mineral del suelo con la presencia de graminoides.

En el caso de las GM, tal vez sea necesario separarlas en grupos funcionales en base a su fisiología para encontrar diferencias en su distribución altitudinal. Por ejemplo, Márquez (2002) encontró que especies C3 predominantemente se distribuyen en zonas altas y especies C4 en zonas bajas de un gradiente altitudinal. Sin embargo, en el caso de este estudio, al tratarse de un gradiente de 250 m de variación, posiblemente las especies dominantes de esta forma de vida sean las mismas en las diferentes altitudes donde fueron colocadas las unidades de muestreo.

Un caso particular se presenta con los helechos y afines mesófilos (Hm), los cuales de las formas de vida seleccionadas para llevar a cabo este estudio, constituyen al grupo claramente más restringido a altitudes bajas, ello sugiere que esta forma de vida no es capaz de establecerse por encima de cierta altitud, donde posiblemente las condiciones ambientales no sean aptas. Como se expone en la tabla 3.8 presenta valores significativos de R^2 para las

regresiones múltiples en relación a las variables ambientales. Para su establecimiento, posiblemente requieren de un microambiente específico en el que, el óptimo lo constituyen pendientes cercanas a 30 grados con exposición Noroeste a 3.325 m de altitud, lo cual muy posiblemente esté relacionado con ciertas condiciones hídricas no consideradas en este estudio.

En contraste a los Hm se tiene el grupo constituido por las plantas herbáceas (h), las cuales no guardan relación con ninguno de los factores ambientales señalados ubicándose a lo largo del gradiente, posiblemente esto pueda deberse a dos causas: en primer lugar, es posible que sea otro factor ambiental y no los medidos en campo el que esté influenciando la distribución de las mismas; en segundo lugar, puede que la clasificación de formas de vida empleada reúna dentro de un mismo grupo una variedad de formas de vida que responden al ambiente de manera distinta. Lo que origina una alta variabilidad dentro del grupo, así como de los datos obtenidos en campo, imposibilitando establecer una asociación entre la forma de vida y las variables ambientales.

A pesar que los cojines representan una de las formas de vida principales en la que se puede agrupar la vegetación de los páramos (Hedberg, 1964), los valores de cobertura obtenidos en los muestreos fueron muy bajos por lo que no se tomaron en consideración para los análisis. La razón por la cual hayan presentado valores de cobertura tan bajos puede tener sus fundamentos en que, al momento de realizar los muestreos de vegetación se obviaron como sitios de muestreo a los humedales, en donde se dan las características de suelo y pendiente con los que se asocia esta forma de vida. Además, esta forma de vida es característica de altitudes mayores a 3.533 m (tabla 3.9), como se observa en la figura 3.15 a medida que asciende en altitud aumenta su abundancia.

Es posible afirmar que el método de muestreo de vegetación empleado fue eficiente, ya que permitió correlacionar exitosamente los valores de cobertura de la mayoría de las formas de vida seleccionadas con las variables ambientales. De las cuatro variables ambientales consideradas, la profundidad del horizonte órgano-mineral no presentó valores significativos en las regresiones simples y múltiples corridas. Esto puede deberse básicamente a tres factores: (i) alta heterogeneidad del suelo en el área, por consiguiente no fue posible obtener datos que permitieran relacionar la variable con la distribución de las formas de vida; (ii) errores metodológicos al momento de determinar la profundidad de dicho horizonte, es decir, el método empleado pudo no ser eficiente para distinguir entre el

horizonte A y el horizonte inferior inmediato. Pero partiendo del principio que los suelos del área de estudio son jóvenes en cuanto a su formación (sección 2.4) y presentan un horizonte órgano-mineral (A) variable en función del relieve y la altitud, seguido por un horizonte mineral (C) de alto contenido rocoso (por ser suelos jóvenes, Inceptisoles en su mayoría), que facilita la diferenciación entre ambos se cree haber reducido posibles errores metodológicos; y (iii) es posible que simplemente el espesor del horizonte A del suelo no guarde mayor relación en la distribución de las formas de vida en el área de estudio.

En términos generales, a medida que se desciende en el gradiente, la diversidad de formas de vida se incrementa. Hay que tomar en consideración que el gradiente altitudinal (250 m de altitud) implica una variación en promedio de la temperatura cercana a 1,5 °C si se toma como regla general que 100 m en elevación representa una disminución de 0,6 °C; por lo tanto, la segregación de las formas de vida puede atribuírsele más a ésta variación en el factor temperatura que a la altitud *per se*. Según Van der Hammen (1979) este ecotono es especialmente sensible a cambios en la temperatura.

Como se pudo apreciar en la tabla 3.7 la altitud y la exposición explican el 90,5% de la varianza para los valores de cobertura de las formas de vida, lo que indica que tanto la altitud como la exposición son los principales agentes determinantes de la distribución de las formas de vida en el gradiente. Además es de gran interés que en un gradiente de sólo 250 m, dentro de una misma formación vegetal de páramo andino de la clase pajonal-rosetal, se encuentre que formas de vida como los helechos y afines mésofilos (Hm) se encuentran claramente restringidos a la zona más baja del gradiente, mientras que los árboles se extiendan hasta los 3.450 m (figura 3.9), pero sean poco abundantes por encima de esta altitud, y que otras formas de vida como las rosetas caulescentes pubescentes (RCP) y las rosetas acaules (RA) se restrinjan a la parte de mayor altitud en el gradiente.

A partir de la información recopilada en el presente capítulo sobre la distribución de las formas de vida en el gradiente altotérmico estudiado, es posible crear modelos de distribución en el contexto espacial de las formas de vida y posteriormente podrán ser corridos modelos de la distribución potencial de éstas bajo el efecto de variaciones en la temperatura a causa de cambios climáticos.

CAPÍTULO 4. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO

4.1. Introducción

El clima, cuyos principales elementos son la temperatura y la precipitación, ha estado variando drásticamente durante los últimos millones de años (Rial, 2004). El calentamiento y enfriamiento que ha ocurrido a lo largo de la historia de la Tierra, se debe a los cambios de la energía procedente del Sol y del estado de equilibrio en que se encuentra el sistema tierra-océano-atmósfera (FECYT, 2004).

Estos cambios son originados principalmente por variaciones en la órbita terrestre (con periodicidad aproximada de 100.000 años), modificaciones en la inclinación del eje de rotación (periodicidad de 41.000 años) y cambios en la actividad solar (Teoría de Milankovitch, Ahrens, 2000). En menor grado también pueden atribuirse a una distinta distribución de la tierra y el mar, erupciones volcánicas y por las corrientes oceánicas (Woodward, 1987; Ahrens, 2000; FECYT, 2004).

En el siglo XX la temperatura aumentó aproximadamente 0,6 °C (IPCC, 1997) y se prevé que el ritmo de cambios durante los próximos cien años sea mucho mayor que los observados durante el siglo XX; se espera un incremento en la temperatura alrededor de 0,2 °C por década (Le Treut *et al.*, 2007). Así mismo, se espera que el impacto de un acelerado cambio climático sea más perceptible en zonas de alta montaña (Beniston *et al.*, 1997; IPCC, 2001). Es un hecho, según Le Treut *et al.* (2007), que el incremento de la temperatura observado durante los últimos 50 años se deba al aumento de las concentraciones de gases de efecto invernadero causado por actividades antrópicas, principalmente la quema de combustibles de origen fósil y cambios en el uso de la tierra.

Durante el Cuaternario, como consecuencia de las fluctuaciones glaciales/interglaciales pleistocénicas, la temperatura en la alta montaña tropical fue aproximadamente 6 °C menor al promedio actual y las precipitaciones anuales oscilaron entre 100 a 400 mm. Como consecuencia el límite de las nieves perpetuas se encontraba por debajo de los 3.000 m de altitud y el límite de crecimiento arbóreo alrededor de los 1.500 m de altitud. Esto originó que el área de contacto entre el páramo y la selva nublada oscilara varias veces durante el Pleistoceno (Vivas, 1992; MARN, 2005; Kull *et al.*, 2007).

El área de distribución de las formaciones vegetales ha cambiado a través del tiempo, lo que en la alta montaña tropical sugiere desplazamientos verticales de las franjas de vegetación, representados por períodos de avances y retrocesos altitudinales de la frontera entre la selva nublada y el páramo, así como su reducción y ampliación en superficie producto de cambios climáticos (Van Der Hammen, 1974; Van Der Hammen, 1979; Salgado-Labouriau, 1979; Salgado-Labouriau, 1980; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

Los desplazamientos de la vegetación son corroborados por reconstrucciones paleoclimáticas y paleoecológicas hechas a partir de registros palinológicos en sedimentos lacustres (Salgado-Labouriau, 1979; Van der Hammen 1979; Salgado-Labouriau, 1980; Ahrens, 2000; Rull *et al.*, 2005), en los que se evidencian cambios en la composición florística de algunas regiones de los páramos tropicales de acuerdo a las características climáticas reinantes al igual que en zonas afroalpinas y la alta montaña de Nueva Guinea (Salgado-Labouriau, 1979).

La distribución y abundancia de especies está determinada por la tasa de dispersión de los individuos, características fisiológicas e interacciones interespecíficas, entre otras. El incremento de la temperatura causado por los cambios climáticos en las regiones de la alta montaña, origina modificaciones en el paisaje y cambios en la distribución de la vegetación, induciendo en algunos casos una migración por parte de las especies a pisos altitudinales superiores. Se han propuesto en principio tres vías de respuesta a cambios globales: (i) adaptación a modificaciones del clima, (ii) migración hacia climas más favorables y, (iii) extinción (Hansen *et al.*, 2001; Theurillat y Guisan, 2001; Pearson, 2006).

Para determinar la posible respuesta de las formaciones vegetales frente a futuras condiciones climáticas, se recurre al empleo de modelos de simulación. Por medio de estos modelos se trata de anticipar desplazamientos geográficos en la distribución de especies, resultantes de cambios climáticos. Para ello, se crean modelos de distribución de especies bajo condiciones climáticas en el presente, a partir de los cuales se elaboran mapas de distribución potencial asumiendo cuáles factores influyen en mayor medida la distribución de las especies (Pfeffer *et al.*, 2003; Arundel, 2005; Beaumont *et al.*, 2005; Guisan y Thuiller, 2005; Martínez-Meyer, 2005; Chacón-Moreno, 2007). Entre trabajos de simulación de potenciales respuestas de la vegetación bajo el impacto de cambios globales llevados a cabo en la alta montaña tropical se cuentan: Verweij (1995), Hulme y Serrad (1999), Hernández (2006), Chacón-Moreno *et al.* (en preparación).

A partir de los modelos predictores de distribución de las formas de vida obtenidos en el capítulo anterior para el gradiente altotérmico, se pretende modelar la distribución de formas de vida en el ámbito espacial, así como su posible distribución bajo escenarios de cambio climático, en la zona inferior del páramo, justo sobre el límite superior del bosque paramero. Esta área se considera crucial para el potencial avance del bosque hacia el páramo bajo cambios climáticos. Hay que hacer resaltar que hasta la fecha no existen trabajos donde se modele la distribución espacial de formas de vida, todos los trabajos previos a este hacían énfasis en el modelado de especies y comunidades vegetales.

Para la elaboración de los modelos de distribución espacial fueron seleccionadas las formas de vida más abundantes en el área: rosetas caulescentes pubescentes y glabras, arbustos leptófilos, gramíneas en macolla y árboles. En cuanto a la generación de los modelos de distribución bajo escenarios de cambio, únicamente fueron seleccionadas las rosetas caulescentes pubescentes, gramíneas en macolla y árboles, por su marcada zonación en cuanto a distribución en el gradiente altotérmico (sección 3.4.4).

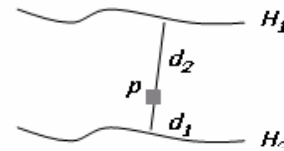
4.2. Metodología

4.2.1. Mapa de altitud, pendiente y exposición

Con motivo de la elaboración de modelos de distribución espacial de las formas de vida seleccionadas para tal fin en este capítulo, fue necesario crear mapas de altitud, pendiente y exposición del área de estudio. Para ello se partió, en primer lugar, de la obtención de un modelo digital de elevación (DEM por sus siglas en inglés). El DEM es un mapa raster en el que cada píxel arroja un valor de altitud y es creado por medio de un Sistema de Información Geográfica (SIG) (ITC-Ilwis, 2001).

Un DEM puede crearse por medio de tres vías: (i) técnicas fotogramétricas, (ii) interpolación de puntos y (iii) interpolación de líneas de contorno. Esta última fue la técnica empleada para la construcción del DEM utilizado en el presente capítulo, y consiste en la interpolación de las líneas de un mapa de segmentos creado a partir de un mapa de curvas de nivel. En este caso se empleó el mapa 5941-I-SE de escala 1:25.000 de la Cartografía Nacional. La digitalización del mapa de curvas de nivel fue llevada a cabo por el Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). A través del SIG se calcula, para cualquier píxel encontrado entre dos isólinas de altitud conocida, el valor de altitud por medio de la ecuación:

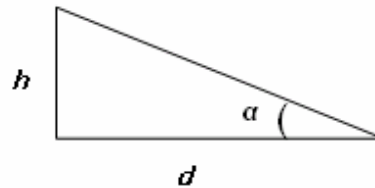
$$H_p = H_2 + (d_2 / (d_1 + d_2)) * (H_1 - H_2)$$



donde H_p es el valor de altitud calculado para el píxel, H_1 y H_2 son los valores de las curvas de nivel que se encuentran por encima y por debajo del píxel y, d_1 y d_2 representan la distancia existente entre el píxel y las curvas de nivel entre las cuales se encuentra (ITC-Ilwis, 2001).

A partir del DEM se procedió a la elaboración de un mapa de pendientes del área de estudio en el que cada píxel presenta un valor de pendiente en grados. El mapa fue creado por medio de herramientas de cálculo trigonométrico internas del SIG a través de la ecuación:

$$\alpha = \arctan\left(\frac{h}{d}\right)$$



donde α es la pendiente en grados, h es la diferencia de altitud entre dos puntos y d es la distancia entre ellos dentro del mapa.

Finalmente, fue necesaria la creación de un mapa de exposición del área de estudio a partir del DEM. En el mapa cada píxel presenta un valor en grados que varía entre 0 y 360° de acuerdo a los grados de una brújula magnética. Las áreas en blanco dentro del mapa representan exposiciones que no fueron conseguidas durante el trabajo de campo (recuérdese que las transectas para los muestreos fueron colocadas en laderas de exposición Oeste, Noroeste y Norte).

4.2.2. Modelos de distribución espacial de formas de vida

Partiendo del modelo predictor gaussiano obtenido a través de las regresiones múltiples corridas en el capítulo anterior (sección 3.4.4) para determinar la distribución de las formas de vida en el gradiente y, utilizando el SIG Ilwis 3.1, fue posible elaborar mapas de la distribución espacial potencial de tipo raster. Para la elaboración de dichos mapas, fueron seleccionadas cinco formas de vida abundantes en el área de estudio: rosetas caulescentes pubescentes (RCP) y glabras (RCG), arbustos leptófilos (al), gramíneas en macolla (GM) y árboles (A).

En los modelos elaborados, cada píxel representa un valor de abundancia para una forma de vida dada, en función de la altitud (figura 4.1) y la pendiente (figura 4.2). La exposición no pudo ser incluida en la elaboración de los modelos de distribución espacial.

En vista de la existencia de una relación lineal entre la temperatura y la altitud, se hizo posible sustituir en cada modelo el valor de la altitud por el valor de la temperatura mediante la ecuación del gradiente altotérmico presentada por Chacón-Moreno *et al.* (En preparación), según la cual:

$$\text{Temperatura} = 27,98 - 0.006 * \text{Altitud} \qquad \text{Ecuación 4.1}$$

En la tabla 4.1 se muestra el valor de la temperatura para cada altitud en el gradiente, obtenida a partir de la ecuación 4.1.

Tabla 4.1. Temperatura por altitud, cada 25 m, obtenida a partir de la ecuación para el gradiente altotérmico (Ecuación 4.1).

Altitud (m)	3.300	3.325	3.350	3.375	3.400	3.425	3.450	3.475	3.500	3.525	3.550
Temperatura (°C)	8,18	8,03	7,88	7,73	7,58	7,43	7,28	7,13	6,98	6,83	6,68

4.2.3. Modelos de distribución de formas de vida en escenarios de cambio

Para determinar la posible respuesta de las formas de vida frente a nuevas condiciones climáticas, se corrieron modelos de simulación basados en los modelos de cambio climático utilizados en la Primera Comunicación Nacional en Cambio Climático de Venezuela (MARN, 2005). Estos modelos son el UKTR desarrollado por el United Kingdom

Meteorological Office (Reino Unido), y el CCC-EQ desarrollado por el Canadian Center for Climate Modelling and Analysis (Canadá).

Ambos modelos consideran tres escenarios climáticos: un escenario optimista, en el cual se simulan las menores variaciones en la temperatura y precipitación; un escenario intermedio y un escenario pesimista, en el cual los cambios en la temperatura y precipitación son mayores. Los escenarios además son analizados en tres períodos de tiempo de 30 años (2005 al 2035, 2025 al 2055 y 2045 al 2075), y los modelos fueron centrados en el 2020, 2040 y 2060 respectivamente. Para el caso particular de los modelos de simulación corridos en este capítulo, solo fue considerada la variación de la temperatura la cual se muestra en la tabla 4.2 para los modelos UKTR y CCC-EQ.

Tabla 4.2. Escenarios de cambio de temperatura (°C) para los modelos UKTR y CCC-EQ, evaluados en los años 2020, 2040 y 2060.

Modelo	Escenario	Año		
		2020	2040	2060
UKTR	Optimista	0,4	0,7	0,9
	Intermedio	0,7	1,3	1,9
	Pesimista	1,0	1,8	2,6
CCC-EQ	Optimista	0,3	0,4	0,6
	Intermedio	0,4	0,8	1,1
	Pesimista	0,6	1,1	1,6

La resolución espacial tanto del modelo UKTR como del modelo CCC-EQ es bastante gruesa, ambos trabajan con cuadrículas (grillas) de 5 grados de latitud por 5 grados de longitud. Venezuela está constituida por ocho de éstas cuadrículas y la región de Los Andes equivale a la número 4 (MARN, 2005).

La simulación de distribución de las formas de vida bajo escenarios de cambio, fue realizada sustituyendo el valor de temperatura en los modelos de distribución actual (sección 4.2.2), por los valores de cada escenario, es decir, a la temperatura actual se le adicionó el valor de temperatura de los escenarios mostrados en la tabla 4.2.

4.3. Resultados

4.3.1. Mapas de altitud, pendiente, exposición y temperatura

En este apartado se muestran los mapas base (altitud, pendiente, exposición y temperatura) sobre los cuales fueron corridos los modelos de distribución actual de formas de vida y los modelos de distribución bajo escenarios de cambios climáticos.

La figura 4.1 presenta el modelo digital de elevación (DEM) del área de estudio en las cercanías de la estación La Aguada del Sistema Teleférico de Mérida en la Sierra Nevada, Venezuela. Sobre este modelo fueron elaborados el resto de mapas y modelos presentados en el presente capítulo. Para el DEM se tomó como límite altitudinal inferior la cota de los 3.200 m de altitud y como límite superior la de los 3.600 m de altitud. Recuérdese que el área donde fueron realizados los muestreos comprende un gradiente altitudinal de 250 m (3.300 – 3.550 m de altitud).

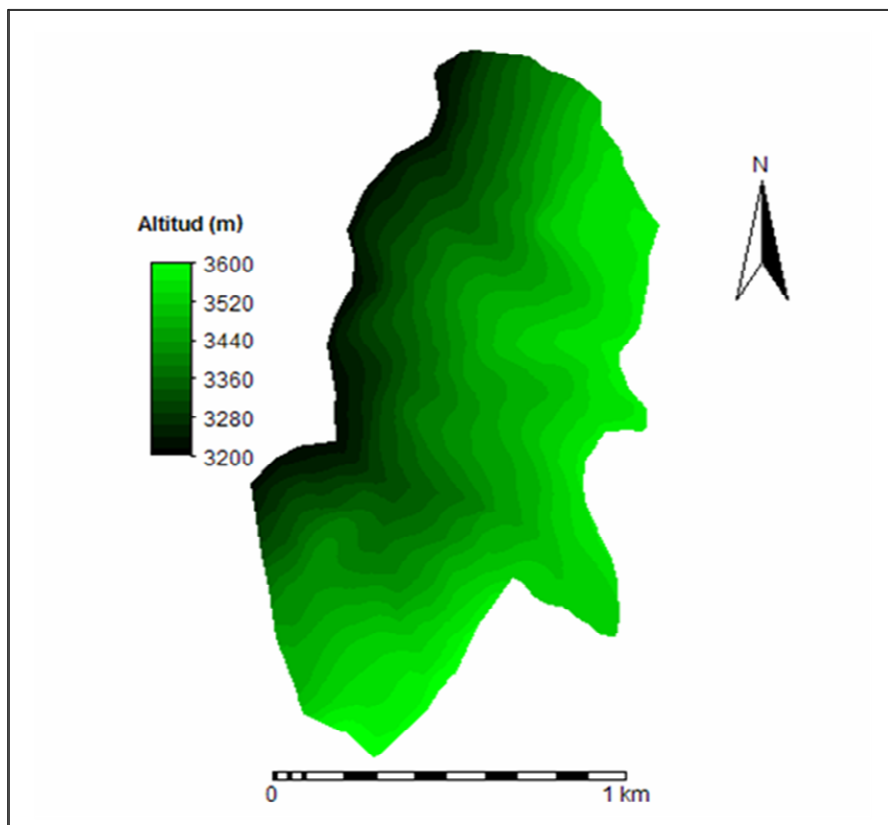


Figura 4.1. Modelo digital de elevación (DEM) del área de estudio, en las cercanías de la estación La Aguada en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. El modelo está acotado entre los 3200 y 3600 m de altitud.

A partir del DEM fue elaborado un mapa de pendientes del área de estudio (figura 4.2), en el cual fueron consideradas tres categorías de pendiente: suaves entre 0 y 15 grados de inclinación, medias con una inclinación comprendida entre 15 y 40 grados, y fuertes de más de 40 grados de inclinación. Como se observa en la figura, hay una predominancia de pendientes medias (15 – 45°) en la zona y a medida que se asciende en altitud, la pendiente se va tornando más suave. Las pendientes abruptas en el área se encuentran asociadas en su mayoría a cañadas.

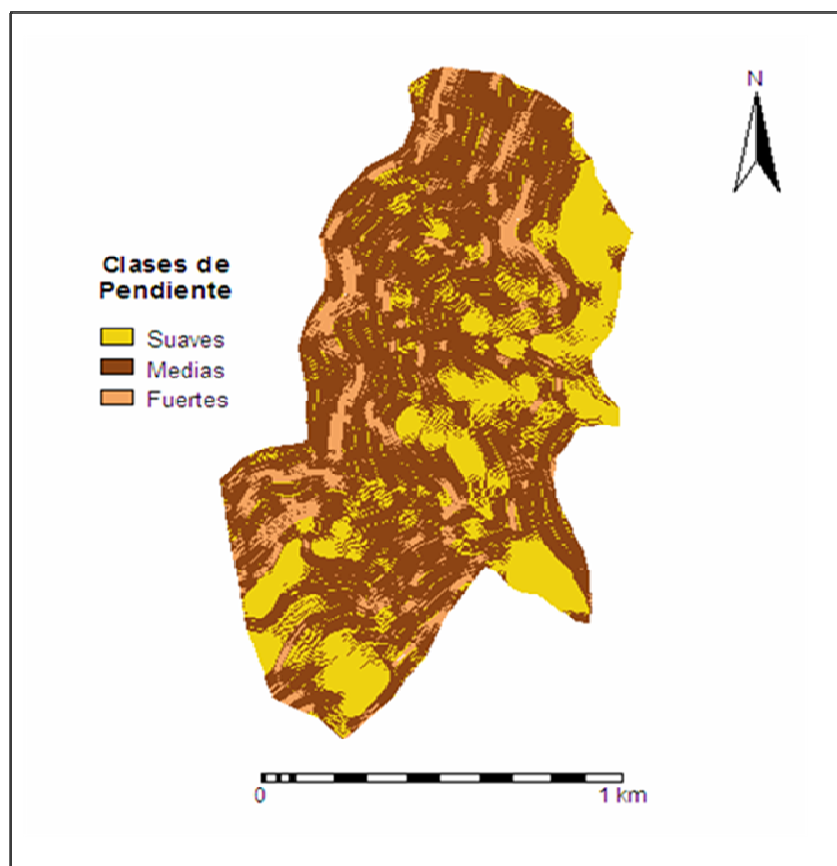


Figura 4.2. Mapa de clases de pendiente del área de estudio, en las cercanías de la estación La Aguada en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Pendientes suaves (0 -15 grados), pendientes medias (15 – 40 grados) y pendientes fuertes (> 45 grados).

El mapa de la figura 4.3 muestra las distintas exposiciones conseguidas en el área de estudio. Debido a que en el estudio solo fueron consideradas laderas de exposición Oeste, Noroeste y Norte, el resto de las exposiciones están representadas por las zonas blancas en el mapa. Como puede apreciarse existe una clara dominancia de laderas de exposición Oeste en el área.

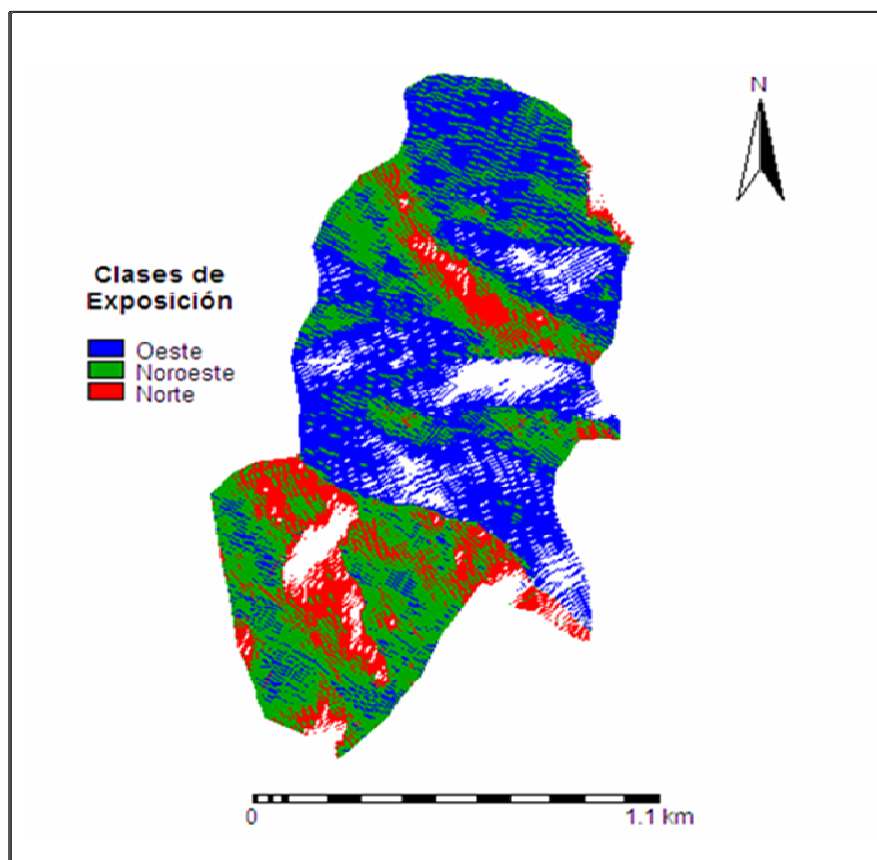


Figura 4.3. Mapa de exposiciones en el área de estudio, en las cercanías de la estación La Aguada en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Los espacios en blanco corresponden a exposiciones no consideradas en este estudio.

4.3.2. Modelos de distribución espacial de las formas de vida en el área de estudio

Las figuras 4.4 a 4.8, muestran los modelos de distribución espacial de formas de vida, creados a partir de los modelos predictores encontrados en el capítulo 3. En la figura 4.4 se muestra la distribución de las rosetas caulescentes pubescentes (RCP). Se puede apreciar cómo los valores altos de cobertura se consiguen en zonas altas de pendientes suaves a medias en el área de estudio. La cobertura de las RCP por debajo de los 3.400 m de altitud se hace igual a cero, encontrándose su óptimo de distribución cerca de los 3.500 m de altitud. Las rosetas caulescentes glabras (RCG), muestran una distribución más amplia en el gradiente altotérmico dentro del área de estudio que las RCP (figura 4.5), con un óptimo de distribución por debajo de los 3.500 m de altitud (sección 3.5).

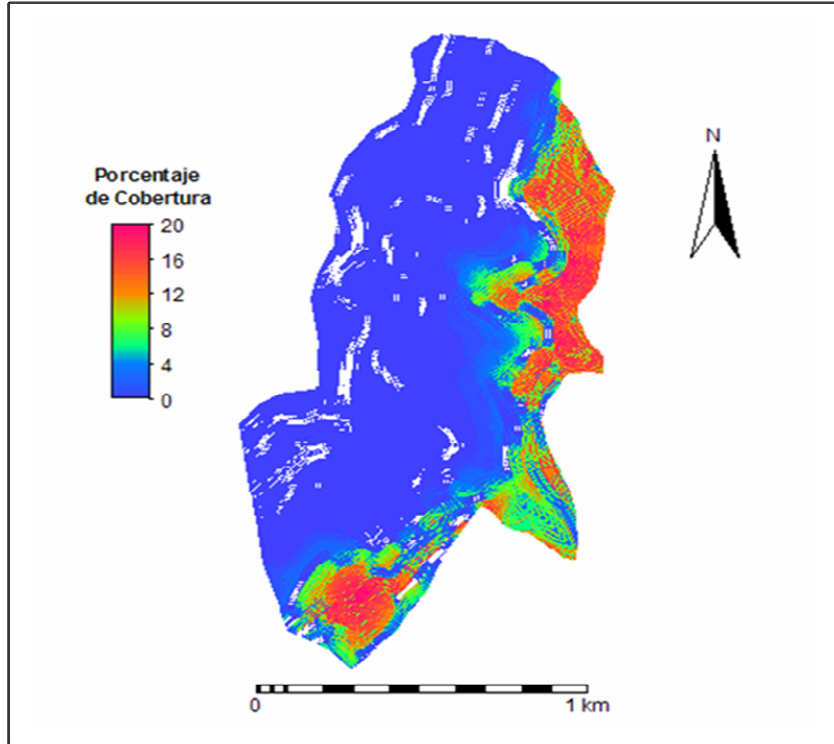


Figura 4.4. Modelo de distribución espacial actual de rosetas caulescentes pubescentes (RCP) en el área de estudio, en las cercanías de la estación La Aguada en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.

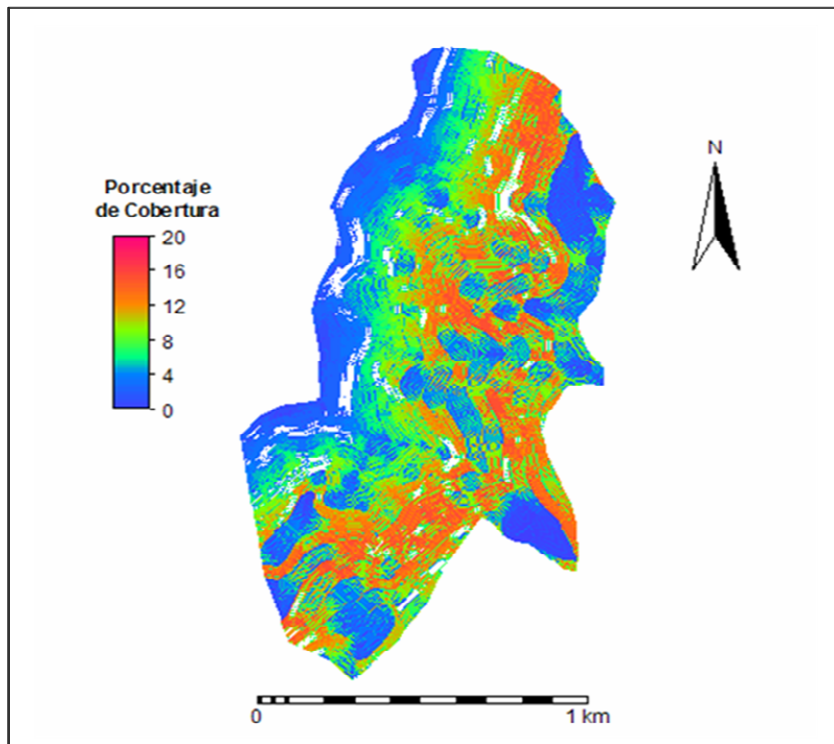


Figura 4.5. Modelo de distribución espacial actual de rosetas caulescentes glabras (RCG) en el área de estudio, en las cercanías de la estación La Aguada en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.

En la figura 4.6 se muestra el modelo de distribución de los arbustos leptófilos (al) dentro del área de estudio. Al igual que las RCP los arbustos leptófilos se encuentran restringidos a zonas altas del gradiente, encontrándose su óptimo de distribución a 3.526 m de altitud con una amplitud de 54 m (tabla 3.9)

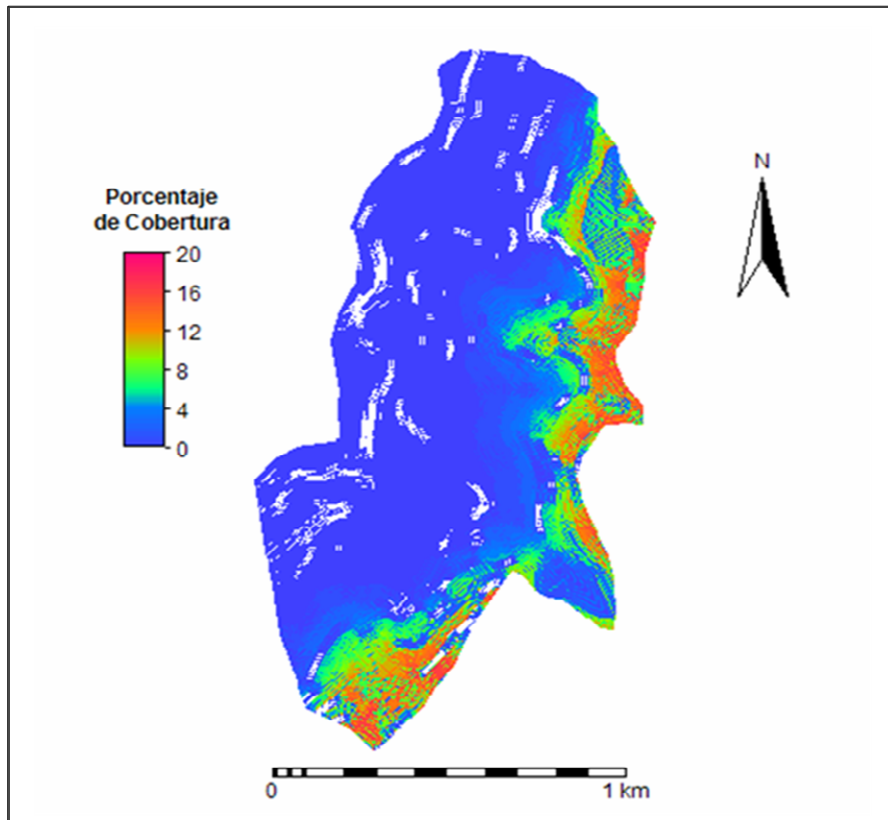


Figura 4.6. Modelo de distribución espacial actual de arbustos leptófilos (al) en el área de estudio, en las cercanías de la estación La Aguada en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.

Las gramíneas en macolla (GM) representan la forma de vida con más amplia distribución en el área de estudio (figura 4.7), consiguiéndose valores de cobertura cercanos al 100% desde los 3.400 m hasta los 3.550 m de altitud. Por debajo de los 3.400 m y por encima de los 3.550 m de altitud la abundancia de las GM comienza a descender.

En el caso de la forma de vida arbórea (A) los valores más altos de abundancia se encuentran por debajo de los 3.400 m de altitud, sobre los 3.400 m de altitud el porcentaje de cobertura se hace cero.

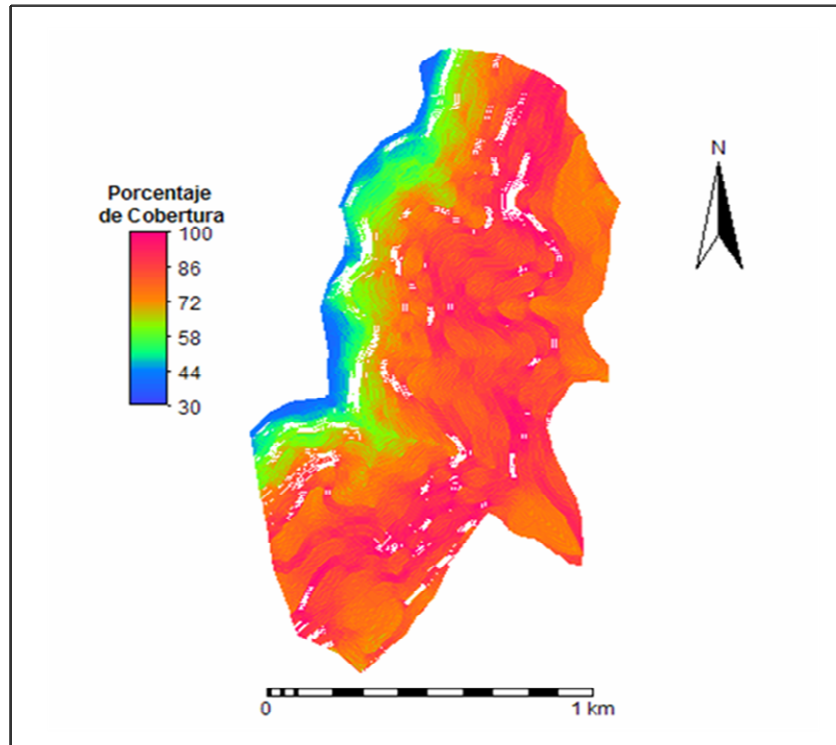


Figura 4.7. Modelo de distribución espacial actual de gramíneas en macolla (GM) en el área de estudio, en las cercanías de la estación La Aguada en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.

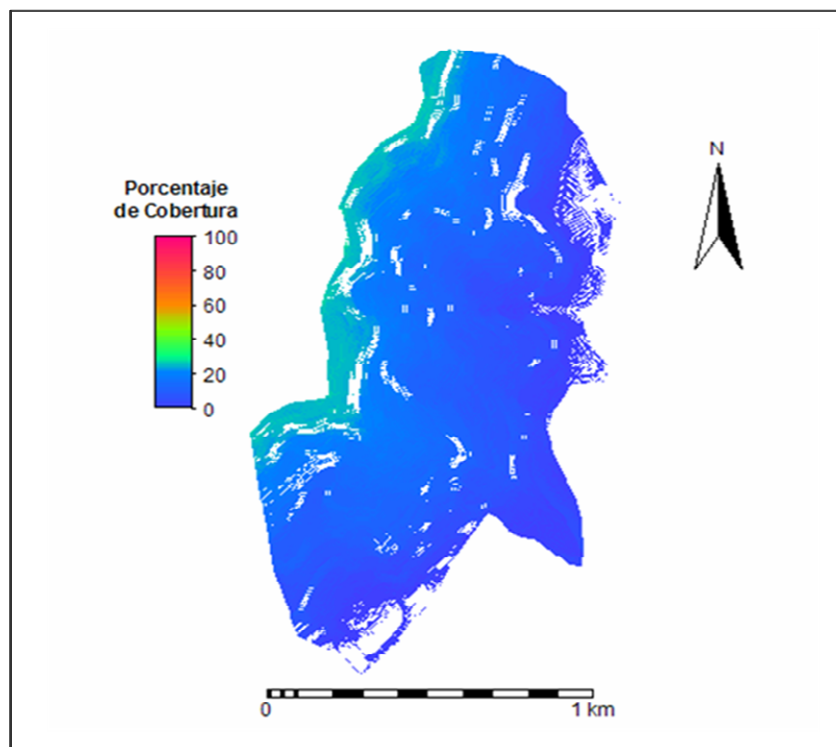


Figura 4.8. Modelo de distribución espacial actual de árboles (A) en el área de estudio, en las cercanías de la estación La Aguada en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.

4.3.3. *Modelos de distribución espacial de formas de vida bajo escenarios de cambio*

Los modelos de simulación mostrados en esta sección, desde la figura 4.9 a 4.14, fueron corridos sobre los mapas de distribución actual considerando únicamente variaciones en la temperatura en función de los escenarios de cambio mostrados en la tabla 4.2. Es decir, no fueron tomadas en cuenta variaciones en la precipitación, tasas de migración y adaptación de las especies pertenecientes a las distintas formas de vida, ni competencia entre especies.

En la figura 4.9 se muestra la posible distribución de las rosetas caulescentes pubescentes (RCP) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo Inglés UKTR. Se puede observar como tendencia general que a medida que se incrementa la temperatura, la abundancia de las RCP tiende a disminuir en el área de estudio, posiblemente migrando hacia zonas más altas donde las condiciones de temperatura son más favorables, lo que trae como consecuencia una considerable disminución en su abundancia. Con un incremento en la temperatura mayor o igual a 0,7 °C a partir del año 2040 en el escenario optimista (figura 4.9c) y del año 2020 en el escenario intermedio (figura 4.9e), el modelo predice una cobertura de cero para ésta forma de vida en el área de estudio (figuras 4.9c, 4.9d, 4.9e, 4.9f, 4.9g, 4.9h, 4.9i y 4.9j).

El modelo de simulación de distribución de las RCP corrido bajo los escenarios de cambio del modelo Canadiense CCC-EQ (figura 4.10) muestra una tendencia similar al modelo de distribución corrido bajo el modelo de cambio UKTR, es decir, con un incremento en la temperatura mayor o igual a 0,7 °C la tendencia es hacia la disminución de la abundancia de las RCP en el área de estudio. En este caso el modelo predice una disminución total de las RCP a partir del año 2040 tanto en el escenario intermedio como en el pesimista (figuras 4.10f, 4.10g, 4.10i y 4.10j). Bajo el escenario optimista se observa una notable disminución en la abundancia de las RCP para los años 2020 (figura 4.10b), 2040 (figura 4.10c) y 2060 (figura 4.10d), aunque los valores de cobertura no llegan a cero en la totalidad del área. Además se ve una clara diferencia entre los escenarios optimista (figura 4.10b), intermedio (figura 4.10e) y pesimista (figura 4.10h) para el año 2020; donde la mayor reducción en la abundancia se predice para el escenario pesimista, consiguiéndose pequeños parches de RCP hacia los 3.600 m de altitud.

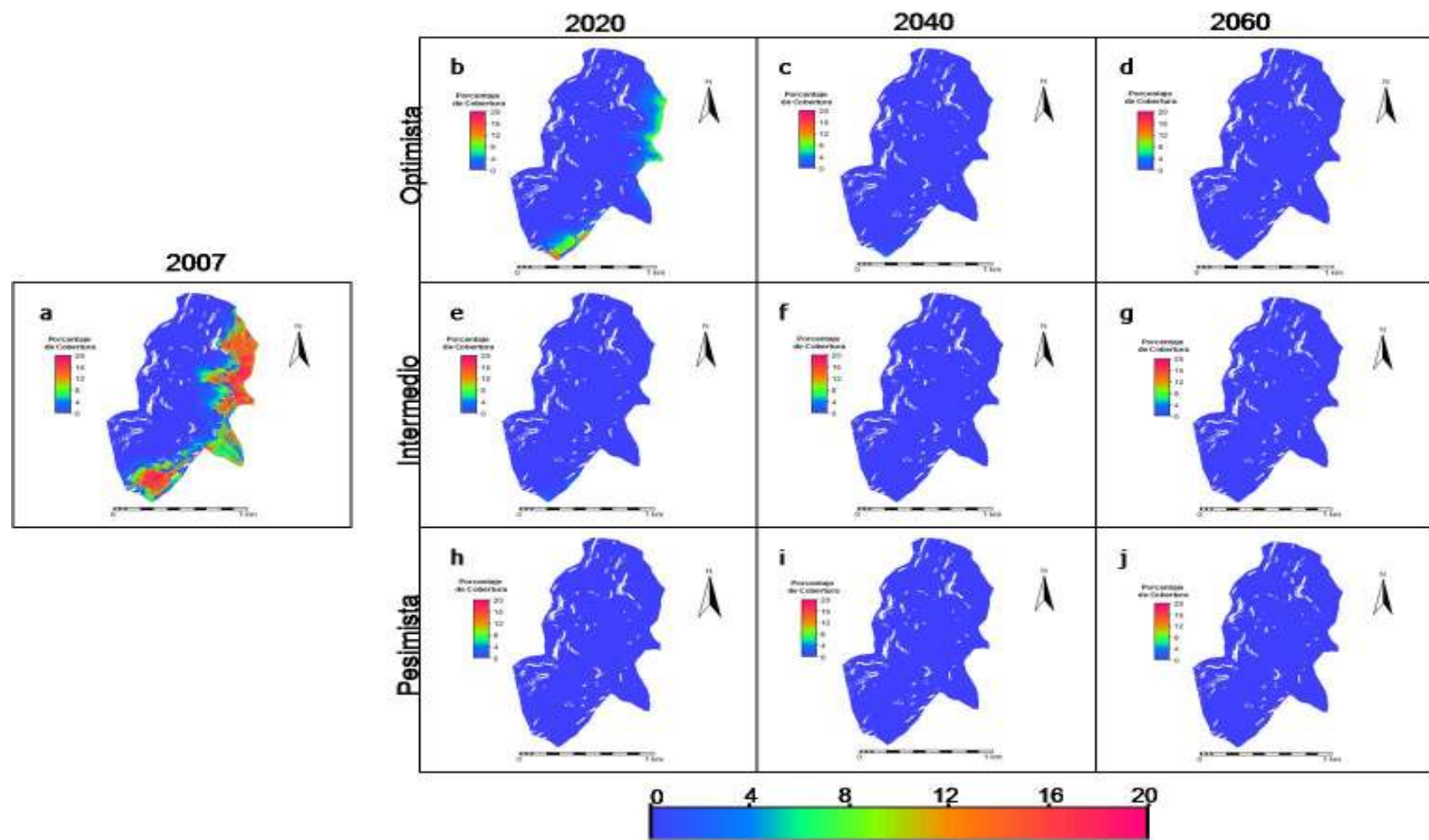


Figura 4.9. Posible patrón de distribución de rosetas caulescentes pubescentes (RCP) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo UKTR, en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) distribución actual, (b) incremento de la temperatura en 0,4 °C, (c) incremento de la temperatura en 0,9°C, (d) incremento de la temperatura en 0,9 °C, (e) incremento de la temperatura en 0,7 °C, (f) incremento de la temperatura en 1,3 °C, (g) incremento de la temperatura en 1,9 °C, (h) incremento de la temperatura en 1,0 °C, (i) incremento de la temperatura en 1,8 °C, (j) incremento de la temperatura en 2,6 °C.

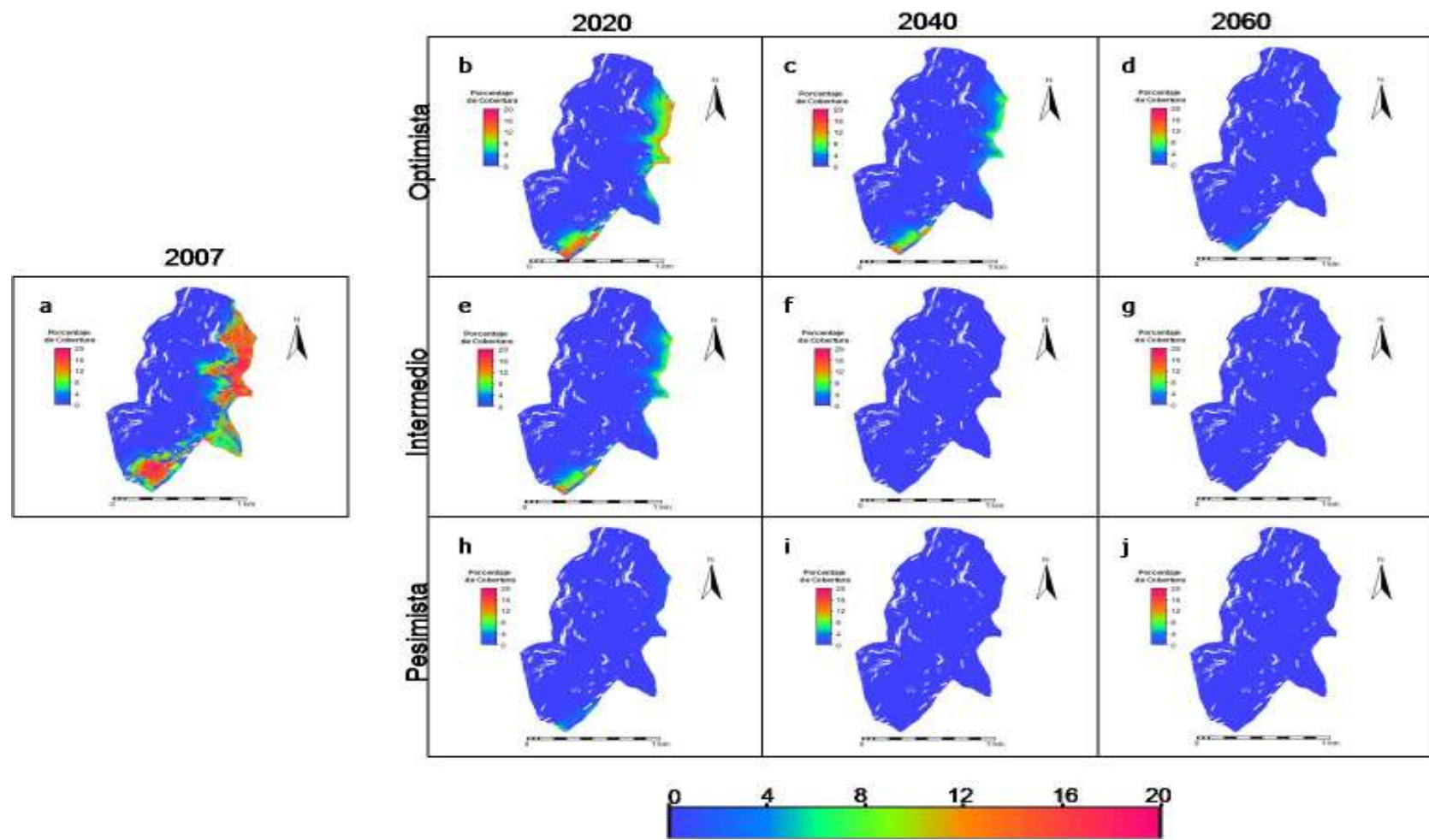


Figura 4.10. Posible patrón de distribución de rosetas caulescentes pubescentes (RCP) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo CCC-EQ, en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) distribución actual, (b) incremento de la temperatura en 0,3 °C, (c) incremento de la temperatura en 0,4°C, (d) incremento de la temperatura en 0,6 °C, (e) incremento de la temperatura en 0,4 °C, (f) incremento de la temperatura en 0,8 °C, (g) incremento de la temperatura en 1,1 °C, (h) incremento de la temperatura en 0,6 °C, (i) incremento de la temperatura en 1,1 °C, (j) incremento de la temperatura en 1,6 °C.

Los modelos de simulación para las gramíneas en macolla se muestran en las figuras 4.11 y 4.12. En ambos modelos se observa una disminución gradual en la abundancia de las GM en función de incrementos en la temperatura, a pesar de ser la forma de vida de mayor distribución en el área de estudio (sección 3.5). En la figura 4.11 se muestra el modelo de simulación de las GM corrido bajo los escenarios de cambio propuestos en el modelo UKTR. Se puede apreciar cómo el escenario optimista es el que muestra mayores valores de cobertura para los años 2020 (figura 4.11b), 2040 (figura 4.12c) y 2060 (figura 4.12d). Tanto en el escenario intermedio (figuras 4.11e, 4.11f y 4.11g) como en el pesimista (figuras 4.11h, 4.11i y 4.11 j) es notable la disminución en abundancia de las GM en el área de estudio en los tres años evaluados. Siendo el escenario pesimista para el año 2060 (figura 4.11j), en el que el modelo predice una mayor disminución en abundancia, con valores de cobertura iguales a cero en prácticamente todo el área de estudio.

En el modelo de simulación de las gramíneas en macolla corrido bajo los escenarios de cambio del modelo CCC-EQ (figura 4.12), la reducción predicha referente a la abundancia de las gramíneas es menos drástica en cada escenario, respecto al modelo generado bajo los escenarios UKTR. En el escenario optimista se observa que tanto en los años 2020 (figura 4.12b), 2040 (figura 4.12c) y 2060 (figura 4.12d), el porcentaje de cobertura de las GM puede ser cercano al 100% en gran parte del área de estudio. Para el escenario intermedio (figuras 4.12e, 4.12f y 4.12g), el modelo predice una disminución de la abundancia de la forma de vida en las zonas bajas del área de estudio en función del tiempo, encontrándose posiblemente valores cercanos al 50% de cobertura de las GM por encima de los 3.500 m de altitud para el año 2060 (figura 4.12g). En el escenario en donde se predice una mayor disminución en la abundancia de las gramíneas en macolla corresponde al escenario pesimista, en el cual los incrementos en la temperatura son mayores. Se puede observar que para el año 2020 (figura 4.12h) la cobertura de las GM predicha es cercana al 100% por encima de los 3.350 m de altitud, para el año 2040 (figura 4.12i) la cobertura de la forma de vida es de cercana al 50% desde los 3.350 m hasta los 3.450 m de altitud, a partir de los que se predicen valores altos de cobertura. Para el año 2060 (figura 4.12j) por debajo de los 3.450 m de altitud el modelo predice una cobertura de 0%, a partir de los 3.450 m de altitud se predicen valores cercanos al 50% y sobre los 3.600 m de altitud valores cercanos al 100%.

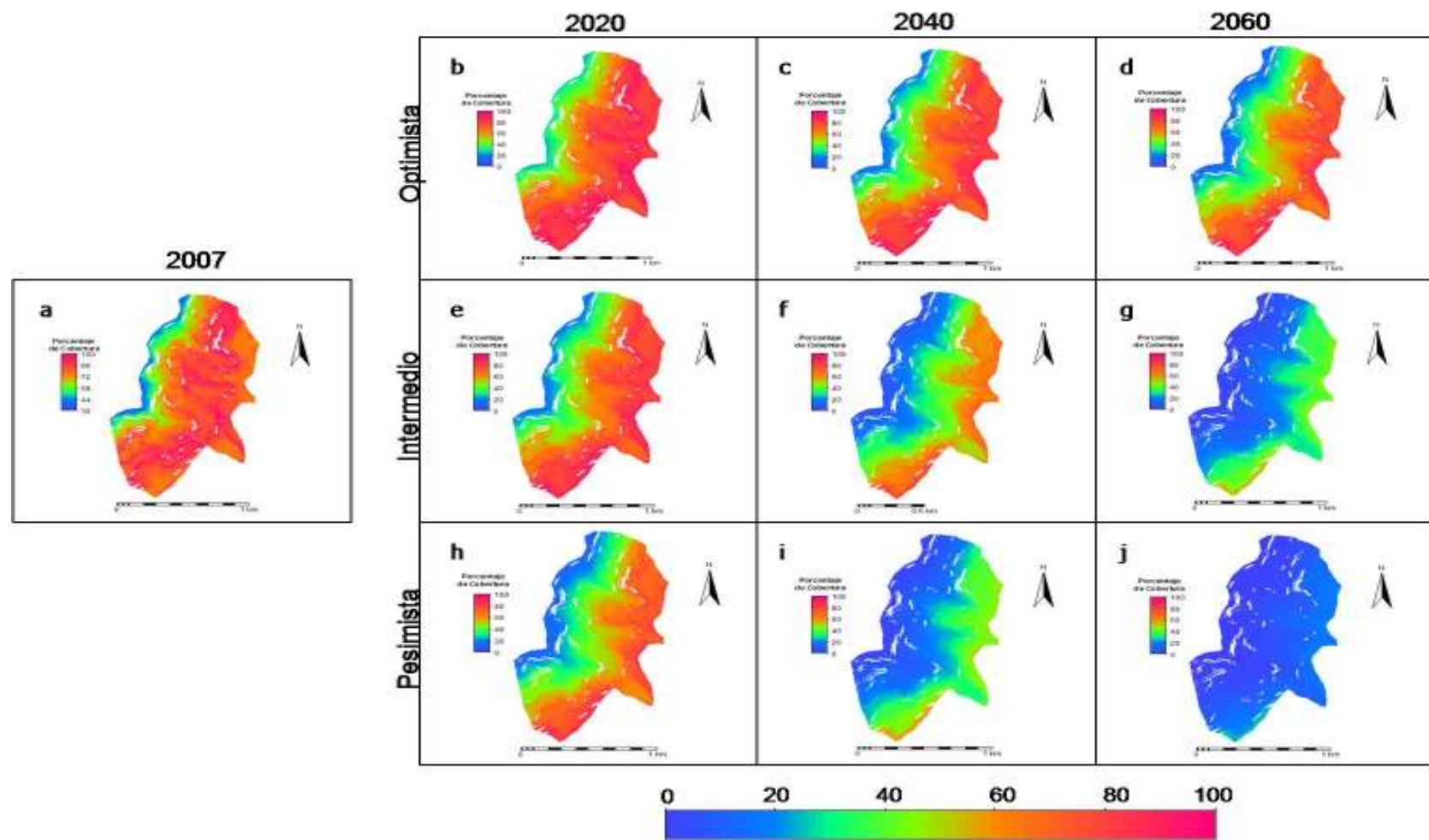


Figura 4.11. Posible patrón de distribución de las gramíneas en macolla (GM) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo UKTR, en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) distribución actual, (b) incremento de la temperatura en 0,4 °C, (c) incremento de la temperatura en 0,9°C, (d) incremento de la temperatura en 0,9 °C, (e) incremento de la temperatura en 0,7 °C, (f) incremento de la temperatura en 1,3 °C, (g) incremento de la temperatura en 1,9 °C, (h) incremento de la temperatura en 1,0 °C, (i) incremento de la temperatura en 1,8 °C, (j) incremento de la temperatura en 2,6 °C.

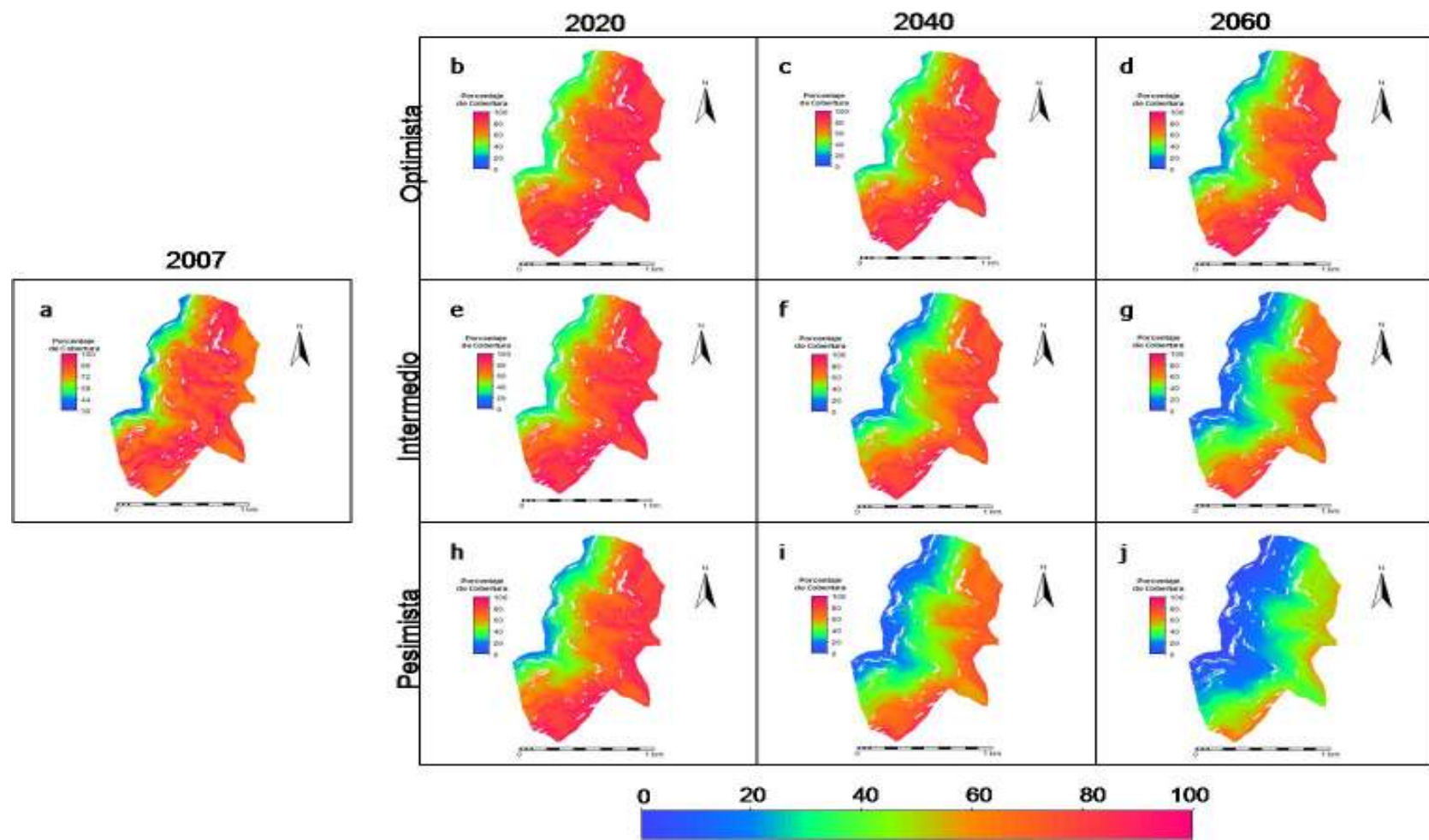


Figura 4.12. Posible patrón de distribución de las gramíneas en macolla (GM) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo CCC-EQ, en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) distribución actual, (b) incremento de la temperatura en 0,3 °C, (c) incremento de la temperatura en 0,4°C, (d) incremento de la temperatura en 0,6 °C, (e) incremento de la temperatura en 0,4 °C, (f) incremento de la temperatura en 0,8 °C, (g) incremento de la temperatura en 1,1 °C, (h) incremento de la temperatura en 0,6 °C, (i) incremento de la temperatura en 1,1 °C, (j) incremento de la temperatura en 1,6 °C.

Finalmente, en las figuras 4.13 y 4.14 se presentan los modelos de simulación de distribución de la forma de vida arbórea (A) en el área de estudio, bajo los escenarios de cambio de los modelos UKTR y CCC-EQ. En este caso, a medida que se incrementa la temperatura, los modelos corridos predicen un aumento en la abundancia de esta forma de vida en el área, encontrándose valores altos de cobertura sobre los 3.277 m de altitud, lo que corresponde al óptimo altitudinal de distribución actual (tabla 3.9).

El modelo de simulación de la figura 4.13 fue corrido bajo los escenarios de cambio UKTR, el cual predice posibles aumentos en la cobertura de esta forma de vida bajo el escenario de cambio optimista (figuras 4.13b, 4.13c y 4.13d), aunque se observan valores de cobertura cercanos al 50% por debajo de los 3.300 m de altitud. Por encima de esta altitud, los valores de cobertura continúan siendo bajos incluso para el año 2060 (figura 4.13d). Para el escenario intermedio (figuras 4.13e, 4.13f y 4.13g) el modelo predice porcentajes de cobertura cercanos al 50% hasta los 3.450 m de altitud en el año 2040 (figura 4.13f) y para el año 2060 (figura 4.13g) porcentajes cercanos al 30% por encima de los 3.500 m de altitud. En el escenario pesimista (figuras 4.13h, 4.13i y 4.13j) es donde se aprecian mayores incrementos en la cobertura de los árboles dentro del área de estudio, alcanzando valores cercanos al 60% por debajo de los 3.300 m de altitud, y sobre estos valores cercanos al 50% hasta los 3.600 m de altitud.

En comparación con el modelo corrido bajo los escenarios de cambio UKTR, el modelo creado bajo los escenarios CCC-EQ (figura 4.14) muestra variaciones menos abruptas en la abundancia de los árboles aunque la tendencia es similar, es decir, a medida que se incrementa la temperatura el modelo predice una tendencia hacia el aumento de la abundancia de árboles. En el escenario de cambio optimista (figuras 4.14b, 4.14c y 4.14d) las variaciones en la abundancia de los árboles son mínimas, alcanzando valores de cobertura cercanos al 40% a los 3.300 m de altitud en el año 2060 (figura 4.14d). Nuevamente, el modelo predice que las variaciones más notables en la cobertura de los árboles ocurrirán en el escenario pesimista, donde los porcentajes de cobertura pueden llegar a estar cerca del 50% desde los 3.400 m hasta los 3.550 m de altitud, en el año 2060 (figura 4.14j).

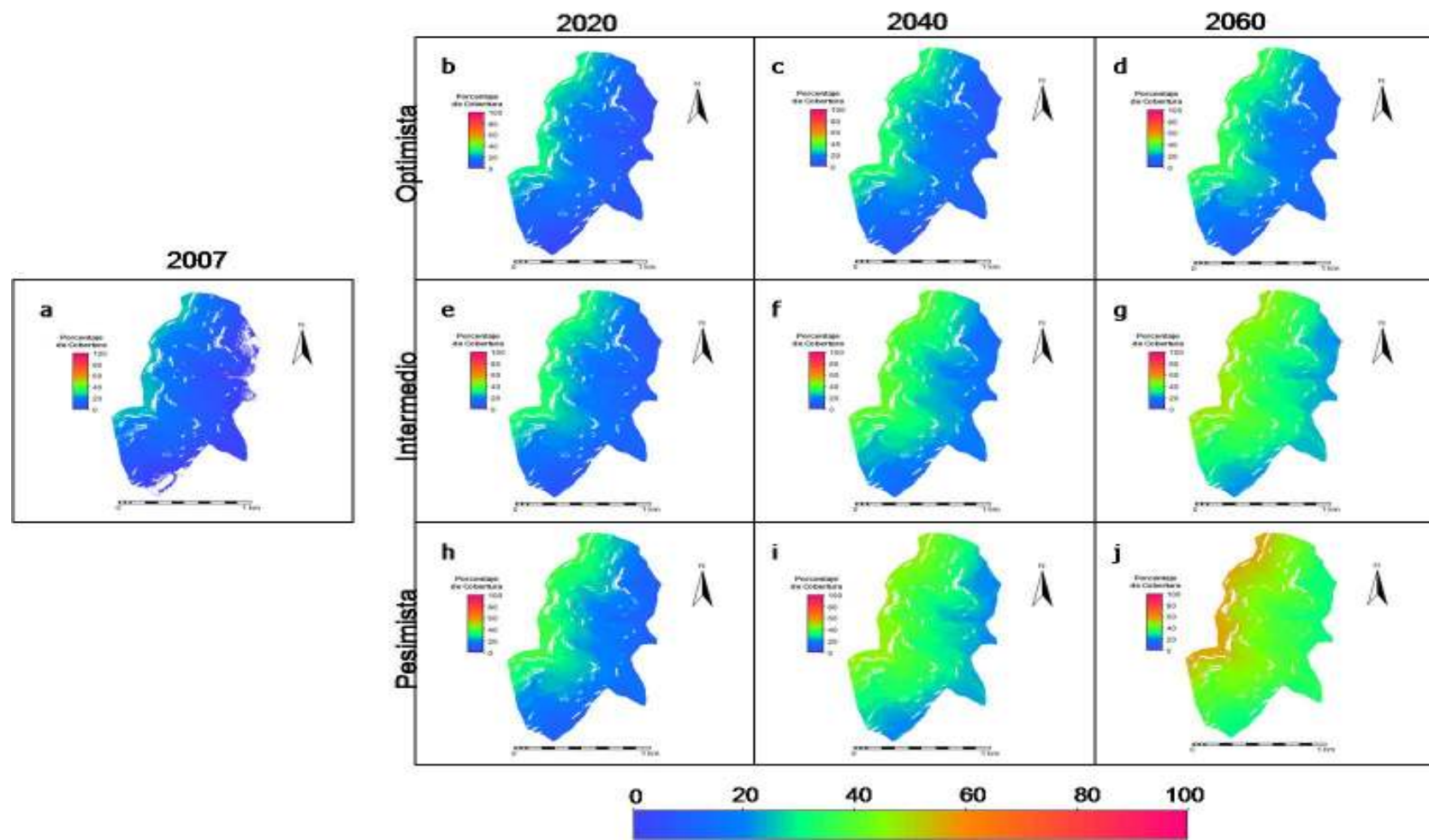


Figura 4.13. Posible patrón de distribución de la forma de vida arbórea (A) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo UKTR, en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) distribución actual, (b) incremento de la temperatura en 0,4 °C, (c) incremento de la temperatura en 0,9°C, (d) incremento de la temperatura en 0,9 °C, (e) incremento de la temperatura en 0,7 °C, (f) incremento de la temperatura en 1,3 °C, (g) incremento de la temperatura en 1,9 °C, (h) incremento de la temperatura en 1,0 °C, (i) incremento de la temperatura en 1,8 °C, (j) incremento de la temperatura en 2,6 °C.

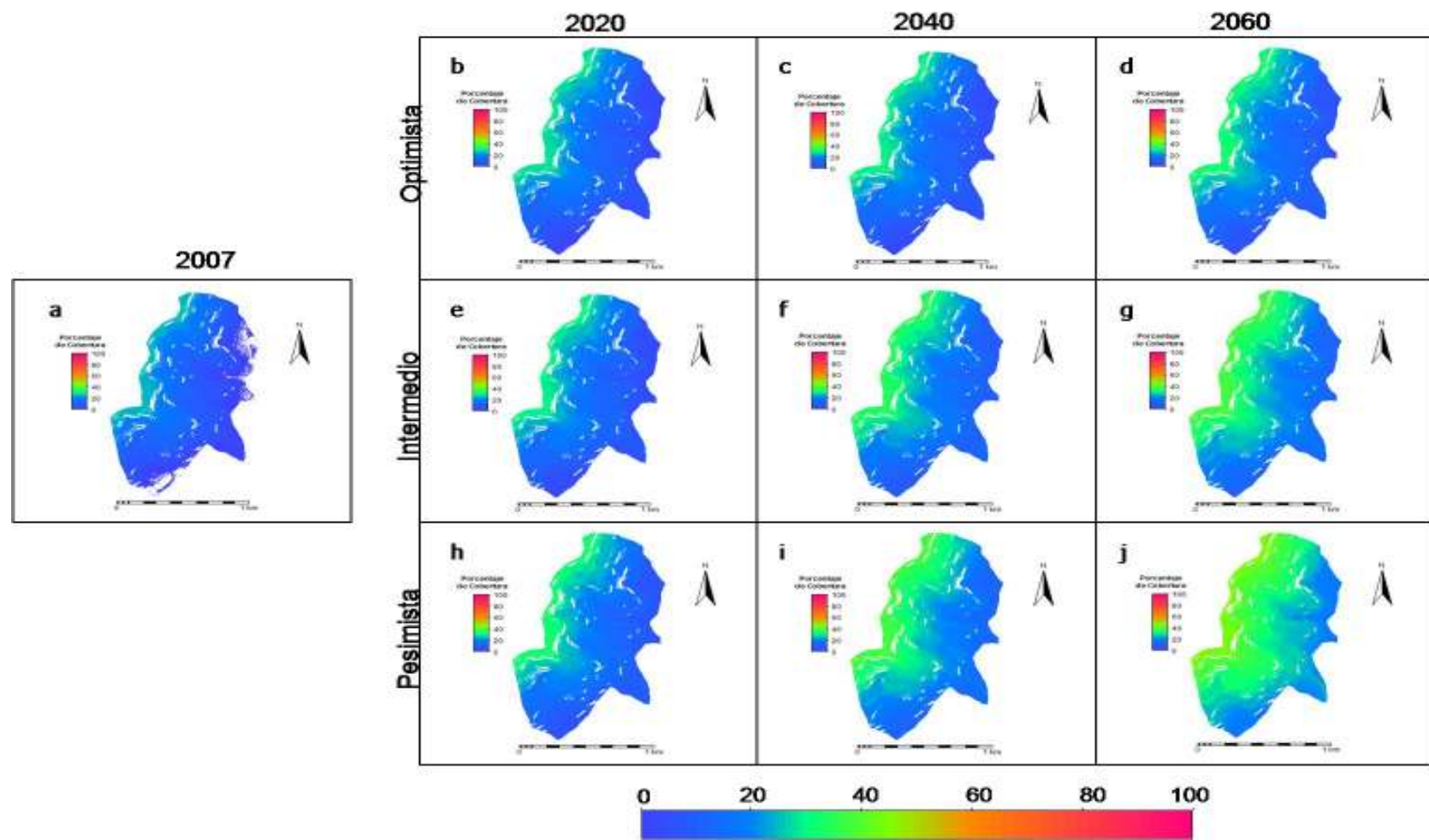


Figura 4.14. Posible patrón de distribución de la forma de vida arbórea (A) bajo los escenarios de cambio propuestos por el modelo CCC-EQ, en las cercanías de la estación La Aguada, en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. (a) distribución actual, (b) incremento de la temperatura en 0,3 °C, (c) incremento de la temperatura en 0,4°C, (d) incremento de la temperatura en 0,6 °C, (e) incremento de la temperatura en 0,4 °C, (f) incremento de la temperatura en 0,8 °C, (g) incremento de la temperatura en 1,1 °C, (h) incremento de la temperatura en 0,6 °C, (i) incremento de la temperatura en 1,1 °C, (j) incremento de la temperatura en 1,6 °C.

4.4. Discusión

Los modelos donde se muestra la potencial distribución actual de las formas de vida en el área de estudio, elaborados a partir de los modelos predictores obtenidos en la sección 3.4.4 sirvieron de base para correr los modelos de simulación en escenarios de cambio. Para la creación de los modelos de distribución actual se utilizó el gradiente propuesto por Chacón-Moreno *et al.* (en preparación) y no el obtenido a partir de los valores registrados en campo (figura 2.7) a pesar de ser similares, puesto que el primero se obtuvo a partir de valores de temperaturas que abarcan un largo período de tiempo del siglo XX, período en el cual se asume que se establecieron la mayoría de los individuos muestreados pertenecientes a cada forma de vida seleccionada. Es decir, se considera que el mayor impacto de un cambio climático o al menos de un incremento en la temperatura, afectará particularmente la fase de establecimiento de las plántulas de todas las formas de vida consideradas.

Es necesario hacer notar que, a pesar que en el capítulo tres se determinó la importancia de la exposición sobre la distribución de las formas de vida en el gradiente (sección 3.4.3), este factor no pudo ser incluido en los modelados de distribución espacial debido a dificultades en el procesamiento de la información a través del SIG, al ser combinado con cualquier otro de los factores ambientales medidos en campo. Sin embargo, el efecto de la altitud (asociada con la temperatura) y la pendiente, si pudieron ser evaluados en los modelos. La temperatura es uno de los factores climáticos más importantes e influye en el desempeño y funcionamiento de las plantas en gran variedad de formas incluyendo los procesos metabólicos, reproducción y crecimiento (Körner, 1999; Azócar y Rada, 2006). La pendiente por su parte, puede desempeñar un papel importante en el establecimiento de las formas de vida, ya que puede estar limitando la capacidad de anclaje al suelo de las mismas.

Como era de esperar, con base en lo obtenido en la sección 3.4.4, en los modelos de distribución espacial bajo condiciones climáticas actuales, se observa una marcada diferencia entre las rosetas caulescentes pubescentes (RCP) y las rosetas caulescentes glabras (RCG) en el área de estudio. Como muestra la figura 4.4, las RCP presentan mayores porcentajes de cobertura sobre los 3.500 m de altitud en el área, mientras que las RCG presentan una distribución altitudinal hacia altitudes menores, entre los 3.400 y 3.500 m de altitud (figura 4.5). En los modelos de distribución espacial de las RCP se observa una disminución en el porcentaje de cobertura en algunas zonas altas del área de estudio

(porción inferior derecha de la figura 4.4), esto es debido a la fuerte pendiente en esas áreas que posiblemente dificulte en gran medida el establecimiento de esta forma de vida.

Al parecer los arbustos leptófilos (al) se encuentran asociados a las RCP, requiriendo para su establecimiento pendientes suaves alrededor de 25° de inclinación (figura 3.10) y altitudes superiores a los 3.500 m, aumentando su abundancia con la altitud (figura 3.9). Por tal motivo, en el modelo de distribución espacial de la figura 4.6 los mayores valores de cobertura se encuentran en la misma zona del gradiente que las RCP (figura 4.4). En el modelo de distribución de las gramíneas en macolla (figura 4.7) se aprecia claramente que esta corresponde a la forma de vida de más amplia distribución en el área de estudio, lo cual era de esperarse puesto que los muestreos de vegetación fueron realizados en un pajonal-rosetal. En el caso de los árboles, se puede apreciar que los valores más altos de cobertura se consiguen por debajo de los 3.350 m de altitud (figura 4.8), donde las condiciones de temperatura son más favorables para su establecimiento, lo que está en relación con los resultados obtenidos en el tercer capítulo y con la ubicación del límite continuo de bosque descrito por Bader (2007) para la zona de La Aguada (3.300 m de altitud). Las posibles causas de la distribución de estas formas de vida fueron discutidas con mayor detalle en la sección 3.5.

Antes de entrar de lleno a la discusión sobre los modelos de distribución bajo escenarios de cambio de las rosetas caulescentes pubescentes (RCP), gramíneas en macolla (GM) y árboles (A), hay que aclarar que estos modelos fueron elaborados considerando únicamente variaciones en la temperatura, es decir no fue tomado en cuenta el efecto que sobre la distribución de estas formas de vida, tendrían la precipitación, tasas de migración y adaptación, competencia, exposición, entre otros. La vegetación de los páramos andinos es el resultado de una compleja interacción entre procesos naturales pasados y presentes, procesos de adaptación y competencia. Por lo tanto, se hace difícil explicar con precisión el patrón de respuesta de la vegetación en función a un limitado conjunto de factores ambientales, bajo condiciones climáticas cambiantes.

El método empleado para la elaboración de los modelos de distribución en escenarios de cambios globales, consistió en identificar los límites altitudinales entre los que se sitúa cada una de las formas de vida en la actualidad, e inferir por medio de la ecuación 5.1 la temperatura de dichos límites en el gradiente altotérmico. A partir de esa información y de la premisa general que la presencia de una forma de vida está determinada por las

condiciones ambientales de un punto dado en el gradiente, se espera que en un futuro la presencia de la misma forma de vida esté determinada por un rango altitudinal de condiciones climáticas similares a las actuales.

Esto es, si se considera el caso de las RCP, las cuales presentan en la actualidad un óptimo de distribución altitudinal a 3.496 ± 36 m de altitud (tabla 3.9) lo que equivale a 7,0 °C de temperatura (ecuación 4.1). Para el año 2040 bajo el escenario de cambio intermedio del modelo UKTR (incremento de 1,3 °C; tabla 4.2) el modelo predice que el óptimo de distribución altitudinal de las RCP se encontrará en torno a los 3.713 m de altitud.

A partir de lo observado en los modelos de distribución espacial de las formas de vida en escenarios de cambio climático (figuras 4.9 a 4.14), es posible suponer que una de las respuestas de estas frente a nuevas condiciones ambientales, es su desplazamiento hacia pisos altitudinales mayores en busca de condiciones más favorables para su establecimiento. Esto ha sido reportado por varios autores en la alta montaña de Europa y América. Grabherr *et al.* (1994) encontraron indicios de ascensos altitudinales de especies vegetales en los Alpes europeos. Hulme y Sheard (1999) en Perú predijeron que con cada grado de incremento en la temperatura, especies sensibles pueden ser forzadas a ascender entre 150 a 200 m en altitud. Saenz-Elorza (2003) describió el ascenso altitudinal de parches de arbustos que reemplazaron comunidades de gramíneas en España. Fagre *et al.* (2003) indicaron que en algunas áreas de las Rocky Mountains, al Noroeste de América del Norte, se ha evidenciado una migración altitudinal de los bosques entre 100 a 250 m desde 1935, probablemente como resultado de cambios climáticos.

Una de las posibles consecuencias originadas por desplazamientos altitudinales de las formaciones vegetales como respuesta a cambios climáticos, es la considerable reducción en superficie del hábitat que ocupan en la actualidad. Chacón-Moreno *et al.* (en preparación) modelaron la distribución de unidades ecológicas del estado Mérida (Venezuela) bajo escenarios de cambio climático y predijeron una disminución notable en superficie de los páramos. Theurillat y Guisan (2001) predijeron que un incremento de la temperatura de 3,3 °C ocasionaría un desplazamiento de la vegetación de aproximadamente 600 m en altitud, lo que reduciría cerca de 63% el cinturón de vegetación alpina en Suiza.

Esta migración hacia altitudes mayores y la consecuente reducción de superficie, es predicha por los modelos elaborados para las rosetas caulescentes pubescentes (figuras 4.9 y 4.10) y las gramíneas en macolla (figuras 4.11 y 4.12), donde claramente es evidente que

incrementos de la temperatura ocasionarían una disminución notable en la abundancia de estas formas de vida restringiéndolas hacia zonas altas del área de estudio. Estos resultados son reforzados con el desplazamiento del óptimo de crecimiento de las rosetas caulescentes hacia mayores altitudes, reportado por Hernández (2006) para el Páramo de Piedras Blancas, en Los Andes venezolanos.

Por el contrario, en el caso de la forma de vida arbórea (figuras 4.13 y 4.14), los modelos predicen considerables aumentos en su abundancia en el área de estudio, llegando a colonizar altitudes superiores a su óptimo de crecimiento actual. Es decir, el límite del bosque, bajo los escenarios de cambio considerados (tabla 4.2), puede desplazarse hacia elevaciones superiores sobrepasando el límite continuo de crecimiento arbóreo cercano a los 3.300 m de altitud (Körner, 1999; Bader, 2007; Bader *et al.*, 2007) y posiblemente pueda llegar a colonizar e inclusive llegar a sustituir la vegetación actual encontrada en esa zona. En este punto en particular es necesario aclarar que en realidad, este trabajo está analizando el límite de distribución de árboles aislados que son capaces de establecerse fuera del límite continuo de crecimiento arbóreo, más que el desplazamiento de la línea continua de bosque en general. Estos resultados son similares a los encontrados por Dullinger *et al.* (2004) en los Alpes Austriacos, quienes modelaron la distribución de *Pinus mugo* bajo escenarios de cambio para los próximos 1.000 años, y prevén que su cobertura podría alcanzar entre el 24% y 59% dependiendo de la magnitud de los cambios globales, considerando que en la actualidad cubren apenas un 10% del área.

Es interesante, al analizar los modelos de las figuras 4.13 y 4.14, que en realidad el avance de los árboles hacia el páramo a causa de incrementos en la temperatura no está representado por una línea continua. Se pueden apreciar variaciones en el porcentaje de cobertura a una misma altitud, lo cual podría estar asociado a otros parámetros como la pendiente y profundidad del suelo. Pendientes fuertes pueden imposibilitar el establecimiento de los individuos, al igual que suelos superficiales pudieran no dar el suficiente soporte para el mantenimiento de árboles de gran porte. French *et al.* (1997), determinaron que la colonización de zonas altas de la montaña escocesa por parte del *Pinus sylvestris* está influenciada por una compleja combinación de factores tales como: altitud, distancia al bosque (fuente principal de semillas), drenaje y profundidad del horizonte orgánico del suelo.

Bader (2007) plantea que la sombra proyectada por los árboles facilita el establecimiento de las plantulas dentro del bosque (retroalimentación positiva) y dificulta su

establecimiento fuera de éste, lo cual crea unas condiciones microclimáticas favorables, estabilizando el bosque. Por tanto, los avances predichos teniendo en consideración únicamente variaciones en la temperatura, sin considerar el efecto de otros factores tales como microclima del bosque, pastoreo, limitaciones en la dispersión de semillas, tal vez puedan sobreestimar la tasa de avance predicha en los modelos.

Los resultados anteriormente discutidos, llevan a pensar que en un futuro la posición del ecotono bosque paramero – páramo andino podría oscilar altitudinalmente, es decir, es posible que se produzcan avances y retrocesos altitudinales en la frontera entre el bosque paramero y el páramo, lo que a su vez acarrearía variaciones en la superficie que actualmente ocupan ambas formaciones vegetales, así como variaciones en el tamaño del hábitat para el establecimiento de las diferentes especies. Todo esto además causaría modificaciones en el paisaje de la alta montaña tropical como ocurrió durante el Pleistoceno (Van Der Hammen, 1974; Van Der Hammen, 1979; Salgado-Labouriau, 1979; Salgado-Labouriau, 1980; Vivas, 1992; MARN, 2005; Kull *et al.*, 2007; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006).

Aunado a esto, las especies se verían forzadas a adaptarse a las modificaciones originadas por el ambiente, posiblemente a tasas mucho mayores que en el pasado. Sobre este punto hay que enfatizar que la resistencia al frío de órganos reproductivos, embriones y semillas, al igual que la temperatura de la germinación de las semillas y establecimiento de las plántulas es de gran importancia al momento de colonizar niveles altitudinales superiores.

Hay que recordar que los modelos que simulan el posible efecto de cambios globales sobre la distribución de formas de vida mostrados en la sección 5.3.3, fueron generados únicamente considerando variaciones en la temperatura, por lo tanto no se puede asegurar que lo obtenido a partir de estos modelos ocurra de la misma manera en la naturaleza; puesto que una cantidad mucho mayor de factores (tasas de migración y extinción, adaptación, competencia, facilitación, entre otros) actuarían en conjunto con las modificaciones del ambiente en la distribución de las formaciones vegetales. Además, los cambios climáticos involucran modificaciones en la precipitación, patrones de vientos, nevadas (Ahrens, 2000; FECYT, 2004; Martínez-Meyer, 2005), por lo tanto la temperatura es sólo uno de estos factores, es por esto que se dificulta en gran medida predecir los impactos reales de un cambio. Sin embargo, hay que resaltar que ésta clase de modelos permiten

tener una visión general sobre la dirección a la que apuntan los cambios climáticos, lo cual es de gran importancia.

Como se pudo apreciar en este capítulo, las formas de vida seleccionadas para la elaboración de los modelos de distribución espacial presentan límites altitudinales más o menos precisos los cuales pudieran verse seriamente afectados a causa de incrementos en la temperatura, lo que podría originar grandes modificaciones en el paisaje, como el posible desplazamiento del límite de crecimiento continuo arbóreo hacia altitudes superiores a los 3.300 m en donde se encuentra en la actualidad.

CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES GENERALES Y CONSIDERACIONES FINALES

Esta sección presenta una visión global de los resultados y consideraciones concluyentes generadas en este trabajo especial de grado. Además, se incluyen las limitaciones del estudio y algunas recomendaciones para futuras investigaciones sobre el tema.

A pesar que el gradiente en el cual se trabajó es de solo 250 m, se pudo observar que las diferentes formas de vida seleccionadas para el estudio presentan una clara diferencia en su patrón de distribución altitudinal. Es claro que la distribución de las formas de vida, se encuentra influenciada por factores ambientales tales como la altitud, pendiente y exposición en el gradiente altotérmico sobre el cual se trabajó. Esto no implica que los factores descritos anteriormente sean las únicas variables determinantes de la distribución. Como menciona Dudley (1978) dependiendo del área donde se esté, otras variables como el viento y nevadas pueden causar mayor impacto.

Existe una asociación entre las adaptaciones de las formas de vida al ambiente y las características climáticas de cada exposición, las cuales son determinantes para el establecimiento de distintas formas de vida. En laderas de exposición Oeste, que reciben mayor radiación y presentan menores temperaturas, se consiguen formas de vida como las rosetas caulescentes pubescentes y arbustos leptófilos adaptados a esta clase de ambiente, mientras que los árboles se establecen preferentemente en laderas de exposición Noroeste, que son más calidas.

Los resultados sugieren que existen patrones claros en la distribución de algunas de las formas de vida. Estas pueden estar respondiendo consistentemente al ambiente por lo que deben tener estrategias adaptativas que sugieren una respuesta funcional. Tal pudiera ser el caso de las rosetas caulescentes pubescentes y glabras, arbustos micrófilos nanófilos y leptófilos, graminoides en macolla y árboles.

Al evaluar los modelos de distribución espacial de formas de vida en escenarios de cambio climático, se encontró que el posible efecto que éstos tendrían sobre la distribución sería distinto dependiendo de la forma de vida. Por ejemplo, en el caso de las rosetas caulescentes pubescentes, los modelos mostraron una gran reducción en abundancia dentro del área de estudio y en escenarios que representan un incremento en la temperatura mayor a 0,7 °C, por lo que esta forma de vida tendería a desaparecer del área. Sin embargo, en el caso de la forma de vida arbórea, los modelos predicen un incremento en su abundancia y

área de dispersión en función del aumento de la temperatura, lo que implicaría un desplazamiento hacia mayores elevaciones en la franja que existe entre el bosque paramero y el páramo andino. La diferencia en el efecto de los cambios climáticos sobre estas formas de vida, puede ser explicado con base en las características propias de cada forma de vida.

De este modo, las formas de vida que serían más sensibles a desaparecer del área de estudio y desplazarse hacia mayores altitudes, serían las que se encuentran en la zona superior del gradiente: rosetas caulescentes pubescentes, rosetas acaules y arbustos leptófilos. Sin embargo, es muy probable que éstas se establezcan con mayor facilidad por encima del área de estudio. Hay que recordar que el trabajo se realizó en la zona inferior del páramo, sobre la cual existe territorio que puede ser colonizado.

Entre las limitaciones encontradas en la determinación de la distribución de las formas de vida en el gradiente altotérmico, se incluyen la interrupción de los muestreos a causa de accidentes en el relieve, lo cual a su vez obligó a ubicar las transectas fuera de las inmediaciones de cañadas de gran pendiente y humedales. Esto a su vez pudo traer ciertos errores ya que no se cuenta con muestreos en todas las formaciones vegetales encontradas en el área. Por otra parte, se presentaron inconvenientes al momento de determinar la profundidad del horizonte órgano-mineral (horizonte A) del suelo, ya que el método empleado no fue el más conveniente; en este punto se recomienda hacer empleo de un barreno para poder observar con mayor claridad el perfil del suelo.

En el caso de la creación de los modelos de simulación de distribución bajo escenarios de cambios globales, la mayor limitante fue el gran tamaño de la celda ($5^{\circ} \times 5^{\circ}$) que utilizan tanto el modelo UKTR como el modelo CCC-EQ, ya que esta celda abarca casi en su totalidad el área de Los Andes venezolanos es decir, es posible que a causa del tamaño de la celda disminuya la precisión de los modelos, puesto que el área de estudio es mucho más pequeña que cada celda de los modelos. Además, no pudo ser incluido el factor exposición dentro de los modelos, el cual como se indicó en el capítulo 3 es de gran importancia para el establecimiento de ciertas formas de vida.

Como punto final se puede decir que la hipótesis planteadas (Sección 1.3), fueron corroboradas, es decir, los resultados confirman que las formas de vida sí exhiben diferentes patrones de distribución en un gradiente altotérmico, en función de la altitud, exposición y pendiente. Además, bajo escenarios de cambios globales, las formas de vida podrían mostrar una diferente distribución espacial a la de la actualidad.

REFERENCIAS

- Ahrens, C. D. 2000. Essentials of meteorology: an invitation to the atmosphere. 3^{ra} Edición. Brooks Cole. pp. 464
- Alcaraz, D., Paruelo, J.M., Oyonarte, C., Piquer, M. y Cabello, J. 2004. Tipos Funcionales de Ecosistemas de la Península Ibérica. Implicaciones para el Cambio Global y la Conservación de la Biodiversidad. Ecosistemas 2004/2.
- Alvizu, P. 2004. Complejidad y respuesta funcional de la vegetación de páramo a lo largo de gradientes altitudinales. Tesis Doctoral. Universidad de los Andes, Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Mérida, Venezuela.
- Andressen, R. y Ponte, R. 1973. Climatología e Hidrología. Estudio Integral de las Cuencas de los Ríos Chama y Capazón. Sub-Proyecto No. II. Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales. Mérida.
- Arundel, S.T. 2005. Using spatial models to establish climatic limiters of plant species' distributions. Ecological Modelling. 182:159 – 181
- Ataroff, M. y Sarmiento, L. 2004. Las Unidades Ecológicas de los Andes de Venezuela. En: La Marca, E. y Soriano, P. (Eds.): Reptiles de los Andes de Venezuela. BIOGEOS. Venezuela. p. 11 – 26
- Azócar, A. y Monasterio, M. 1980. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el Páramo de Mucubají. En: Monasterio M. (Ed.): Estudios Ecológicos de los Páramos Andinos, Editorial de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. p. 255 – 262.
- Azócar, A. y Rada, F. 1993. Ecofisiología de plantas de la alta montaña andina. En: Azócar A. (Ed.): Respuestas ecofisiológicas de plantas de ecosistemas tropicales. Ediciones del CIELAT, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. p. 82-110
- Azócar, A., Rada, F. y García-Nuñez, C. 2000. Aspectos ecofisiológicos para la conservación de ecosistemas tropicales contrastantes. Bol. Cos. Bot. México. 65:89-94
- Azócar, A. y Fariñas, M. 2003. Páramos. En: Aguilera, M., Azócar, A. y González-Liménez, E. (Eds.): Biodiversidad en Venezuela. Tomo II. FONACIT-Fundación Polar, Caracas. p. 716 – 733
- Azócar, A. y Rada, F. 2006. Ecofisiología de plantas de páramo. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. pp. 182

- Bader, M. 2007. Tropical alpine treelines; how ecological processes control vegetation patterning and dynamics. PhD Thesis. Wageningen University. The Netherlands.
- Bader, M., Rietkerk, M. y Bregt, A. 2007. Vegetation Structure and Temperature Regimes of Tropical Alpine Treelines. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 39(3): 353-364
- Barbour, M., Burk, J., Pitts, F., William, F. y Schwartz, M. 1998. *Terrestrial Plant Ecology*. 3rd ed. Benjamin/Cummings, an imprint of Addison Wesley Longman, Inc. California, USA.
- Beaumont, L.J., Hughes, L. y Poulsen, M. 2005. Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modeling*. 186: 250 – 269
- Becker, A., Körner, C., Brun, J., Guisan, A. y Tappeiner, U. 2007. Ecological and land use studies along elevational gradients. *Mountain Research and Development*. 27(1): 58-65
- Beniston, M., Diaz, H. y Bradley, R. 1997. Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change*. 36: 233-251
- Berg, A. y Suchi, S. 2001. La Vegetación de los Páramos La Aguada, La Fría y Espejo en los Andes Venezolanos. *PLANTULA* 3 (1): 47 – 64
- Briceño, B. 1992. Estudios ecofisiológicos de dos especies del género *Lupinus* L. que crecen a lo largo de un gradiente altitudinal en la cuenca del río Chama. Mérida. Tesis de Maestría, Universidad de los Andes, Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Mérida. Venezuela. p. 178
- Botkin, D., Saxe, H., Araújo, M., Betts, R., Brdshaw, R., Cedhagen, T., Chesson, P., Dawson, T., Etterson, J., Faith, D., Ferrier, S., Guisan, A., Skjoldborg, A., Hilbert, D., Loehle, C., Macules, C., New, M., Sobel, M y Stockwell, D. 2007. Forecasting the effects of global warming on biodiversity. *BioScience*. 57(3): 227-236
- Cabrera, H.M., Rada, F. y Cavieres, L. 1998. Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes. *Oecologia*. 114: 145-152
- Chacón-Moreno, E., Arzac, A. y Hernández, L. 2003. Modelo de distribución espacial de unidades ecológicas del estado Mérida en escenarios de cambio climático. V congreso venezolano de ecología. Porlamar. Venezuela.

- Chacón-Moreno, E. 2007. Ecological and spatial modeling: Mapping ecosystems, landscape changes, and plant species distribution in Llanos del Orinoco, Venezuela. Tesis Doctoral. Wageningen University. The Netherlands.
- Chacón-Moreno, E., Arzac, A. y Hernández, L. En preparación. Distribución de la vegetación del estado Mérida en escenarios de cambio climático.
- Colmenares, M. 2002. Estudio del crecimiento de *Polylepis sericea* Wedd. en el páramo venezolano. Trabajo Especial de Grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Dudley, E.C. 1978. Adaptative radiation in the Melastomataceae along altitudinal gradient in Peru. *Biotropica*. 10(2): 134 – 143
- Dulhoste, R. (en preparación). Respuesta de especies leñosas al estrés térmico e hídrico en zona de transición Selva- Páramo. Posible efecto de los cambios climáticos sobre sus respuestas e implicaciones ecológicas. Tesis Doctoral. Universidad de los Andes, Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Mérida, Venezuela.
- Dullinger, S., Dirnböck, T. y Grabhher, G. 2004. Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of Ecology*. 92: 241-252
- Ely, F. y Torres, F. 2003. Adaptaciones anatómico-estructurales foliares de *Chaetolepis lindeniana* (Naud.) Triana a lo largo de un gradiente altitudinal en el Páramo del Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida (Venezuela). *PLANTULA*. 3(2):101–115 pp.
- Fagre, D.B., Peterson, D.L. y Hessel, A. E. 2003. Taking the pulse of mountains: ecosystem responses to climatic variability. *Climatic Change*. Netherlands. 59: 263- 282
- Fariñas, M. 1996. Análisis de la Vegetación y de sus Relaciones con el Ambiente Mediante Métodos Multivariantes de Ordenamiento. Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales Y Ecológicas. ULA. Mérida. Venezuela. pp. 183
- Francou, B., Ribstein, P., Wagnon, P., Ramirez, E. y Pouyaud, B. 2005. Glaciers of the Tropical Andes: Indicators of Global Climate Variability. En: Huber, U., Bugmann, H. y Reasoner, M. (Eds.): *Global change and mountain regions an overview of current knowledge*. Springer. Netherlands. p. 197-204

- French, D.D., Millar, G.R. y Cummins, R.P. 1996. Recent development of high-altitude *Pinus sylvestris* scrub in the Northern Cairngorm Mountains, Scotland. *Biological Conservation*. Great Britain. 79: 133 -144
- Fundación Española para la Ciencia y la Tecnología (FECYT). 2004. *Meteorología y Climatología*. Ministerio de Educación y Ciencia. España.
- Gitay, H. y Noble, I.R. 1997. What are functional types and how should we seek them?. En: Smith, M., Shugart, H.H., y Woodward, F.I. (Eds.): *Plant Functional Types*. Cambridge University Press. United Kingdom. p. 3 -19
- Goldstein, G., Meinzer, F. y Monasterio, M. 1984. The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant, Cell and Environment*. 7:179–186 pp.
- Goldstein, G., Rada, F. y Azócar, A. 1985. Cold hardness and supercooling along an altitudinal gradient in Andean giant rosette species. *Oecologia*. Berlin. 68:147-152
- Grabherr, G., Gottfried, M. y Pauli, H. 1994. Climate effects on mountains plants-nature. 369:448.
- Guisan, A. y Zimmermann, N. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modeling*. 135, 147 – 186
- Guisan, A. y Thuiller, W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters*. 8: 993-1009
- Hansen, A.J., Neilson, R.P., Dale, V. H., Flatcher, C.H., Iverson, L.R., Currie, D.J., Shafer, S., Cook, R. y Bartlein, P. C. 2001. Global Change in forest: responses of species, communities y biomes. *BioScience*. 51 (9): 765-779
- Hastenrath, S. 1979. Clima y sistemas glaciales tropicales. En: Salgado-Labouriau, M. (Ed): *El Medio Ambiente Páramo*. IVIC. Caracas, Venezuela. p. 47 – 53
- Hedberg, O. 1964. Features of Afroalpine plant ecology. *Acta Phytogeographica Suecica*. 49, 1-144
- Hedberg, O. 1992. Afroalpine vegetation compared to páramo: Convergent adaptations and divergent differentiation. *Academia Press, London*. p. 15 – 29
- Hernández, L. 2006. Distribución de seis especies de plantas bajo escenarios de cambio climático, por temperatura, en un páramo de Mérida. Trabajo Especial de Grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

- Hernández, Z. 2005. Modelos Arquitectónicos en Humedales Andinos: Un Abanico de Respuestas Funcionales (Andes de Venezuela). Tesis de Maestría Universidad de los Andes, Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Mérida. Venezuela. pp. 159
- Hulme, M. y Sheard, N. 1999. Escenarios de cambio climático para países de los andes del norte. Unidad de Investigación Climática, Norwich, Reino Unido. p. 6
- Intergovernmental Panel on Climatic Change (IPCC). 1997. Impactos regionales del cambio climático: evaluación de la vulnerabilidad. IPCC/OMM/PNUMA.
- Intergovernmental Panel on Climatic Change (IPCC). 2001. La base científica. Tercer Informe de Evaluación. IPCC/OMM/PNUMA.
- Intergovernmental Panel on Climatic Change (IPCC). 2002. Cambio climático y biodiversidad. Documento técnico V del IPCC. IPCC/OMM/PNUMA.
- International Institute for Aerospace Suvery and Earth Science (ITC). 2001. Ilwis 3.0 User's Guide. The Netherlands.
- Jackson, S. 2006. Vegetation, environment, and time: The origination and termination of ecosystems. *Journal of Vegetation Science*. 17:549-557
- Jongman, R.H.G., Teer Breaak, C.J.F. y Van Tongeren, O.F.R. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press. Great Britain.
- Jump, A. y Peñuelas, J. 2005. URNG to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*. 8: 1010 – 1020
- Kessler, M., Böhner, J. y Kluge, J. 2007. Modelling tree height to assess climatic conditions at tree lines in the Bolivian Andes. *Ecological Modelling*. 207: 223-233
- Kimball, K. y Weihrauch, D. 2000. Alpine vegetation communities and the Alpine-Treeline ecotone boundary in New England as biomonitors for climate change. *USDA Forest Service Proceedings*. 15(3): 93-101
- Körner, C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*. 115: 445 – 459
- Körner, C. 1999. *Alpine Plant Life, Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Germany. pp. 338
- Kull, C., Imhof, S., Grosjean, M., Zech, R. y Veit, H. 2007. Late Pleistocene glaciation in the Central Andes: Temperature versus humidity control – A case study from the eastern

- Bolivian Andes (17 °S) and regional synthesis. *Global and Planetary Change*. doi:10.1016/j.gloplancha.2007.03.011
- Lauer, W. 1979. La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los andes tropicales. En: Salgado-Labouriau, M. (Ed.): *El Medio Ambiente Páramo*. IVIC. Caracas, Venezuela. p. 29 – 45
- Le Treut, H., R. Somerville, U. Cubasch, Y. Ding, C. Mauritzen, A. Mokssit, T. Peterson y Prather M. 2007. Historical Overview of Climate Change. En: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M. y Miller, H.L. (Eds.): *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Mark, B. y Seltzer, G. 2005. Glacier recession in the Peruvian Andes: climatic forcing, hydrologic impact and comparative rates over time. En: Huber, U., Bugmann, H. y Reasoner, M. (Eds.): *Global change and mountain regions an overview of current knowledge*. Springer. Neatherlands. p. 205-214
- Martínez-Meyer, E. 2005. Climate and biodiversity: some considerations in forecasting shifts in species' potential distributions. *Biodiversity Informatics*. 2: 42 – 55
- Márquez, E. 2002. Distribución altitudinal de gramíneas de páramo como respuesta a las rutas metabólicas y los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas. Tesis de Maestría Universidad de los Andes, Postgrado en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Mérida. Venezuela.
- Márquez, E., Fariñas, M., Briceño, B. y Rada, F. 2004. Distribution of grasses along an altitudinal gradient in a Venezuelan paramo. *Revista Chilena de Historia Natural*. 77: 649 – 660
- Meinzer, F.C., Goldstein, G., y Rada, F. 1994. Paramo microclimate and leaf thermal balance of Andean giant rosette plants. Capítulo 3. En: Rundel, P. W., Smith, A.P. y Meinzer, F.C. (Eds.). *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge. p. 45 – 59
- Méndez, J. 1997. El Cuaternario en Venezuela. Código Geológico de Venezuela. PDVSA-Intevp. <http://www.pdvsa.com/lexico/q00w.htm>

- Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales (MARN). 2005. Primera Comunicación Nacional en Cambio Climático de Venezuela. Proyecto MARN-PNUD VEN/00/G31. Caracas, Venezuela.
- Monasterio, M. 1980a. Los Páramos Andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. En: Monasterio, M. (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de los Andes. Mérida, p. 15-27.
- 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. p. 93 – 158
- Monasterio, M. y Reyes, S. 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. p. 47-91.
- Monasterio, M. y Molinillo, M. 2003. Venezuela. El Paisaje y su Diversidad. En: Hofstede, R., Segarra, P. y Mena, P. (Eds.): Los Páramos del Mundo. Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN(EcoCiencia, Quito. p. 205 – 236
- Mostacedo, B. y Fredeicksen, T. 2000. Manual de Métodos Básicos de Muestreo y Análisis en Ecología Vegetal. Editora El País. Santa Cruz, Bolivia. pp. 87
- Neilson, R.P., Prentice, I.C. y Kittel, T. 1998. Simulated changes in vegetation distribution under global warming. En: Watson, R. T., Zinyowera, M. C. y Moss, R. H. (Eds.): The regional impacts of climate change. Intergovernmental Panel on Climate Change. USA. p. 1 – 19
- Ni, J., Harrison, S., Colin I., Kutzbach, J. y Stich, S. 2006. Impact of climate variability on present holocene vegetation: a model-based study. *Ecological Modelling* 191: 469-486
- Odum, J. P. 1975. *Ecology. Modern Biology Series*. New York. U.S.A.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environment*. 66: 498-364

- PDVSA-Intevep. 2007. Código estratigráfico de las cuencas petroleras de Venezuela. Editado por el Comité Interfilial de Estratigrafía y Nomenclatura (CIEN). <http://www.pdvsa.com/lexico//lexicoh.htm>
- Pearson, R. 2006. Climatic change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology and Evolution*. 21 (3): 111-113
- Pfeffer, K. Pebesma, E.J. y Burrough, P.A. 2003. Mapping alpine vegetation using vegetation observations and topographic attributes. *Landscape Ecology*. Netherlands. 18:759-776
- Pollman, W. y Hildebrand, R. 2005. Structure and the Composition of Species in Timberline Ecotones of the Southern Andes. En: Broll, G. y Keplin, B (Eds.): *Mountain Ecosystem studies in Treeline Ecology*. Springer. Netherlands. p. 117 – 151
- Rada, F., Goldstein, G., Azócar, A. y Meinzer, F. 1985. Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell and Environment*. 8: 501 – 507
- Rada, F., Goldstein, G., Azócar, A. y Torres, F. 1987. Supercooling an altitudinal gradient in *Espeletia schultzii*, a caulescent giant rosette species. *Journal of Experimental Botany*. 38(188): 491 – 497
- Rial, J.A. 2004. Abrupt climate change: chaos and order at orbital and millennial scales. *Global and Planetary Change*. 41: 95 – 109
- Root, R.B. 1967. The niche exploration pattern of a blue grey gnatcatcher. *Ecological Monographs*. 37: 317 – 350
- Rosquete, C. 2004. Estudio del balance energético foliar en *Ruilopezia atroporpurea* (A.C Sm.) Cuatrec. (especie no pubescente) y *Espeletia schultzii* WEDD. (especie pubescente), en el Páramo Venezolano. Trabajo Especial de Grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Rull, V., Abbott, M., Polissar, P., Wolfe, A., Bezada, M. y Bradley, R. 2005. 15,000-yr pollen record of vegetation change in the high altitude tropical Andes at Laguna Verde Alta, Venezuela. *Quaternary Research*. 64: 308 – 317
- Saenz-Elorza, M., Dana, E.D., González, A. y Sorbino, E. 2003. Changes in the high mountain vegetation of the central Iberian Peninsula as a probable sing of global warming. *Annals of Botany*. 92: 1-8

- Salgado-Labouriau, M. 1979. Cambios climáticos durante el Cuaternario tardío paramero y su correlación con las tierras tropicales calientes. En: Salgado-Labouriau, M. (Ed.): El Medio Ambiente Páramo. IVIC. Caracas, Venezuela. p. 67 – 78
- Salgado-Labouriau, M. 1980. Paleoecología de los páramos venezolanos. En: M. Monasterio (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos, Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. p. 159 – 169
- Sarmiento, L. 1987. El páramo altiandino: producción primaria, asignación de la biomasa, descomposición y demografía de *Arenaria jahnii* Brake, una planta en cojín. Trabajo Especial de Grado. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. pp. 189
- Schubert, C. 1979. La zona del páramo: morfología glacial y periglacial de los Andes de Venezuela. En: Salgado-Labouriau, M. (Ed.): El Medio Ambiente Páramo. IVIC. Caracas, Venezuela. p. 11 – 27
- Schubert, C. 1980. Aspectos geológicos de los Andes venezolanos: historia, breve síntesis, el Cuaternario y bibliografía. En: Monasterio, M (Ed.): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de los Andes. Mérida. p. 29-46.
- Schulze, E., Beck, W. y Müller-Hohenstein, K. 2005. Plant Ecology. Springer Berlin – Heidelberg. Germany
- Silva, G. 2001. Los picos más altos del estado Mérida-Venezuela. Revista Geográfica Venezolana. 42(1): 73 – 97
- Silva, G. 2002. Clasificación de los pisos térmicos de Venezuela. Revista Geográfica Venezolana. 43(2): 311- 328
- Squeo, F., Rada, F., Azócar, Ay Goldstein, G. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: Is it equally represented in species with different plant height?. Oecologia 86: 378-382
- Squeo, F., Olivares, N., Olivares, S., Pollastri, A., Aguirre, E., Aravena, R., Jonquera, C., y Ehleringer, J. 1999. Grupos funcionales en arbustos desérticos del Norte de Chile, definidos sobre la base de las fuentes de agua utilizadas. Gayana Bot. 56(1): 1-15.
- Ter Braak, C.J.F. y Šmilauer, P. 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination. Microcomputer Power, USA.

- Theurillat, J. y Guisan, A. 2001. Potential impact of climatic change on vegetation in the European Alps: a Review. *Climatic Change*, 50: 77-109
- Tirado, C. 1997. Estudio florístico de una comunidad andina ascendente. Trabajo Especial de Grado. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Troll, C. 1968. The cordilleras of the tropical Americas: aspects of climatic, phytogeographical and agrarian ecology. En: Troll, C. (Ed.): *Geo-ecology of the mountainous regions of the tropical Americas*. Coll. Geogr. 9, 15-56
- Urban, D., Miller, C., Halpin, P. y Stephenson, N. 2000. Forest gradient response in Sierran landscapes: the physical template. *Landscape Ecology*. 15: 603-620
- Van Der Hammen, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*. 1: 3-26
- Van Der Hammen, T. 1979. Historia y tolerancia de ecosistemas parameros. En: Salgado-Labouriau, M. (Ed.): *El Medio Ambiente Páramo*. IVIC. Caracas, Venezuela. p. 5 – 66
- Vareschi, W. 1970. Flora de los Páramos de Venezuela. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Vareschi, W. 1992. Ecología de la vegetación tropical. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas. pp. 307
- Verweij, P. 1995. Spatial and temporal modeling of vegetation patterns. Internacional Institute for Aerospace Suvery and Earth Sciences (ITC). The Neatherlands
- Vivas, L. 1992. El Cuaternario. Consejo de Publicaciones de la Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Walther G., Beißner, S. y Pott, R. 2005. Climate Change and High Mountain Vegetation Shifts. En: Broll, G. y Keplin, B. (Ed.): *Mountain Ecosystems, Studies in Treeline Ecology*. Springer Berlin Heidelberg. New York. p. 77-96
- Withers, M. A. y Meentemeyer, V. 1999. Concepts of scale in landscape ecology. EN: Klopatek, J.M. y Gardner, R.H. (Eds.): *Landscape Ecological Analysis: Issues and Applications*. Inc, Springer-Verlag, New York. p. 295 – 252
- Woodward, F. I. 1987. Climatic and plant distribution. Cambridge University Press. Great Britain.

- Yáñez, P. 1998a. Caracterización florística en un sector de cambio Páramo - Selva Nublada en el Parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*. 42(1): 51-62
- Yáñez, P. 1998b. Análisis de la distribución de especies vegetales a lo largo de un gradiente altitudinal Páramo-Selva Nublada del Parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. Tesis de Maestría, Universidad de los Andes, Postgrado en Ecología Tropical. CIELAT. Mérida, Venezuela. pp.146

ANEXO A. MODELO DE PLANILLA DE CAMPO

Fecha: / / 07
 Transecta # _____
 X: _____
 Y: _____
 Altitud: _____

Pendiente: _____
 Exposición: _____
 Altura máxima del dosel: _____
 Altura promedio del dosel: _____

Horizonte orgánico (cm)	1	2	3	4	5

F.V	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
RCG																									
RCP																									
RAG																									
RAP																									
HMG																									
HMP																									
HEG																									
HEP																									
HCG																									
HCP																									
an																									
an																									
al																									
A																									
Hj																									
Hm																									
BE																									
BT																									
LE																									
LT																									
Ga																									
GM																									
GE																									
GH																									
ER																									
EC																									
EP																									
EP																									
C																									
C																									

Categoría	Distancia
1	0 - 10 cm
2	10 - 40 cm
3	40 - 100 cm
4	> 100cm

RCG: Rosetas caulescentes glabras
RCP: Rosetas caulescentes pubescentes
RAG: Rosetas acaules glabras
RAP: Rosetas acaules pubescentes
HMG: Hierbas en macolla glabras
HMP: Hierbas en macolla pubescentes
HEG: Hierbas erectas glabras
HEP: Hierbas erectas pubescentes
HCG: Hierbas cespitosas glabras
HGP: Hierbas cespitosas pubescentes

an: Arbustos microfilos
an: Arbustos nanofilos
al: Arbustos leptofilos
A: Árboles
Hj: Helechos y afines microfilos
Hm: Helechos y afines mesofilos
BE: Briófitos epífitos
BT: briófitos terrestres
LE: Líquenes epífitos
LT: Líquenes terrestres

Ga: Graminoides arbustivas
GM: Graminoides en macolla
GE: Graminoides estoloníferas
GH: Graminoides herbáceas
ER: Epífitas en rosetas
EC: Epífitas cespitosas
EP: Epífitas prostradas
HP: Hemiparásitos
C: Cojines
S: Suelo

ANEXO B. MATRIZ DE COBERTURA DE FORMAS DE VIDA

Tabla B.1. Distribución de porcentajes de cobertura en los muestreos. Distribución de porcentajes de cobertura en los muestreos. **Cod.:** identificación de unidad de muestreo, **Total F.V.:** número total de formas de vida conseguida por unidad de muestreo, **RCG:** roseta caulescente glabra, **RCP:** roseta caulescente pubescente, **RA:** roseta acaule, **h:** hierba, **au:** arbusto micrófilo, **an:** arbusto nanófilo, **al:** arbusto leptófilo, **A:** árbol, **Hμ:** helecho micrófilo, **Hm:** helecho mesófilo, **B:** briófito, **L:** líquen, **Ga:** gramínea en arbustiva, **GM:** gramínea en macolla.

# de censo	Cod.	Total F.V.	RCG	RCP	RAG	RAP	HMG	HMP	HEG	HEP	HCG	HCP	au	an	al	A	Hμ	Hm	BE	BT	LE	LT	Ga	GM	C	S	R	P	Gg
1	A01	8	6	0	0	0	0	0	2	2	0	0	15	2	0	0	0	0	0	38	0	0	0	76	0	1/3	0	0	0
2	A02	8	14	0	0	0	3	0	0	0	0	0	25	0	0	0	26	0	0	26	4	5	0	91	0	0	0	0	0
3	A03	14	13	0	0	0	0	0	3	1	2	0	6	2	0	1	7	0	4	36	1	9	0	97	0	1	0	0	0
4	A04	11	12	0	0	0	1	0	1	0	0	0	12	0	0	0	19	0	0	23	4	3	0	90	0	3	2	0	0
5	A05	10	16	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	1	0	0	8	0	0	11	1	3	0	98	0	0	1	0	0
6	A06	9	14	0	0	0	0	0	0	0	3	0	10	1	0	1	3	0	0	24	0	0	0	95	0	0	0	0	0
7	A07	7	7	0	0	0	0	0	0	0	9	0	2	0	0	0	0	0	3	25	0	1	0	99	0	0	0	0	0
8	A08	16	30	0	0	0	1	0	3	2	3	0	10	1	1	0	15	4	0	24	9	3	1	94	0	0	0	6	0
9	B01	15	0	5	8	0	0	0	1	0	0	0	11	2	1/4	3	11	0	0	60	4	8	8	61	0	2	2	0	0
10	B02	16	2	7	8	0	0	0	1	0	0	0	3	12	7	3	17	0	1	35	1	3	0	46	0	6	4	0	0
11	B03	14	0	8	2	0	1	0	3	0	25	1	5	0	2/1	0	4	0	0	24	0	11	1	79	0	1	0	0	0
12	B04	16	4	0	1	0	1	2	0	1	3	0	3	4	5	0	17	0	0	13	1	4	0	93	0	1	2	0	0
13	B05	15	7	0	0	0	3	0	1	0	1	0	8	2	4	1	20	0	0	7	1	15	1	84	0	3	0	0	0
14	B06	16	10	3	0	0	2	0	1	0	0	0	1	9	2	1	28	0	1	25	1	10	0	91	0	4	1	0	0
15	B07	14	18	2	0	0	1	0	0	1	1	0	1	3	0	9	29	1	0	27	0	5	0	95	0	1	0	0	0
16	B08	11	6	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	4	9	7	45	24	0	15	2	37	0	99	0	0	0	0	0
17	B09	18	2	0	0	0	0	0	2	2	3	0	5	5	4	3/4	49	37	0	38	27	22	10	82	0	1	1	0	0
18	B10	12	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0	0	32	7	2/2	21	2	0	46	12	30	1	74	0	0	1	0	0
19	B11	19	10	0	0	0	1	0	2	5	1	1	5	24	9	3/2	25	12	0	33	14	28	2	62	0	0	2	0	19

Continuación Tabla B.1.

# de censo	Cod.	Total F.V.	RCG	RCP	RAG	RAP	HMG	HMP	HEG	HEP	HCG	HCP	au	an	al	A	Hμ	Hm	BE	BT	LE	LT	Ga	GM	C	S	R	P	Gg
20	C01	12	2	12	0	4	0	0	2	0	0	1	2	0	0	1	20	0	0	17	0	0	0	91	0	4	1	0	0
21	C02	11	16	7	2	0	0	0	0	0	9	2	3	0	0	0	28	0	0	16	0	1	0	90	0	1	0	0	0
22	C03	10	22	10	1	0	0	0	0	1	11	0	11	0	0	0	30	0	0	28	0	8	0	94	0	0	0	0	0
23	C04	10	30	0	0	0	0	0	0	0	8	2	5	1	3	0	10	0	0	14	0	1	0	99	0	0	0	0	0
24	C05	12	21	0	0	0	0	0	5	4	7	2	1	2	3	0	1	0	0	11	0	1	0	95	0	0	0	0	0
25	C06	14	18	0	0	0	0	0	0	1	9	3	8	6	3	2	15	3	0	10	2	4	0	98	0	0	0	0	0
26	C07	13	24	0	0	0	0	0	7	1	2	2	7	1	0	5	17	2	0	13	0	3	0	100	0	0	0	0	0
27	C08	12	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	9	0	24	51	0	0	16	6	2	9	87	0	2	0	0	0
36	E03	12	11	11	0	0	2	0	1	0	7	0	0	0	1	1	12	0	0	11	0	4	0	90	0	4	0	0	0
37	E04	13	9	16	0	0	0	0	0	0	2	0	1	2	1	1	10	1	0	2	1	5	0	95	0	0	0	0	0
38	E05	13	16	13	0	0	0	0	0	0	1	1	0	4	2	2	12	0	0	2	1	14	0	91	0	0	2	0	0
39	E06	9	3	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	6	9	53	0	0	11	0	10	0	89	0	0	0	0	0
40	E07	13	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3	1	1	55	0	0	10	4	6	4	89	0	1	3	0	0
41	E08	13	1	14	0	0	0	0	0	0	6	8	0	5	9	8	16	10	0	1	1	11	0	77	0	0	0	0	0
42	E09	8	17	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	5	3	25	20	0	0	0	10	0	90	0	0	0	0	0
43	F01	15	4	4	0	2	0	0	0	2	4	1	1	6	8	5	11	0	0	3	0	7	0	96	0	0	1	0	0
44	F02	12	25	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	7	3	11	0	0	8	0	2	0	97	0	1	0	0	0
45	F03	13	7	5	2	0	1	0	0	2	3	0	3	1	7	0	28	0	0	23	0	15	0	98	0	0	0	0	0
46	F04	14	5	6	3	1	0	0	0	0	5	0	0	2	24	3	12	0	0	15	9	26	0	81	1	0	0	0	0
47	F05	15	24	5	4	0	1	0	1	3	2	0	0	2	10	8	35	0	0	4	3	4	0	84	0	0	0	0	0
48	F06	11	2	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	5	13	4	31	0	0	10	0	10	0	86	0	0	5	0	0

ANEXO C. UBICACIÓN DE UNIDADES DE FORMAS DE VIDA Y UNIDADES DE MUESTREO EN LOS EJES DEL ACL.

Tabla C.1. Ubicación de las formas de vida en cada uno de los ejes del análisis de correspondencia linealizado.

N	Formas de Vida	Código	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
1	Rosetas caulescentes glabras	RCG	-0,7302	-14,376	0,6929	0,5265
2	Rosetas caulescentes pubescentes	RCP	26,248	0,5148	25,697	29,723
3	Rosetas acaulescentes	RA	28,356	0,0684	0,1877	24,045
4	Hierbas	h	19,789	0,6094	16,790	-0,5702
5	Arbustos micrófilos	au	11,580	-0,7945	-17,934	-16,986
6	Arbustos nanófilos	an	14,670	19,518	0,0089	0,7497
7	Arbustos leptófilos	al	25,644	12,896	17,316	-0,5788
8	Arboles	A	0,2902	25,072	0,0107	11,304
9	Helechos y afines micrófilos	Hu	-0,5864	12,499	-0,0437	12,151
10	Helechos y afines mesófilos	Hm	-11,644	29,968	24,770	-16,465
11	Briofitos	B	14,333	0,8465	-0,8466	-0,0475
12	Líquenes	L	0,4172	19,579	13,344	-13,467
13	Gramíneas arbustivas	Ga	13,417	21,401	-13,399	11,451
14	Gramíneas en macolla	GM	0,2951	0,0897	0,634	0,3699

Tabla C.2. Ubicación de las unidades de muestreo en cada uno de los ejes del análisis de correspondencia linealizado.

# Unidad de muestreo	Código	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
1	A01	0,7144	0,1757	0	0,0228
2	A02	0,3984	0,2172	0,0848	0,0778
3	A03	0,5416	0,3159	0,2693	0,1367
4	A04	0,366	0,239	0,2197	0,1858
5	A05	0,2599	0,0923	0,4591	0,3068
6	A06	0,4618	0,0715	0,2424	0,1868
7	A07	0,5807	0,1943	0,3888	0,1993
8	A08	0,3311	0,2128	0,4125	0,1199
9	B01	10,384	0,6893	0,0678	0,1924
10	B02	0,9476	0,7065	0,2241	0,5092
11	B03	11,188	0,5499	0,7655	0,0546
12	B04	0,4877	0,4003	0,4731	0,2844
13	B05	0,3783	0,4524	0,4666	0,1432
14	B06	0,4248	0,5273	0,3815	0,3737
15	B07	0,2946	0,4405	0,3431	0,4412
16	B08	0,18	10,21	0,735	0,0227
17	B09	0,2682	13,247	0,5367	0,0032
18	B10	0,7123	11,476	0,3741	0,121
19	B11	0,5215	11,065	0,4782	0,0869
20	C01	0,5883	0,3544	0,5057	0,6547
21	C02	0,4086	0,2507	0,4952	0,5051
22	C03	0,4774	0,266	0,4019	0,3579
23	C04	0,3276	0	0,4949	0,2739
24	C05	0,4948	0,0575	0,6562	0,218
25	C06	0,3977	0,2913	0,5146	0,1895
26	C07	0,2953	0,1893	0,4614	0,2718
27	C08	0,241	0,8192	0,1657	0,5643
28	D01	14,614	0,7095	0,966	0,241
29	D02	15,533	0,7828	0,7488	0,2229
30	D03	16,986	0,5472	0,8225	0,3373
31	D04	12,372	0,5822	0,5173	0,5112
32	D05	0,9697	0,8507	0,6955	0,171
33	D06	10,249	0,8796	0,2378	0,3326
34	E01	0,4282	0,1738	0,5935	0,4317
35	E02	0,3824	0,5429	0,826	0
36	E03	0,5327	0,2646	0,7085	0,4987
37	E04	0,498	0,28	0,8168	0,6094
38	E05	0,4209	0,343	0,7979	0,4904
39	E06	0,1879	0,7195	0,3956	0,5016
40	E07	0,136	0,662	0,3357	0,5322
41	E08	0,6263	0,82	0,9817	0,3413
42	E09	0	0,637	0,8344	0,1446
43	F01	0,5723	0,4746	0,6787	0,3762
44	F02	0,2801	0,1053	0,573	0,377
45	F03	0,5137	0,5001	0,4941	0,3104
46	F04	0,7899	0,7556	0,8045	0,0778
47	F05	0,3401	0,4097	0,6162	0,5361
48	F06	0,4391	0,6708	0,5309	0,3392

ANEXO D. PARÁMETROS OBTENIDOS DE LAS REGRESIONES MÚLTIPLES

Tabla D.1. Parámetros estimados para los coeficientes de las regresiones múltiples de las variables ambientales corridas para las rosetas caulescentes glabras (RCG)

Parámetro	Variables ambientales					
	alt., pend.	alt., exp.	alt., h. A	pend., exp.	pend., h. A	exp., h. A
R	0,3687	0.3648	-	0.4353	-	-
R²	0,1360	0.1331	-	0.1895	-	-
P	0.1695	0.1791	-	0.0554	-	-
a	15.4505	15.3591	-	17.2122	-	-
b	122.1771	95.2924	-	8.9649	-	-
c	9.7366	1.1272	-	1.2323	-	-
X₀	3434.7148	3443.1179	-	31.9414	-	-
Y₀	32.0340	2.4208	-	2.5127	-	-

Tabla D.2. Parámetros estimados para los coeficientes de las regresiones múltiples de las variables ambientales corridas para las rosetas caulescentes pubescentes (RCP)

Parámetro	Variables ambientales					
	alt., pend.	alt., exp.	alt., h. A	pend., exp.	pend., h. A	exp., h. A
R	0.5623	-	0.5395	-	0.4790	-
R²	0.3162	-	0.2911	-	0.2294	-
P	0.0022	-	0.0045	-	0.0219	-
a	18.7023	-	16.8384	-	24.2129	-
b	36.1549	-	49.6569	-	7.3743	-
c	8.8581	-	10.1826	-	11.5881	-
X₀	3493.4258	-	3507.4097	-	15.3065	-
Y₀	16.6396	-	32.8011	-	35.7160	-

Tabla D.3. Parámetros estimados para los coeficientes de las regresiones múltiples de las variables ambientales corridas para las rosetas acaules (RA)

Parámetro	Variables ambientales					
	alt., pend.	alt., exp.	alt., h. A	pend., exp.	pend., h. A	exp., h. A
R	0.5788	0.7437	-	0.6911	-	-
R²	0.3350	0.5530	-	0.4777	-	-
P	0.0013	<0.0001	-	<0.0001	-	-
a	4.0386	7.3830	-	10.0645	-	-
b	52.2717	72.1538	-	14.3803	-	-
c	11.6602	0.6218	-	0.5966	-	-
X₀	3533.3460	3580.9927	-	3.5062	-	-
Y₀	17.3576	1.5303	-	1.2751	-	-

Tabla D.4. Parámetros estimados para los coeficientes de las regresiones múltiples de las variables ambientales corridas para los árboles (A)

Parámetro	Variables ambientales					
	alt., pend.	alt., exp.	alt., h. A	pend., exp.	pend., h. A	exp., h. A
R	-	0.8858	0.7778	0.3727	0.2167	-
R²	-	0.7846	0.6050	0.1389	0.0470	-
P	-	<0.0001	<0.0001	0.1601	0.7145	-
a	-	71.8545	3020.0471	9.9425	10.3840	-
b	-	57.1348	200.3607	16.7489	26.4717	-
c	-	1.0884	69990929.7228	0.7114	23.3645	-
X₀	-	3310.3875	2697.6856	37.6506	59.2932	-
Y₀	-	0.5753	-384715.7572	1.8040	26.5373	-

Tabla D.5. Parámetros estimados para los coeficientes de las regresiones múltiples de las variables ambientales corridas para los arbustos leptófilos (al)

Parámetro	Variables ambientales					
	alt., pend.	alt., exp.	alt., h. A	pend., exp.	pend., h. A	exp., h. A
R	0.3108	-	0.3596	-	-	-
R²	0.0966	-	0.1293	-	-	-
P	0.3465	-	0.1925	-	-	-
a	16.8115	-	148.1112	-	-	-
b	54.0736	-	9.8302	-	-	-
c	7.8928	-	3.6244	-	-	-
X₀	3526.0566	-	3521.8999	-	-	-
Y₀	21.5888	-	32.0147	-	-	-

Tabla D.6. Parámetros estimados para los coeficientes de las regresiones múltiples de las variables ambientales corridas para las hierbas (h)

Parámetro	Variables ambientales					
	alt., pend.	alt., exp.	alt., h. A	pend., exp.	pend., h. A	exp., h. A
R	-	0.4238	-	-	-	-
R²	-	0.1796	-	-	-	-
P	-	0.0689	-	-	-	-
a	-	14.2026	-	-	-	-
b	-	152.5298	-	-	-	-
c	-	1.6094	-	-	-	-
X₀	-	3497.9208	-	-	-	-
Y₀	-	0.5970	-	-	-	-

Tabla D.7. Parámetros estimados para los coeficientes de las regresiones múltiples de las variables ambientales corridas para los helechos y afines mesófilos (Hm)

Parámetro	Variables ambientales					
	alt., pend.	alt., exp.	alt., h. A	pend., exp.	pend., h. A	exp., h. A
R	0.9161	0.8866	-	0.6717	0.7098	-
R²	0.8393	0.7861	-	0.4512	0.5038	-
P	<0.0001	<0.0001	-	<0.0001	<0.0001	-
a	60.4962	40.5712	-	52.6072	66.3527	-
b	21.6484	12.5763	-	1.0111	4.6584	-
c	6.8978	0.9143	-	0.1998	1.6454	-
X₀	3336.1652	3355.5035	-	39.5870	43.6823	-
Y₀	34.9537	1.9973	-	2.1465	19.9537	-

Tabla D. 8. Parámetros estimados para los coeficientes de las regresiones múltiples de las variables ambientales corridas para los helechos y afines micrófilos (Hμ)

Parámetro	Variables ambientales					
	alt., pend.	alt., exp.	alt., h. A	pend., exp.	pend., h. A	exp., h. A
R	0.5088	0.5091	-	-	-	-
R²	0.2589	0.2592	-	-	-	-
P	0.0105	0.0104	-	-	-	-
a	33.3308	32.9728	-	-	-	-
b	139.7429	136.4733	-	-	-	-
c	23.7731	1.3500	-	-	-	-
X₀	3316.7862	3332.2965	-	-	-	-
Y₀	34.4753	1.9683	-	-	-	-

Tabla D.9. Parámetros estimados para los coeficientes de las regresiones múltiples de las variables ambientales corridas para las gramíneas en macolla (GM)

Parámetro	Variables ambientales					
	alt., pend.	alt., exp.	alt., h. A	pend., exp.	pend., h. A	exp., h. A
R	0.4250	0.5654	0.3766	-	-	-
R²	0.1807	0.3197	0.1418	-	-	-
P	0.0673	0.0020	0.1511	-	-	-
a	157.9351	96.2863	92.2803	-	-	-
b	206.4541	189.8508	203.1620	-	-	-
c	148.4281	2.3984	26.0549	-	-	-
X₀	3432.2167	3441.2450	3431.1646	-	-	-
Y₀	185.9854	2.7038	25.8409	-	-	-

Tabla D.10. Parámetros estimados para los coeficientes de las regresiones múltiples de las variables ambientales corridas para las gramíneas arbustivas (Ga)

Parámetro	Variables ambientales					
	alt., pend.	alt., exp.	alt., h. A	pend., exp.	pend., h. A	exp., h. A
R	-	-	-	0.7245	-	-
R²	-	-	-	0.5250	-	-
P	-	-	-	<0.0001	-	-
a	-	-	-	22.7987	-	-
b	-	-	-	0.2858	-	-
c	-	-	-	0.2164	-	-
X₀	-	-	-	29.7437	-	-
Y₀	-	-	-	2.0391	-	-

ANEXO E. ÓPTIMOS ALTITUDINALES POSIBLES EN ESCENARIOS DE CAMBIO

Tabla E.1. Óptimo potencial de distribución altitudinal de las rosetas caulescentes pubescentes bajo los escenarios de cambio de temperatura de los modelos UKTR y CCC-EQ, evaluados en los años 2020, 2040 y 2060.

Modelo	Escenario	Año		
		2020	2040	2060
UKTR	Optimista (m)	3563 ± 36	3613 ± 36	3646 ± 36
	Intermedio (m)	3613 ± 36	3713 ± 36	3813 ± 36
	Pesimista (m)	3713 ± 36	3796 ± 36	3930 ± 36
CCC-EQ	Optimista (m)	3546 ± 36	3563 ± 36	3596 ± 36
	Intermedio (m)	3563 ± 36	3630 ± 36	3680 ± 36
	Pesimista (m)	3596 ± 36	3680 ± 36	3763 ± 36

Tabla E.2. Óptimo potencial de distribución altitudinal de las gramíneas en macolla bajo los escenarios de cambio de temperatura de los modelos UKTR y CCC-EQ, evaluados en los años 2020, 2040 y 2060.

Modelo	Escenario	Año		
		2020	2040	2060
UKTR	Optimista (m)	3513 ± 189	3563 ± 189	3596 ± 189
	Intermedio (m)	3563 ± 189	3663 ± 189	3763 ± 189
	Pesimista (m)	3613 ± 189	3746 ± 189	3880 ± 189
CCC-EQ	Optimista (m)	3496 ± 189	3513 ± 189	3546 ± 189
	Intermedio (m)	3513 ± 189	3580 ± 189	3630 ± 189
	Pesimista (m)	3546 ± 189	3630 ± 189	3713 ± 189

Tabla E.3. Óptimo potencial de distribución altitudinal de los árboles bajo los escenarios de cambio de temperatura de los modelos UKTR y CCC-EQ, evaluados en los años 2020, 2040 y 2060.

Modelo	Escenario	Año		
		2020	2040	2060
UKTR	Optimista (m)	3346 ± 121	3396 ± 121	3430 ± 121
	Intermedio (m)	3396 ± 121	3496 ± 121	3596 ± 121
	Pesimista (m)	3446 ± 121	3580 ± 121	3713 ± 121
CCC-EQ	Optimista (m)	3330 ± 121	3346 ± 121	3380 ± 121
	Intermedio (m)	3346 ± 121	3413 ± 121	3463 ± 121
	Pesimista (m)	3580 ± 121	3463 ± 121	3546 ± 121