

Patrones de distribución
de plantas leñosas
en el ecotono bosque-
páramo de la Sierra
Nevada de Mérida:
¿Qué nos sugieren
sobre la dinámica del
límite del bosque?

Luis D. Llambí, Lirey Ramírez
y Teresa Schwarzkopf

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

Resumen

En los Andes Tropicales el límite altitudinal de los bosques corresponde a la zona de transición entre el bosque paramero continuo (también conocido como subpáramo o bosque altoandino) y el páramo. En este trabajo analizamos los cambios en la composición y abundancia de plantas leñosas a lo largo de dos transectos altitudinales con exposiciones contrastantes en una zona de transición bosque-páramo del Parque Nacional Sierra Nevada en Mérida, Venezuela. Los resultados muestran cambios marcados en la identidad de las especies dominantes en función tanto de la altitud como de la exposición. Las especies dominantes en los bordes de contacto-bosque páramo y en los páramos más bajos (ca. 3.300-3.500 m) son leñosas consideradas como pioneras en virtud de su resistencia a los altos niveles de radiación característicos del páramo (ej. *Diplostephium venezuelense*). Se discuten las implicaciones de estos resultados para la interpretación de los procesos que pudieran influenciar la dinámica del límite altitudinal del bosque en escenarios de cambio climático.

Palabras clave:

Andes tropicales, árboles, especies pioneras, exposición, gradiente altitudinal, límite del bosque, vegetación.

Abstract

In the Tropical Andes, the forest line corresponds to the transition zone between continuous forests and open paramo grasslands. In this paper we analyze the patterns of changes in the abundance and composition of woody plants along two altitudinal transects with contrasting orientation in a forest-paramo transition zone of the Sierra Nevada National Park (Mérida, Venezuela). Our results indicate clear changes in dominant tree species with both altitude and aspect. The dominant species in the forest-paramo ecotones and low páramos (3.300-3.500 m) are woody plants considered as pioneers, given their resistance to the high radiation levels characteristic of the páramo (ej. *Diplostephium venezuelense*). We discuss the implications of these results for the interpretation of the processes that could influence the dynamics of the forest line in climate change scenarios.

Keywords:

altitudinal gradient, aspect, pioneer species, trees, forest line, tropical Andes, vegetation.

Introducción

En los Andes del Norte, el límite altitudinal de crecimiento arbóreo en formaciones boscosas continuas corresponde a la zona de transición entre el bosque paramero (también conocido como subpáramo o bosque altoandino) y el páramo andino. Esta es una zona altamente dinámica que puede ser definida y estudiada en función de sus cambios a diferentes escalas temporales y de los patrones espaciales y cambios estructurales de su vegetación (Young y León 2006).

Evidencias paleoecológicas indican eventos de descenso y ascenso altitudinal del límite a lo largo de los ciclos glaciares e interglaciares del Pleistoceno (p. ej. Hooghiemstra 1989; Graf 1996; Wille et al. 2002; Bakker et al. 2008; Sevink et al. 2013 esta publicación). Esta sensibilidad a los cambios climáticos en el pasado sugiere que este ecotono pudiera mostrar también una respuesta dinámica frente a los cambios climáticos actuales de origen antrópico (Grace et al. 2002). Por ejemplo, cabe esperar un proceso de ascenso del límite y pérdida de superficie de los páramos como respuesta al aumento de la temperatura reportado en las zonas de alta montaña durante las últimas décadas a nivel global y regional (Körner 2003; Urrutia and Vuille 2009; Sevink et al. esta publicación).

En cuanto a la estructura y composición de la vegetación a lo largo del límite bosque-páramo, los estudios disponibles en los Andes Tropicales (Yáñez 1998; Keating 1999; Wille et al. 2002; Bader et al. 2007a; Ramírez et al. 2009; Moscol y Cleef 2009a; Moscol y Cleef 2009b) indican que esta zona de transición muestra una alta diversidad de especies y una afinidad florística relativamente alta en las distintas localidades estudiadas (al menos hasta el nivel de géneros). Así mismo, sabemos que

generalmente presenta una compleja configuración espacial, con lenguas de bosque continuo que se intercalan con los páramos, parches de bosque por encima del límite y finalmente algunos árboles aislados que logran establecerse en áreas de páramo abierto. Aparte de la escasa información disponible y de la complejidad estructural del límite, el hecho de que en muchos casos el mismo se encuentra por debajo de su altitud climática potencial (producto de procesos de intervención humana como las quemadas y el pastoreo, (Bader et al. 2007a; Wille et al. 2002), complican la interpretación de los factores que determinan su configuración y dinámica, así como la predicción de su posible respuesta en escenarios de cambio climático.

Para contribuir a superar estas dificultades, en el contexto del proyecto LEAF, "From landscapes to ecosystems: across scales functioning in changing environments" (Interamerican Institute for Global Change), se realizaron una serie de estudios en una zona con poca evidencia de intervención durante los últimos 60 años, en el sector La Aguada del Parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. En este sector, las actividades humanas están restringidas al pastoreo de vacunos con cargas animales muy bajas y sin la utilización de quemadas. En la zona se establecieron una serie de transectos altitudinales desde el bosque paramero continuo (c. 3.250 m de altitud) hasta el páramo abierto (c. 3.550 m de altitud) donde se instalaron estaciones de monitoreo de variables ambientales (precipitación, temperatura y humedad del aire y el suelo, radiación incidente), se caracterizaron los suelos y se estudió la dinámica de descomposición de la materia orgánica, la estructura de la vegetación y la respuesta ecofisiológica y procesos de establecimiento de especies leñosas dominantes.

Ramírez et al. (2009) publicaron un primer análisis de los cambios en la composición y estructura de la vegetación a lo largo de uno de los transectos, comparando diferentes situaciones fisionómicas: bosques continuos, lenguas e islas de bosque, páramos abiertos y bordes de contacto bosque-páramo a lo largo del gradiente altitudinal. En el presente trabajo, presentamos un análisis de los cambios en la abundancia de las especies leñosas, incorporando un segundo transecto con una exposición contrastante. Pretendemos por un lado, evaluar la generalidad de las conclusiones presentadas por Ramírez et al. (2009) incorporando un número mucho mayor de unidades de muestreo, y por otro, evaluar el posible efecto de la exposición sobre la distribución de las plantas leñosas a lo largo del límite. Partimos de la idea de que la exposición pudiera a su vez afectar factores ambientales clave como la humedad del aire y el suelo, la intensidad de la radiación incidente o los patrones de variación en las temperaturas del aire y el suelo (Azócar y Monasterio 1980; Körner 2003; Bader et al. 2007b). Consideramos que un análisis explícito de los patrones de distribución de las leñosas en las diferentes situaciones fisionómicas a lo largo de esta compleja zona ecotonal es fundamental para interpretar los procesos que determinan su dinámica en escenarios de cambio ambiental.

Métodos

Área de estudio

Este trabajo fue realizado en un sector cercano a la estación La Aguada del Sistema Teleférico de Mérida (8° 35' N, 71° 09' W) en la Sierra Nevada de Mérida en los Andes Venezolanos. Las parcelas de muestreo se ubicaron a lo largo de dos transectos altitudinales entre los 3.250 y los 3.570 m. El área presenta una precipitación promedio anual de 1.811 mm y una temperatura promedio de 7,1 °C, caracterizado como un "clima de páramo muy húmedo" según Andressen y Ponte (1973). El área en estudio se encuentra dentro del Parque Nacional Sierra Nevada (establecido en 1952). Otros detalles del área de estudio pueden consultarse en Ramírez et al. (2009). Santaella (2007), en un estudio sobre los cambios en la cobertura de ecosistemas y sistemas de reemplazo en este mismo sector, indica una cobertura menor al 2% de los sistemas con evidencias directas de intervención (cultivos, potreros y áreas en sucesión secundaria).

Método de muestreo

Se realizaron censos de los individuos de especies leñosas (arbustos y árboles) con diámetros basales mayores a 2 cm a 30 cm del suelo, (dada la abundante ramificación de las leñosas de estos bosques desde la base) en parcelas de 2 x 15 m orientadas de forma paralela a la pendiente. Las parcelas se ubicaron a lo largo de dos transectos altitudinales ubicadas en laderas con diferente exposición: Transecto Noroeste (NO) y Transecto Noreste (NE). En cada transecto se definieron 4 altitudes de muestreo (3.260, 3.330, 3.420 y 3.550 m para el NO y 3.250, 3.340, 3.470, 3.570 m para la NE). Estas altitudes corresponden con el rango de elevaciones en que se desarrolla la transición bosque-páramo en la zona de estudio.

Resultados

Riqueza de especies

En la altitud más baja de cada transecto (3.250-3.260 m) se ubicaron al azar 4 parcelas de muestreo dentro del bosque paramero continuo. En la siguiente altitud (3.330-3.340 m) se ubicaron en cada transecto 4 parcelas dentro de lenguas de bosque, 4 a lo largo del borde de estas lenguas y 4 en páramos abiertos adyacentes. Para la siguiente altitud (3.420-3.470 m) se colocaron 4 parcelas dentro de islas de bosque, 4 en el borde de estas islas y 4 en páramos adyacentes. Finalmente en la 4ta altitud (3.550-3.570 m) se ubicaron en cada transecto 4 parcelas en páramos abiertos. En total, se estudiaron 64 parcelas.

Análisis de los datos

Para cada transecto y en cada una de las altitudes se calculó la riqueza total de especies y el patrón de abundancia de las especies leñosas (promedios de la abundancia relativa de cada especie en cada situación fisionómica en función de sus densidades observadas). Adicionalmente, para analizar de forma integrada los cambios en la estructura de la comunidad en todas las situaciones de muestreo y entre los dos transectos se realizó un Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) a partir de una matriz de densidad de individuos por especie para cada situación de muestreo (ind/m^2), utilizando para este análisis CANOCO 4.02 (ter Braak y Smilauer 1999).

Se encontraron un total de 42 especies leñosas, distribuidas en 21 familias. Las más representadas son las familias Asteraceae (21% de las especies), Ericaceae (17%), Melastomataceae (10%) y Myrsinaceae (7%).

La Tabla 1 presenta el listado de las especies y su presencia/ausencia en cada transecto. La riqueza total de especies en las situaciones fisionómicas muestreadas a lo largo de los dos transectos puede observarse en la Figura 1. Como era de esperarse, se observó una mayor riqueza de especies en las situaciones de bosque que en las de páramo. Las zonas de páramo mostraron una disminución del número de especies desde los páramos más bajos en la zona de contacto con los bosques hasta los páramos más altos. En general, en el transecto NE se observaron valores más altos de riqueza en los bosques pero un número menor de especies de leñosas en los páramos abiertos que en el transecto NO.

Tabla 1. Lista de especies leñosas presentes en dos transectos altitudinales (3.250 – 3.570 m) con exposición contrastante (NO y NE) en la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.

Especie	Abreviaturas	T NO	T NE
<i>Ageratina aristiguetii</i> R.M.King & H.Rob	AGE ARI	✓	
<i>Alnus</i> sp Kunth	ALN SP		✓
<i>Arcytophyllum nitidum</i> (Kunth) Schldl.	ARC NIT	✓	✓
<i>Asteraceae</i> sp	AST SP		✓
<i>Baccharis prunifolia</i> Kunth	BAC PRU	✓	✓
<i>Berberis discolor</i> Turcz.	BER DIS		✓
<i>Chaetolepis lindeniana</i> (Naudin) Triana	CHA LIN	✓	✓
<i>Cybianthus marginatus</i> (Benth.) Pipoly	CYB MAR	✓	✓
<i>Diplostephium obtusum</i> S.F.Blake	DIP OBT		✓
<i>Diplostephium venezuelense</i> Cuatrec.	DIP VEN	✓	✓
<i>Escalonia</i> sp Mutis ex L.f.	ESC SP	✓	
<i>Gaiadendron punctatum</i> (Ruiz & Pav.) G.Don	GAI PUN	✓	✓
<i>Gaultheria buxifolia</i> Willd.	GAU BUX	✓	✓
<i>Gynoxis aff. Meridana</i> Cuatrec.	GYN MER	✓	
<i>Hesperomeles ferruginea</i> (Pers.) Benth.	HES FER	✓	✓
<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.	HES OBT	✓	✓
<i>Hypericum laricifolium</i> Gleason	HYP LAR	✓	
<i>Ilex</i> sp L.	ILE SP	✓	
<i>Libanothamnus neriifolius</i> (Sch.Bip. ex Wedd.) Ernst.	LIB NER	✓	✓
<i>Macleania rupestris</i> (Kunth) A.C.Sm	MAC RUP	✓	
<i>Macleania</i> sp Hook.	MAC SP		✓
<i>Miconia cernua</i> Naudin	MIC CER		✓
<i>Miconia latifolia</i> (D.Don) Naudin	MIC LAT	✓	
<i>Miconia tinifolia</i> Naudin	MIC TIN	✓	✓
<i>Monnina meridensis</i> Planch. & Linden ex Wedd.	MON MER	✓	

Tabla 1. Lista de especies leñosas presentes en dos transectos altitudinales (3.250 – 3.570 m) con exposición contrastante (NO y NE) en la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.

Especie	Abreviaturas	T NO	T NE
<i>Myrsine dependens</i> (Ruiz & Pav.) A.Spreng.	MYR DEP	✓	✓
<i>Oreopanax chrysoleucum</i> Planch. & Linden ex Seem.	ORE CHR	✓	✓
<i>Pentacalia sp</i> Cass.	PEN SP	✓	
<i>Pentacalia venezuelensis</i> Sandwith	PEN VEN		✓
<i>Pernettya prostrata</i> (Cav.) DC.	PER PRO		✓
<i>Podocarpus oleifolius</i> D. Don ex Lamb.	POD OLE		✓
<i>Psammisia penduliflora</i> (Dunal) Klotzsch	PSA PEN	✓	✓
<i>Rapanea guianensis</i> Aubl.	RAP GUI		✓
<i>Ribes andicola</i> Jancz.	RIB AND		✓
<i>Symplocos tamana</i> Steyerem.	SYM TAM	✓	✓
<i>Themistoclesia dependens</i> (Benth.) A.C.Sm	THE DEP	✓	
<i>Ugni sp</i> Turcz.	UGN SP		✓
<i>Vaccinium meridionale</i> Sw	VAC MER	✓	✓
<i>Valeriana triplinervis</i> (Turcz.) Briq.	VAL TRI		✓
<i>Vallea stipularis</i> Mutis ex L.f.	VAL STI	✓	✓
<i>Weinmania fagaroides</i> Kunth	WEI FAG		✓
<i>Wenmania sp</i> L.	WEI SP	✓	

Patrones de abundancia de las especies

En la Figura 1 se presentan los patrones de abundancia de las especies por situación fisionómica para ambos transectos. En el transecto NO (Fig. 1A) las zonas de bosques son dominados por especies arbóreas típicas de selva nublada tales como *Psammisia penduliflora* y *Miconia tinifolia*, que se hacen menos abundantes en las lenguas

de bosque y desaparecen en las islas de bosque a 3.420 m de altitud. Por su parte, *Cybianthus marginatus* domina las lenguas de bosque y mantiene densidades relativamente altas en islas de bosque y zonas de borde en ambas altitudes, logrando también establecerse en los páramos ubicados en el extremo inferior del gradiente.

Figura 1. Riqueza total observada y abundancia relativa (porcentajes) de especies de plantas leñosas a lo largo de dos transectos altitudinales con exposición contrastante (NO y NE) en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.

Se presentan los resultados para las diferentes situaciones fisionómicas analizadas en cada altitud: bosques, bordes de contacto, páramos. Los números junto a cada diagrama de torta corresponden a la riqueza total, mientras que el número incluido en el diagrama sobre la sección blanca, corresponde a la riqueza de las otras especies leñosas. A) Transecto NO; B) Transecto NE.

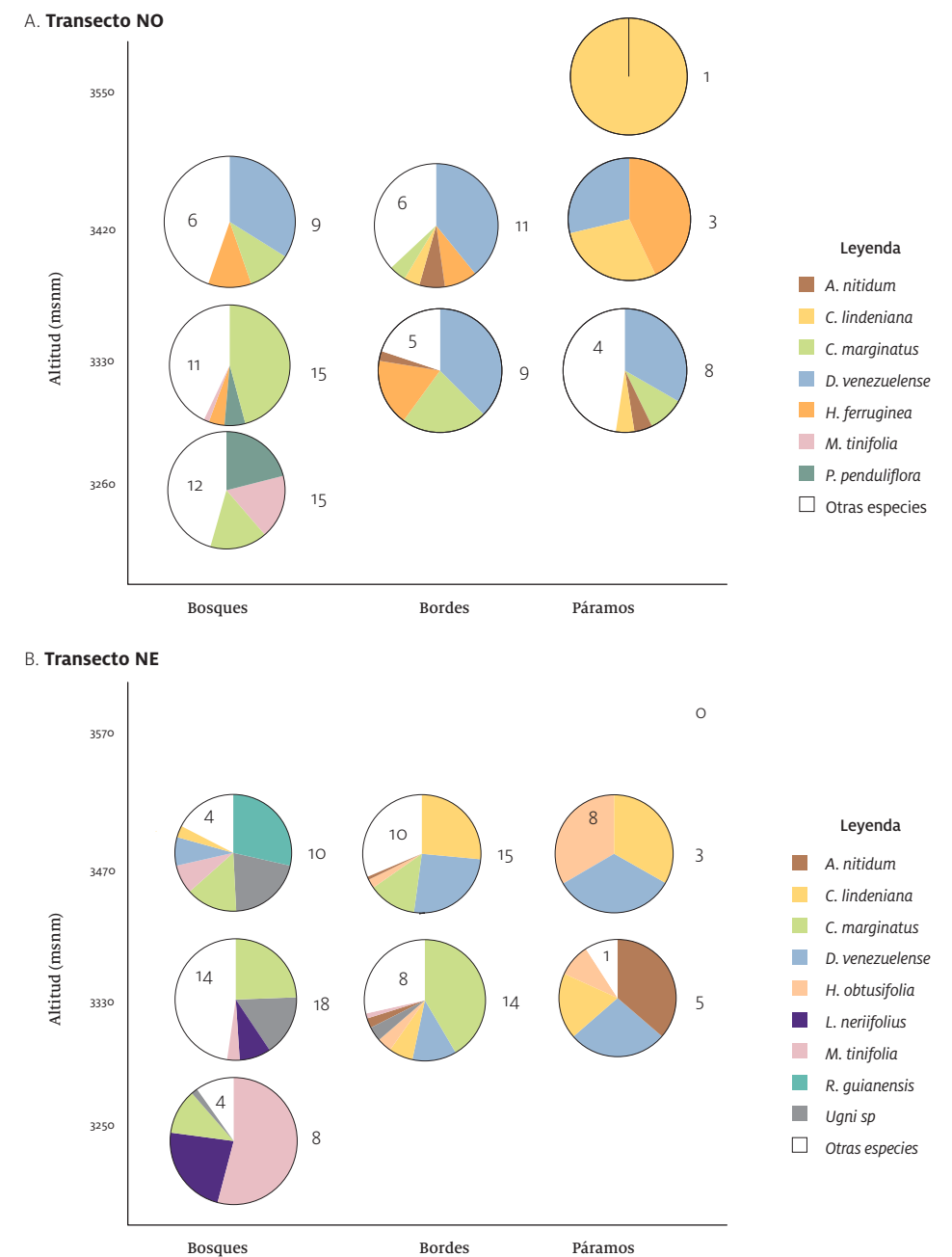
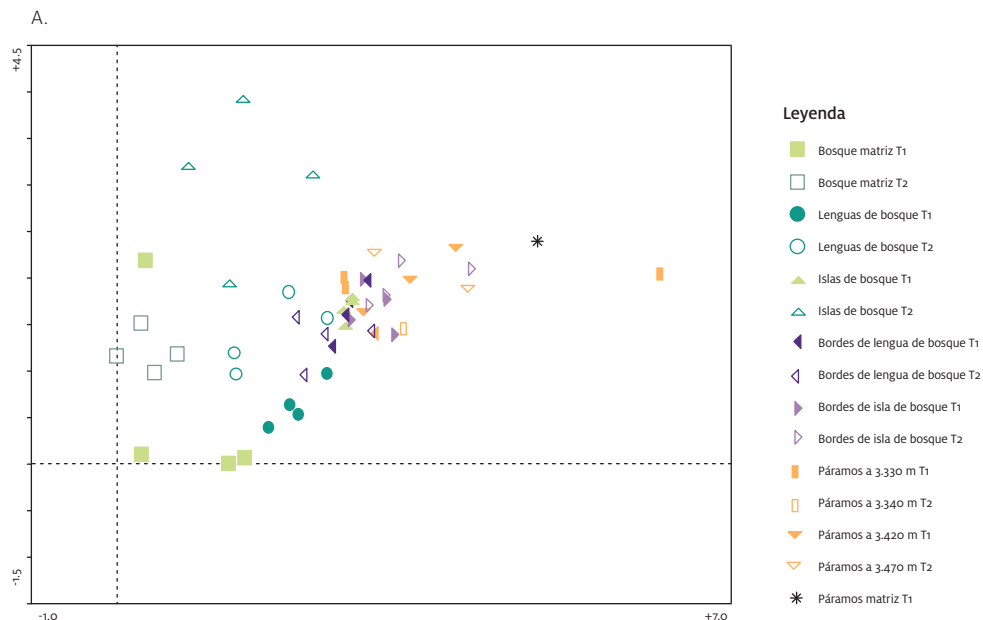


Figura 2. **Análisis de Correspondencia Linearizado (ACL) basado en las densidades de cada especie leñosa presente en una serie de unidades de muestreo estudiadas a lo largo de dos transectos altitudinales con exposición contrastante (T1-NO y T2-NE) en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela.**

Se presentan el 1er y 2do eje de ordenación. A) Diagrama de ordenación de las unidades de muestreo (4 réplicas) para cada situación fisionómica: bosque continuo a 3.250-3.260 m (bosque matriz); lenguas e islas de bosque; bordes del bosque continuo, las lenguas e islas de bosque; páramos abiertos adyacentes al bosque continuo, las lenguas de bosque y las islas de bosque; páramos continuos (matriz) a 3.550-3.570 msnm. B) Diagrama de ordenación de las especies (los nombres completos de cada una se presentan en la Tabla 1).



En las zonas de borde o ecotono bosque-páramo, dentro de las islas de bosque y en los páramos más bajos del gradiente domina el arbolito *Diplostegium venezuelense*, el cual continua teniendo abundancias relativas importantes en las zonas de páramo ubicadas a 3.420 m de altitud, junto con los arbustos parameros *Hesperomeles ferruginea* y *Chaetolepis lindeniana*. Estos últimos se encuentran en abundancias relativamente bajas en los páramos bajos y en las zonas de borde bosque-páramo. Finalmente, en los páramos a mayores altitudes *C. lindeniana*, un arbusto característico del páramo, es la única leñosa presente.

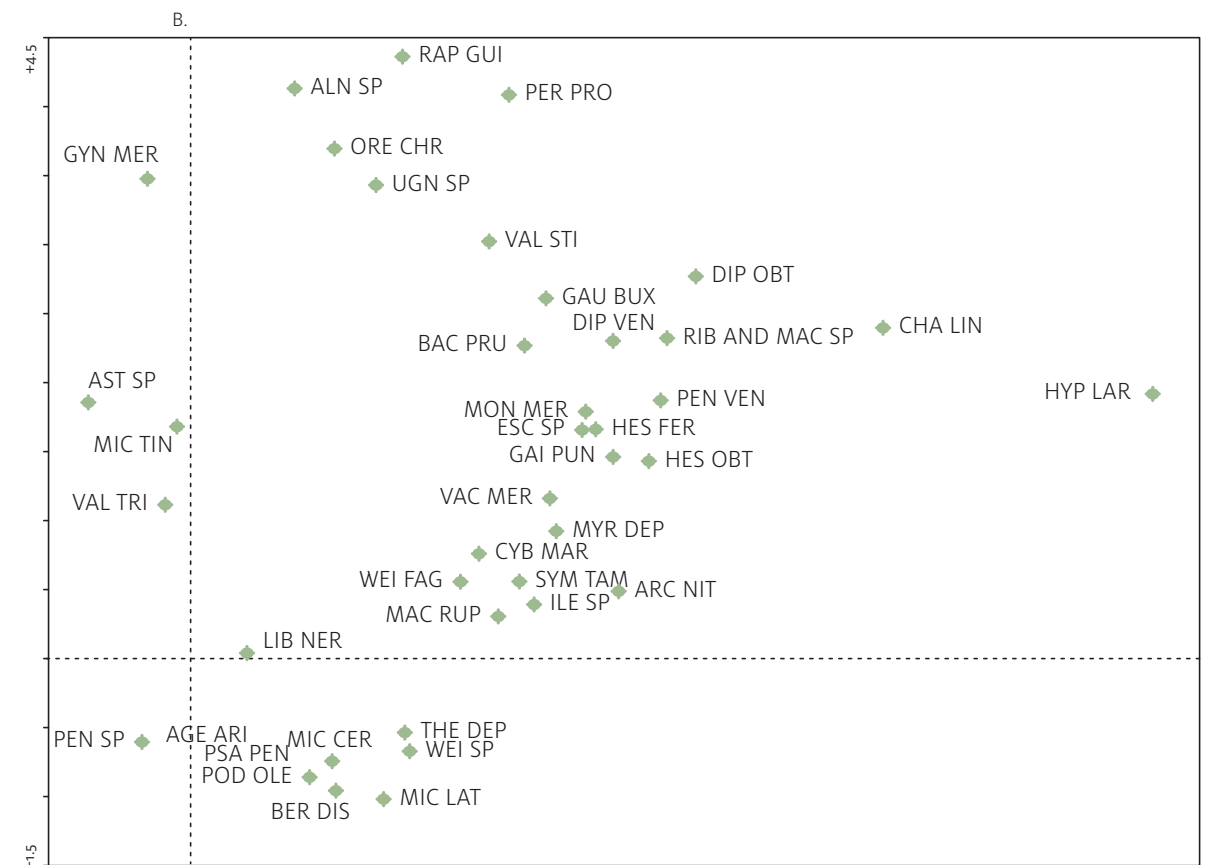
En el transecto NE los patrones de cambio en la estructura de la comunidad son similares al NO, aunque en algunos casos la identidad de las especies cambia (Figura 1B). Al igual que en el transecto NO especies de la selva nublada como *M. tinifolia* dominan en el bosque continuo y *C. marginatus* en las lenguas de bosque. Sin embargo, *Rapanea guianensis* aparece como la especie dominante de las islas de bosque en el

transecto NE, mientras que estaba ausente en el NO. Es interesante que aunque *C. marginatus* es muy abundante en los bordes de bosque en ambos transectos, en el transecto NE no apareció en los páramos más bajos. Por otro lado, *D. venezuelense* mostró en ambos transectos abundancias importantes en los bordes y en los páramos abiertos adyacentes a las lenguas e islas de bosque (hasta los 3.470 m). En estos páramos más bajos también estuvieron presentes los arbustos párameros *Arcytophilum nitidum*, *Hesperomeles obtusifolia* y *C. lindeniana*. Sin embargo, en el transecto NE no se encontraron arbustos en los páramos más altos, por encima de los 3.550 m.

Análisis multivariados

La Figura 2 presenta el ACL para los valores de densidad de individuos de especies leñosas muestreados en ambos transectos altitudinales en las diferentes situaciones fisionómicas.

En la Fig. 2A se presenta el diagrama de ordenación de las parcelas de muestreo, las cuales se separan en el primer eje de variación en función de su altitud, encontrándose las parcelas de bosque continuo en el extremo izquierdo y las de páramos abiertos en el extremo derecho del diagrama. Es interesante que para el caso de las parcelas



Discusión

de bosque, se observa una separación entre las parcelas de los transectos NO y NE asociada al segundo eje de variación. Esta separación podría deberse a diferencias en la composición florística inducidas por cambios en la exposición

Por otro lado, hacia el centro del primer eje de ordenación se observa una mezcla de parcelas de diferentes situaciones fisionómicas en la zona de transición bosque-páramo: bordes de bosques de diferentes altitudes, islas de bosque del transecto NO y los páramos adyacentes a las lenguas e islas de bosque. Este agrupamiento puede relacionarse con similitudes en los patrones de abundancia de las especies en esta zona transicional. En la figura 2B se presenta el diagrama de ordenación para las 42 especies encontradas. De hecho, en la zona intermedia del diagrama de ordenación a lo largo del primer eje se observa un grupo de especies asociado a estas parcelas ubicadas en la zona de transición bosque-páramo como *C. marginatus*, *D. venezuelense*, *H. ferrigunea*, *Vaccinium meridionale*, entre otras (ver Figura 1). Hacia el extremo derecho del primer eje se encuentran los arbustos parameros *Hypericum laricifolium* y *C. lindeniana* y hacia el extremo izquierdo especies de árboles como *M. tinifolia*, *P. penduliflora* y *Gynoxis meridana* entre otras, que son especies típicas de la selva nublada y el bosque paramero. Por otro lado, es interesante que especies como *R. guianensis*, *Ugni sp.* y *Alnus sp.* se ubican en el extremo superior del segundo eje de ordenación, asociado a las parcelas de bosque del transecto NE.

Los resultados presentados confirman que existen cambios claros en los patrones de abundancia de leñosas en los Andes Tropicales en la zona de transición entre el bosque y el páramo. En primer lugar, observamos una clara disminución con la altitud en la riqueza de especies de leñosas presentes en los páramos por encima del límite entre el bosque y el páramo (ver también Keating 1999; Wille *et al.* 2002; Ramírez *et al.* 2009). Es interesante que la riqueza de leñosas del páramo es menor en el transecto de exposición NE respecto al NO, siendo la primera la que tendería a recibir una mayor suma de radiación total y pudiera a su vez presentar menor humedad a nivel del aire y suelo. Rodríguez *et al.* (2011) observaron una menor densidad y riqueza de leñosas en bordes de lenguas de bosque paramero con exposición sur (mayor incidencia de radiación) con respecto al borde con exposición norte en otro sector de la Sierra Nevada de Mérida. Estos resultados apoyan la hipótesis sugerida por Bader *et al.* (2007b) de que cambios en la radiación incidente, inducidos por cambios en la exposición de las laderas, pueden ser un factor importante en la dinámica del límite del bosque en los Andes Tropicales. Este posible efecto de la exposición también pudiera estar ligado a los cambios en la composición de especies observados entre los dos transectos estudiados aquí (reflejados sobre el segundo eje de ordenación del ACL, ver Figura 2). El impacto de la exposición también se evidencia con los cambios en la presencia y densidad del arbusto paramero *C. lindeniana*, ausente en la altitud superior en el transecto NE mientras que presentó densidades importantes en el NO (Figura 1).

Por otro lado, nuestros resultados muestran un cambio marcado en la composición y abundancia de las leñosas entre los bosques continuos, las lenguas de bosque y las islas de bosque ubicadas dentro de la matriz del páramo a mayor altitud, siendo estos cambios consistentes en ambos transectos. Mientras en los bosques continuos dominan especies características de

las selvas nubladas, en las lenguas e islas de bosque aumenta la abundancia de árboles de porte bajo que son también capaces de establecerse en los bordes o ecotonos y en los páramos más bajos en el gradiente como *D. venezuelense* y *C. marginatus*. Esto apoya la hipótesis, sugerida por Ramírez *et al.* (2009), de que estas islas no son parches relictos de bosques continuos de distribución más amplia en el pasado y que pudieran constituir más bien núcleos de avance de leñosas pioneras del bosque hacia los páramos (ver también Wille *et al.* 2002; Jansen *et al.* 2008). Estas islas de bosque parecen también estar asociadas a condiciones ambientales particulares, como rocas grandes que rompen la continuidad de las laderas (ver Coblenz y Keating 2008) y en sus suelos se observan mayores contenidos de bases cambiables que en los páramos adyacentes (Acevedo y Sarmiento, datos no publicados).

Es interesante que mientras en los páramos más bajos del transecto de exposición NO árboles de *D. venezuelense* y *C. marginatus* comparten el estrato leñoso con arbustos característicos del páramo (ej. *C. lindeniana*), en el transecto con orientación NE, *D. venezuelense* continúa siendo muy abundante, pero *C. marginatus* está ausente. Un efecto similar de la exposición sobre la distribución de estas leñosas pioneras en páramos adyacentes al límite del bosque es reportado por Rodríguez *et al.* (2011).

Por su parte, Puentes (2010) analizó los patrones y mecanismos de establecimiento de estas dos especies en nuestra misma zona de estudio, encontrando que los juveniles de *C. marginatus* muestran una mayor sensibilidad al ser sometidos a los altos niveles de radiación característicos del páramo abierto que los de *D. venezuelense*, tanto en términos de sus tasas de supervivencia como de procesos de foto-inhibición de la fotosíntesis. Sin embargo, los juveniles de estas especies no difirieron en términos de su resistencia a bajas temperaturas, mostrando ambas temperaturas de daño del tejido foliar (-10,4° a -8,3° C)

muy por debajo de las temperaturas mínimas del aire y el suelo (-3,0° C) reportadas por el proyecto LEAF en esta zona en base a registros de más de dos años continuos de medición (ver resultados de temperaturas de daño foliar para otras leñosas del límite en Cáceres y Rada, en prensa; Dulhoste 2010). Resultados de transplantes experimentales de leñosas sobre el límite del bosque realizados por Bader *et al.* (2007b) en los páramos de Ecuador, también apoyan la idea de que los mayores niveles de radiación del páramo son un limitante importante para el establecimiento de la mayoría de los árboles del bosque, siendo una especie del género *Diplostegium* la única que mostró altas tasas de supervivencia en situaciones de máxima exposición.

Por lo tanto, la evidencia disponible sugiere que los altos niveles de radiación que caracterizan los páramos en los Andes Tropicales pudieran ser un factor clave en regular los patrones y procesos de establecimiento de plantas leñosas en el límite del bosque, pudiendo interactuar con otros factores limitantes como la temperatura, a través de procesos de fotoinhibición de la fotosíntesis inducida por bajas temperaturas (ver Germino y Smith 1999; Germino y Smith 2002; Dulhoste 2010). La posible dependencia de muchas de las especies del bosque de la sombra generada por un dosel continuo pudiera actuar como un mecanismo de *feedback* positivo, que tendería a estabilizar el límite del bosque en escenarios como un ascenso de la temperatura producto del cambio climático (Bader *et al.* 2007b). Otro proceso que ha sido propuesto como un control para el desarrollo altitudinal del bosque a nivel global está vinculado con el desarrollo en el suelo de temperaturas mínimas bajas en la zona radicular bajo el dosel, lo que pudiera actuar como un inhibidor de la expansión celular y crecimiento radicular de las leñosas (Körner y Paulsen 2004; Hoch y Körner 2005). Sin embargo, para la zona de transición bosque-páramo en los Andes Tropicales se requiere de estudios que permitan evaluar la aplicabilidad de esta hipótesis.

Agradecimientos

En cualquier caso, el ascenso del límite del bosque pudiera depender del establecimiento de especies pioneras resistentes a las condiciones ambientales en el páramo abierto como *D. venezuelense*, que dominan los bordes de los bosques más altos y los páramos adyacentes. Estas leñosas pioneras pudieran facilitar luego el establecimiento de otras especies menos resistentes a las condiciones del páramo abierto (i.e. efecto nodriza). Sugerimos que este tipo de procesos deben ser considerados explícitamente cuando se generan modelos que simulan la respuesta y dinámica del límite del bosque en escenarios de cambio climático.

Este trabajo fue realizado en el marco del Proyecto LEAF, "From Landscapes to Ecosystems, across scales función in changing environments" (CRNII 005) bajo el auspicio del Instituto Interamericano Investigación en Cambio Climático Global (IAI) y el apoyo adicional del CDCHT de la Universidad de los Andes. Agradecemos a W. Dugarte, N. Márquez, S. Ruíz, J. Puentes y J.E. Torres por su apoyo en el trabajo de campo, a N. Márquez y L.E. Gámez por su asistencia en la identificación del material botánico, y a todo el equipo del proyecto LEAF en el ICAE-Universidad de los Andes, bajo la Coordinación del Dr. Guillermo Sarmiento, por los aportes conceptuales realizados durante las diferentes etapas del trabajo. Finalmente agradecemos el apoyo recibido del Instituto Nacional de Parques, el Sistema Teleférico de Mérida y el Herbario MER Carlos Liscano de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la ULA.

Referencias

- Andressen R, Ponte R.** 1973. *Estudio integral de las cuencas de los ríos Chama y Capazón: Climatología e Hidrología*. Mérida: Universidad de Los Andes.
- Azócar A, Monasterio M.** 1980. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el páramo de Mucubají. En: Monasterio M, editor. *Estudios ecológicos en los Páramos Andinos*. Mérida: Editorial de la Universidad de los Andes, pp 225-262.
- Bader M, Rietkerk M, Bregt A.** 2007a. Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39:353-364.
- Bader M, van Geloof I, Rietkerk M.** 2007b. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology* 191:33-45.
- Bakker J, Moscol-Olivera MC, Hooghiemstra H.** 2008. Holocene environmental change at the upper forest line in northern Ecuador. *The Holocene* 18:877-893.
- Cáceres Y, Rada F.** En prensa. ¿Cómo responde la especie leñosa *Vaccinium meridionale* a la temperatura en su límite altitudinal de distribución en los Andes Tropicales? *Ecotrópicos* (Número especial): Ecología del ecotono bosque-páramo en la Cordillera de Mérida.
- Coblentz D, Keating PL.** 2008. Topographic controls on the distribution of tree islands in the high Andes of south-western Ecuador. *Journal of Biogeography* 35:2026-2038.
- Dulhoste R.** 2010. Respuestas ecofisiológica de plantas del límite arbóreo (Selva nublada-paramo) al estrés térmico, hídrico, y lumínico en los Andes venezolanos. Tesis Doctoral. Mérida, Venezuela: Postgrado en Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas Universidad de los Andes.
- Germino MA, Smith W.** 1999. Sky exposure, crown architecture and low temperature photoinhibition in conifer seedlings at the alpine treeline. *Plant Cell and Environment* 22:407-415.
- Germino MA, Smith W.** 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpine treeline ecotone. *Plant Ecology* 162:157-168.
- Grace J, Berninge F, Nagy L.** 2002. Impacts of Climate Change on the Tree Line. *Annals of Botany* 90:537-544.
- Graf K.** 1996. Algunos apuntes sobre el paleoclima en Los Andes venezolanos hace 13.000 años. *Plantula* 1:95-106.
- Hoch G, Körner Ch.** 2005. Growth, demography and carbon relationships of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Functional Ecology* 19:941-951.
- Hooghiemstra H.** 1989. Quaternary and Upper Pliocene glaciations and forest development in the tropical Andes: evidence from a long high-resolution pollen record from the sedimentary basin of Bogotá, Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 72:11-26.
- Jansen B, Haussmann NS, Tonneijck FH, De Voogt WP, Verstraten JM.** 2008. Characteristic straight-chain lipid ratios as a quick method to assess past forest - paramo transitions in the Ecuadorian Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 262:129-139.
- Keating P.** 1999. Changes in paramo vegetation along an elevation gradient in southern Ecuador. *Journal of the Torrey Botanical Society* 129:159-175.

- Körner Ch.** 2003. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlin: Springer.
- Körner Ch, Paulsen J.** 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography* 31:713-732.
- Moscol-Olivera MC, Cleef AM.** 2009a. A phytosociological study of the paramo along two altitudinal transects in El Carchi province, northern Ecuador. *Phytocoenologia* 39:79-107.
- Moscol-Olivera MC, Cleef AM.** 2009b. Vegetation composition and altitudinal distribution of Andean rain forests in El Angel and Guandera reserves, northern Ecuador. *Phytocoenologia* 39:175-204.
- Puentes J.** 2010. Patrones y mecanismos de establecimiento de dos especies leñosas en la transición entre el bosque paramero y el páramo en los Andes tropicales. Tesis de Maestría. Mérida, Venezuela: Postgrado en Ecología Tropical, Universidad de los Andes.
- Ramírez L, Llambí LD, Schwarzkopf T, Gámez LE, Márquez NJ.** 2009. Vegetation structure along the forest-paramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: implications for understanding treeline dynamics. *Ecotropicos* 22(2):83-98.
- Rodríguez E, Schwarzkopf T, Gámez LE, Dugarte W y Dulhoste R.** 2011. Canopy structure and woody species composition at the upper treeline in the Venezuelan Andes. *Ecotropicos* 24(1):XXX.
- Santaella W.** 2007. Cambio del paisaje en la línea transicional Páramo-Selva Nublada, Sector La Aguada de la vertiente Norte de la Sierra Nevada de Mérida. Tesis de Pregrado. Lara, Venezuela: Universidad de Yacambú.
- Sevink J, Tonneijck FH, Jansen B, Hooghiemstra H.** 2013. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, Editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*, CONDESAN.
- ter Braak CF, Smilauer P.** 1999. CANOCO for Windows 4.02. Wageningen: Center for Biometry, CPRO-DLO.
- Urrutia R, Vuille M.** 2009. Climate change projections for the tropical Andes using a regional climate model: Temperature and precipitation simulations for the end of the 21st century. *Journal of geophysical research* 114. Do2108, doi:10.1029/2008JD011021.
- Wille M, Hooghiemstra R, Hofstede R, Fehse J, Sevink J.** 2002. Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. *Journal of Tropical Ecology* 18:409-440.
- Yáñez P.** 1998. Caracterización florística en un sector de cambio páramo-selva nublada en el parque nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 42(1):51-62.
- Young K, León B.** 2006. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362:263-272.