

**DINAMICA SUCESIONAL DEL COMPONENTE ARBOREO EN
LA ZONA DE TRANSICION BOSQUE - PARAMO EN
LOS ANDES TROPICALES**

**SUCCESSIONAL DYNAMICS OF THE TREE COMPONENT IN
THE FOREST -PARAMO TRANSITION BELT IN THE TROPICAL ANDES**

Wilmer González A.¹, Luis D. Llambi^{1*}, Julia K. Smith² y Luis E. Gámez³

¹Postgrado de Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas – ICAE – Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

²ICAE, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

*³Herbario “Carlos Lizcano” –MER–, Facultad de Ciencias Ambientales y Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. * Autor corresponsal.*

E-mail: wgonzaleza@gmail.com, llambi@ula.ve, julia@ula.ve, lgamez@ula.ve

RESUMEN

En este trabajo comparamos la densidad y composición de especies de árboles en parcelas agrícolas en sucesión y áreas no cultivadas control a lo largo la zona de transición entre el bosque páramero y el páramo (límite altitudinal de los árboles) en la Sierra Nevada de Mérida. Luego de más de 40 años de sucesión espontánea, la densidad total de leñosas presentó valores similares entre las áreas perturbadas y las áreas control en los páramos. Por el contrario, en los bosques, las parcelas en sucesión presentaron una densidad y riqueza de especies leñosas menor y un cambio marcado en la estructura de abundancias respecto a las áreas control: se observó una clara disminución en la importancia de la especie dominante del bosque, *Myrsianthes myrsinoides*, y un aumento en densidad de los árboles más abundantes en los páramos no cultivados (ej. *Hesperomeles ferruginea*, *Myrsine dependens*). Por lo tanto, la eliminación de la cobertura del dosel generada por el disturbio agrícola parece promover un descenso altitudinal de leñosas de los páramos cercanos al límite forestal dentro de la matriz del bosque. La baja capacidad de colonización de áreas perturbadas de muchas de las especies del bosque paramero sugiere una baja resiliencia de este ecosistema. Proponemos que el estudio de los factores que actúan como barreras para el establecimiento de los árboles del bosque en ambientes abiertos es clave para predecir la respuesta del límite forestal tropical al cambio climático y para el diseño de estrategias de restauración asistida.

Palabras clave: bosque paramero, colonización de árboles, disturbio agrícola, gradiente altitudinal, límite forestal, pastoreo

ABSTRACT

In this paper we compare tree density and species composition in successional old-fields and non-cultivated areas (controls) along the forest – páramo transition zone (treeline) in the Sierra Nevada de Mérida. After more than 40 years of spontaneous succession, similar total tree density values were observed between disturbed and control areas in the paramos. However, in the forests, successional plots showed lower tree densities and species richness and clear changes in vegetation structure and composition when compared with control areas: there was a decrease in the importance of the dominant forest species, *Myrsianthes myrsinoides*, and an increase in abundance of the most abundant trees of the non-cultivated páramos (ej. *Hesperomeles ferruginea*, *Myrsine dependens*). Hence, the removal of canopy cover generated by agricultural disturbance seems to promote an altitudinal descent of low páramo trees into the forest matrix. The limited ability of many forest species to colonize disturbed areas indicates a low resilience of this ecosystem. We suggest that the study of the barriers for establishment of forest trees in open environments is critical for predicting the response of the tropical treeline to climate change and for the design of restoration strategies.

Key words: agricultural disturbance, altitudinal gradient, cattle grazing, tree colonization, paramo forests, treeline

INTRODUCCIÓN

El límite altitudinal de los árboles se define como la zona de transición entre el límite del bosque continuo y el de crecimiento de árboles aislados dentro de la matriz de vegetación abierta alpina (Holtmeier 2003). En los Andes tropicales húmedos, este límite corresponde a la transición entre los bosques parameros (dominados por árboles pequeños y ubicados por encima de la selva nublada) y el páramo (generalmente dominado por gramíneas y hierbas, arbustos esclerófilos y rosetas caulescentes). Ambos tipos de vegetación se interdigitan de manera más o menos abrupta dependiendo de la región y la historia de uso (Wille *et al.* 2002; Bader *et al.* 2007a; Ramírez *et al.* 2009).

El análisis de los factores que determinan la posición altitudinal y dinámica del límite forestal montano ha recibido considerable atención en la literatura ecológica, aunque la mayoría de los estudios se han concentrado en zonas templadas. Con base en la evidencia disponible, Körner (1998) propone que su posición altitudinal a nivel global está relacionada con limitaciones térmicas para el establecimiento de los árboles, moduladas por una serie de otros procesos abióticos y bióticos (ej., radiación incidente, disponibilidad de agua, competencia-facilitación, herbivoría).

Las marcadas variaciones en la posición altitudinal del límite forestal durante los ciclos glaciares-interglaciares del Pleistoceno y la evidencia de que los gradientes altitudinales climáticos son claves en regular su posición, han llevado a considerarlo como un escenario clave para estudiar el impacto del cambio climático global (Grace *et al.* 2002). Sin embargo, el límite forestal montano, tanto en latitudes templadas como tropicales, ha sido en muchos casos objeto de procesos in situ de intervención antrópica (ganadería, agricultura, forestación) así como de cambios en los regímenes de uso de la tierra. Así, el reto para una interpretación adecuada de las causas de los cambios espacio-temporales en la estructura y posición altitudinal del límite consiste en analizar: a) los patrones históricos de uso de la tierra; b) los efectos del régimen de disturbios sobre los procesos ecológicos que influyen la dinámica de la vegetación; y c) la forma en que estos interactúan con los efectos del cambio climático (Oksanen *et al.* 1995; Hofgaard 1999; Körner y Paulsen 2004; Gehrig-Fasel *et al.* 2007).

Por ejemplo, varios estudios en Europa reportan

un ascenso altitudinal del límite forestal. Este desplazamiento vertical del bosque pudiera ser interpretado como una consecuencia del calentamiento global. Sin embargo, el proceso ha estado asociado a una marcada disminución de la presión de pastoreo debida al abandono de la actividad ganadera (French *et al.* 1997; Camarero y Gutierrez 1999). La recolonización de leñosas en áreas agrícolas abandonadas también ha sido propuesta como un proceso asociado al avance del límite del bosque en los Alpes (Piussi 2005; Gellrich *et al.* 2007).

En los Andes tropicales, las zonas de transición entre el bosque y el páramo han estado sometidas a una importante presión de uso asociada principalmente a actividades agrícolas, ganaderas, de extracción de madera y de conversión a plantaciones forestales exóticas (Hofstede *et al.* 1998; Velasco-Linares y Vargas 2008). Estos cambios en la cobertura vegetal pueden generar alteraciones importantes en la dinámica de la vegetación y posición altitudinal del límite. Estudios en Colombia muestran que la apertura de claros en la zona superior del bosque (producto de la extracción de leña, el cultivo o la creación y mantenimiento de potreros) inducen condiciones desfavorables para la recolonización de los árboles, promoviendo el establecimiento de algunas especies características de los páramos (Kok *et al.* 1995; van der Hammen 1997; Hernández-Camacho 1997; Velasco-Linares y Vargas 2008). En Ecuador, existe evidencia de que el pastoreo extensivo y las quemadas recurrentes en los páramos bajos son una barrera para el establecimiento de las leñosas, generando límites bosque-páramo abruptos, ubicados por debajo de su altitud potencial y posiblemente más estables (Wille *et al.* 2002; Bader *et al.* 2007a).

En el caso de los Andes de Venezuela, los estudios disponibles sobre la zona de transición bosque-páramo han enfatizado aspectos como los cambios en la composición y estructura de la vegetación en el gradiente altitudinal (Tirado 1997; Yáñez 1998; Ramírez *et al.* 2009; Arzac *et al.* este volumen; Rodríguez *et al.* este volumen), las estrategias adaptativas y el nicho local de establecimiento de especies leñosas (ej. Cáceres 2008; Dulhoste 2010; Puentes 2010). Ninguno de estos estudios ha analizado explícitamente el efecto de la intervención antrópica sobre la dinámica del límite del bosque.

En la Cordillera de Mérida se han identificado varias localidades que actualmente están relativamente aisladas de los principales ejes

viales y centros poblados, pero que constituyeron pequeños asentamientos para unas pocas familias campesinas dedicadas a la producción tradicional de papas y la ganadería extensiva hasta mediados del siglo XX. El cultivo de pequeñas parcelas y su posterior abandono ocurrió en muchos casos en diferentes posiciones altitudinales a lo largo de la zona de transición bosque-páramo. Por lo tanto, el objetivo del presente estudio es realizar un análisis comparativo de la densidad y composición de especies de árboles en áreas sin evidencia de intervención agrícola (control) vs. áreas perturbadas con procesos de sucesión secundaria de largo plazo, en diferentes posiciones a lo largo del límite forestal (entre los 3000 y los 3500 m). Para esto, seleccionamos una zona de agricultura tradicional en la vertiente sureste del Parque Nacional Sierra Nevada en que las parcelas agrícolas fueron abandonadas en la década de 1960.

La tumba de la vegetación para el cultivo y el posterior abandono de las parcelas hace más de 40 años, ofrece la oportunidad de analizar el efecto de la remoción de la cobertura vegetal sobre la dinámica de la vegetación en el límite forestal montano. En este sentido, algunos estudios en zonas templadas sugieren que la vegetación ya establecida pudiera tener un efecto competitivo neto sobre la colonización de árboles en el límite forestal, retardando el avance de las leñosas inducido por el cambio climático (ej. Wardle y Coleman 1992; Dullinger *et al.* 2003). Si esta hipótesis es aplicable en nuestro contexto, esperaríamos encontrar una mayor densidad de árboles en las áreas perturbadas que en nuestras áreas control.

Sin embargo, los resultados de otros estudios en zonas templadas y tropicales sugieren que la cobertura vegetal en el límite forestal tiene más bien un efecto neto de facilitación (ej. Germino y Smith 2002; Bader *et al.* 2007b), ya que muchas de las especies de árboles de los bosques dependen para su establecimiento de las condiciones inducidas por esta cobertura (ej. sombreado inducido por el dosel). Si esta hipótesis alternativa es válida en nuestro caso, esperaríamos encontrar una disminución en la abundancia de árboles en las áreas perturbadas respecto a las zonas control, ya que el disturbio induce una disminución drástica en la cobertura vegetal. Así mismo, en las zonas intervenidas en los bosques esperaríamos encontrar un aumento en la importancia relativa de especies leñosas que ocurren naturalmente en los páramos y que por lo tanto están mejor

adaptadas a las condiciones de mayor exposición características de estos ambientes más abiertos.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó en el sector La Arenosa del Municipio Rangel en la Sierra Nevada de Mérida, en la vertiente sudeste que enfrenta a los Llanos occidentales del Orinoco (estado Mérida, Venezuela) (Figura 1). El acceso a esta zona se realiza a través de un sendero, partiendo de la comunidad de Gavidia, a 7 horas de camino. La zona presenta un régimen de precipitaciones unimodal (Sarmiento 1986). Aunque no existe una estación climática en la localidad, su posición relativa respecto a la estación climática más cercana, en Gavidia, con 1350 mm de precipitación, permite presumir que los montos anuales de lluvia deben superar este valor (Gavidia está ubicada a 3450 m, en la vertiente interandina, que tiende a ser más seca). La zona de estudio comprende un gradiente altitudinal entre los 3000 y 3500 m, que coincide con la zona de transición bosque-páramo. El páramo está dominado por arbustos esclerófilos, rosetas caulescentes, y gramíneas en macolla. Dispersos en la matriz de los páramos se observan árboles de hasta 3 m de altura. En el bosque paramero dominan árboles de hasta 12 m de altura en el estrato emergente. Se observa un denso estrato subarbóreo con árboles entre 3 y 7 m con ramas entrelazadas, un estrato arbustivo y un estrato rasante dominado por hierbas y briófitos. Entre ambos ecosistemas se observa una zona ecotonal relativamente amplia que se desarrolla entre los 3100 y los 3350 m aproximadamente. En ella ocurre una transición gradual entre elementos florísticos del bosque y el páramo, disminuyendo progresivamente la densidad y altura de los árboles con la altitud. Para los fines de este estudio denominamos a esta zona transicional "límite forestal".

Hasta mediados de la década de 1960 en el área se desarrollaron actividades agrícolas para autoconsumo y una mínima comercialización de los productos (principalmente papa y cebollín). Luego, la zona fue abandonada, por lo que en las parcelas que habían sido cultivadas, se inició un proceso de sucesión secundaria que continúa hasta hoy. Es importante resaltar que aunque se abandonó totalmente la actividad agrícola y la zona no se encuentra habitada desde entonces, los propietarios continúan utilizando el sector

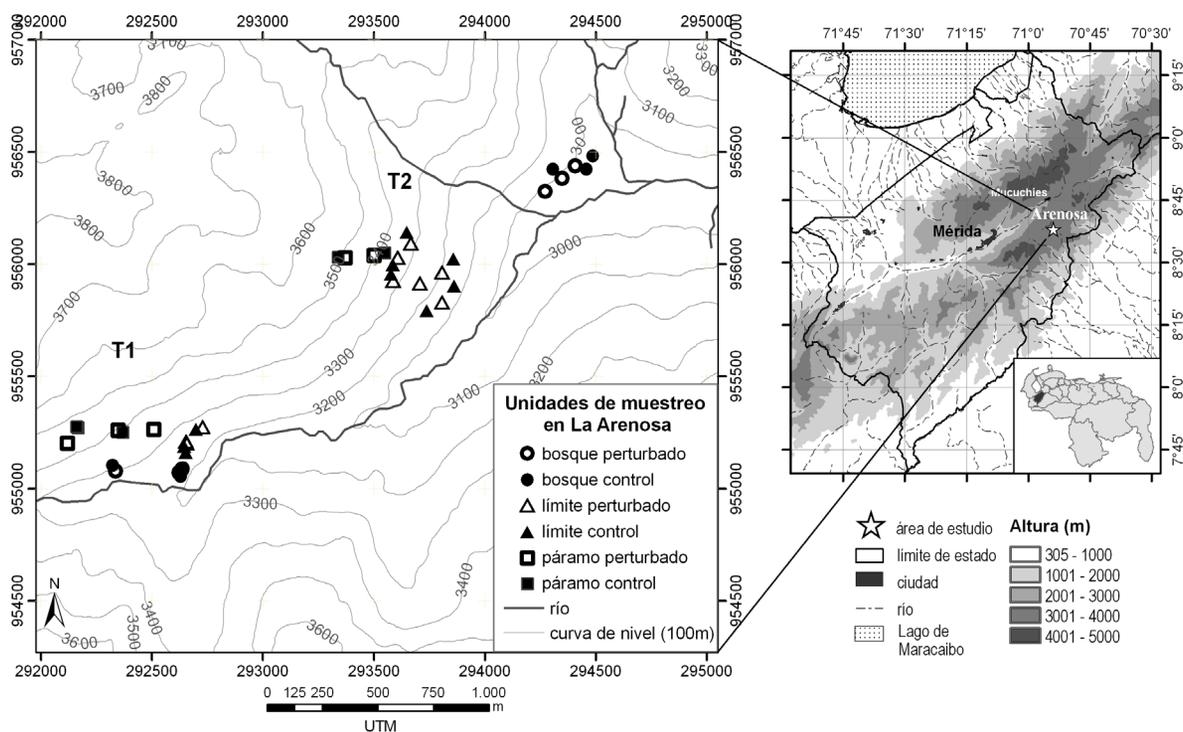


Figura 1. Ubicación relativa del Sector La Arenosa en la Sierra Nevada de Mérida (A). Ubicación de las dos transectas de estudio (T1 y T2) y de las unidades de muestreo en el área de estudio en el Sector La Arenosa (B).

para el pastoreo extensivo de ganado vacuno. En general, las parcelas agrícolas son pequeñas (en casos excepcionales pueden llegar a un máximo de media hectárea) y están rodeadas de áreas de vegetación natural como matriz.

Selección de las unidades de muestreo

Para la selección de las unidades de muestreo, partimos de un análisis multitemporal de uso del suelo (Smith, datos no publicados), basado en ortofotomapas creados a partir de fotografías aéreas de 1952 y 1999. En el ortofotomapa de 1952 identificamos a lo largo del gradiente altitudinal parcelas agrícolas y áreas circundantes, no cultivadas, que fueron consideradas en este estudio como unidades control. Posteriormente las unidades control fueron ubicadas en el ortofotomapa de 1999 con el fin de verificar que permanecieran sin cultivar (ver ejemplo en la Figura 2). De todos modos, entrevistas con los antiguos pobladores del área confirman que no se ha vuelto a desarrollar actividad agrícola en la zona hasta el presente. Con base en la distribución de las parcelas agrícolas abandonadas, establecimos dos transectos desde el bosque paramero hasta el

páramo, ambos en posición topográfica de ladera, con pendientes superiores al 20% y exposición sureste. La zona más baja de ambas transectas está ubicada en las cercanías de la quebrada La Arenosa. En el primer transecto el gradiente comienza con bosques a 3200 m y termina con páramos ubicados a 3500 m. El segundo transecto se encuentra aguas abajo del primero, con bosques a 3000 msnm y el páramo a 3500 msnm (Figura 1).

Las unidades de muestreo se ubicaron aleatoriamente dentro de las parcelas en sucesión (áreas perturbadas) y en las unidades no cultivadas (áreas control) y consistieron en rectángulos de 30 m² (15x2 m) orientados de forma paralela a la pendiente. En cada una de ellas se registró la altitud, exposición y coordenadas geográficas (utilizando un GPS).

En total se seleccionaron 40 unidades de muestreo distribuidas así: 18 unidades en el primer transecto, que correspondieron a tres unidades perturbadas y tres unidades control en el bosque, en el límite forestal y en el páramo respectivamente; en el segundo transecto se seleccionaron 22 unidades distribuidas así: tres perturbadas y tres control en el bosque y en el

DINÁMICA SUCESIONAL EN EL LÍMITE BOSQUE-PÁRAMO

Tabla 1. Análisis de varianza de dos vías de la densidad de adultos y juveniles en función de la respuesta a la altitud (bosque, límite forestal, páramo) y el uso (áreas no cultivadas vs. áreas en sucesión). Se presentan los valores de probabilidad en cada caso. * Valor estadísticamente significativo ($\alpha < 0,1$), ** Valor altamente significativo ($\alpha < 0,05$). NS: no significativo.

Variable	Transecta	Altitud	Uso	Interacción Altitud - Uso
Densidad de adultos	1	0,005 **	0,013**	NS
	2	<0,001**	NS	NS
Densidad de juveniles	1	0,004**	0,016**	NS
	2	0,097*	NS	NS

límite forestal y cinco cultivadas y cinco control en el páramo (Figura 1).

Estimación de la abundancia de árboles

Los muestreos se realizaron en el año 2008, en cuatro salidas de campo en los meses de mayo, junio, julio (época húmeda) y noviembre (transición época húmeda-seca). En cada unidad de muestreo se determinó la densidad (número de individuos/m²) de árboles adultos y juveniles para cada especie presente. Cada individuo muestreado fue identificado hasta el nivel de especies y las muestras botánicas depositadas en el Herbario “Carlos Liscano” –MER- de la Universidad de Los Andes (Venezuela). La lista completa de las especies identificadas en el estudio se presenta en el Anexo 1 (incluyendo el nombre abreviado de cada una).

Para el muestreo de los adultos se utilizó la unidad de muestreo de 30 m² y se consideraron todos

los árboles mayores a 1,5 m de altura. Para los juveniles definimos un área de muestreo 10 m², tomando los primeros 5x2 m de cada unidad de muestreo y se registraron los individuos con una altura inferior a 15 cm. Se calculó la densidad total de árboles adultos y la densidad total de juveniles en cada unidad de muestreo, a partir de la suma de las densidades de cada una de las especies correspondientes a cada categoría de tamaño. Los individuos ubicados en la clase de tamaño intermedia (15 cm – 150 cm), no fueron considerados en el estudio.

Presión de pastoreo

Para estimar de forma indirecta la presión histórica de pastoreo en los últimos años en cada unidad de muestreo (30 m²), contamos el número de caminos generados por el paso del ganado (Walker y Heitschmidt 1996); este es un indicador fácilmente cuantificable y que ha demostrado ser

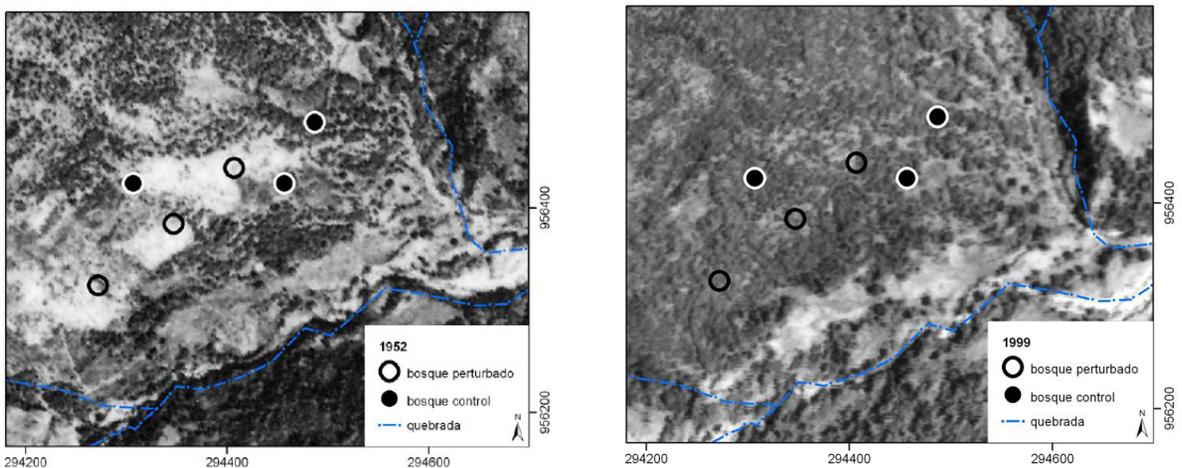


Figura 2. Detalle de la ubicación sobre fotos aéreas de las unidades de muestreo del bosque paramero en la transecta 2 como un ejemplo. Se observa la densificación de la cobertura en las parcelas perturbadas entre 1952 y 1999. En la zona baja, cercana a la quebrada se observan áreas de céspedes pastoreados que no muestran cambios.

útil para inferir la presión histórica de pastoreo en otros estudios en zonas intervenidas en los páramos (Sarmiento y Smith 2011). Sin embargo, pudiera ser menos preciso que la determinación de la superficie relativa cubierta por estos caminos dentro de cada parcela.

Análisis de los datos

Para evaluar el cambio en la densidad total de los árboles juveniles y adultos en función de la altitud, se utilizaron modelos de regresión lineal simple, analizando por separado los datos de las parcelas perturbadas y de las áreas control en cada una de las dos transectas. Para evaluar simultáneamente el efecto de la altitud y el uso sobre la densidad total de leñosas se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías. Se analizaron separadamente los datos de juveniles y adultos de las dos transectas de muestreo.

Por otro lado, se analizaron, a partir de diagramas de rango de abundancia, los patrones de cambio en la estructura de la comunidad de árboles en las unidades perturbadas vs. las unidades control para cada situación (bosques, límite forestal, páramo). Se analizó separadamente los datos de juveniles y adultos en las dos transectas de muestreo. En cada caso, se calculó primero el promedio de la densidad de cada especie en las unidades réplica. Luego, se calculó la abundancia relativa de cada especie en cada situación de estudio ($(\text{densidad promedio de la especie} / \text{densidad total}) * 100$). Finalmente se ordenaron las especies en orden descendente de abundancia relativa en las unidades control y se graficó el logaritmo de la abundancia relativa de cada especie. En cada caso, junto a la abundancia relativa en las unidades control, se presenta el dato para las parcelas perturbadas, de manera de facilitar la comparación.

Finalmente, para analizar de manera integrada los patrones de cambio en la densidad de árboles en las diferentes posiciones altitudinales y situaciones de uso, realizamos análisis multivariados de ordenación (Análisis de Correspondencia Linealizado, ACL). Los análisis partieron de las matrices de densidad de las especies en las unidades de muestreo. Se analizaron independientemente las matrices con la densidad de adultos y juveniles. Así mismo, el análisis se realizó tanto para el total de las unidades muestrales en ambas transectas, como para los datos de cada transecta por separado. Las especies con abundancias muy bajas, estando presentes en una sola parcela réplica

fueron excluidas del análisis. Se utilizó el software CANOCO 4.2 (ter Braak y Smilauer 1999). Para facilitar la interpretación de los dos primeros ejes de ordenación (partiendo de la matriz integrada de las abundancias de las especies en ambas transectas) se calculó la correlación de Spearman (no paramétrica) entre las coordenadas sobre estos ejes de las unidades de muestreo, con la altitud y la densidad de caminos de ganado presentes.

RESULTADOS

Patrones de cambio en la densidad total de árboles

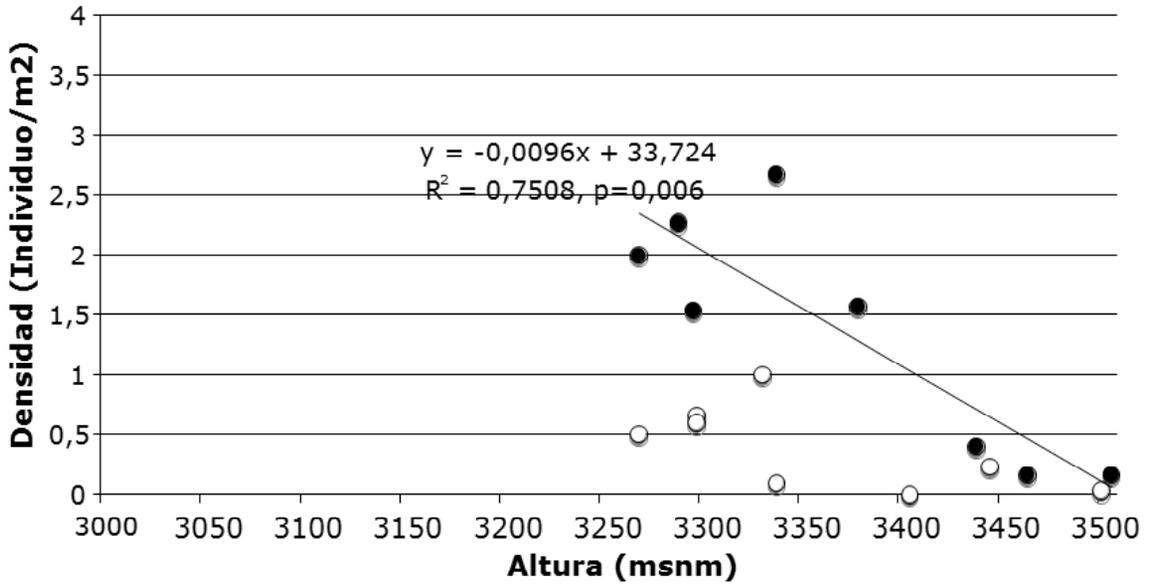
En las zonas control (no cultivadas), la densidad total de los árboles adultos mostró una tendencia a disminuir linealmente a lo largo del gradiente altitudinal en ambos transectos. Por el contrario, en las parcelas perturbadas en ambos transectos, la densidad de los adultos no mostró diferencias significativas en función de la altitud (Figura 3). En el caso de los juveniles, solo se observó una tendencia clara de disminución de la densidad con la altitud en las zonas control del transecto 1, presentandose gran variabilidad entre réplicas en los otros casos (Figura 4).

Al analizar conjuntamente el efecto de la altitud y el uso (ANDEVA de dos vías), observamos que ambos factores tienen un efecto significativo sobre la densidad de adultos y juveniles en la transecta 1, siendo no significativo el término de interacción entre ambos factores. Esto confirma que la densidad de árboles muestra una tendencia a disminuir con la altitud y que las densidades tanto de juveniles como de adultos tienden a ser menores en las parcelas perturbadas que en las unidades control. Sin embargo, en la transecta 2 solo se observó un efecto significativo de la altitud sobre la densidad de adultos. En esta transecta el factor uso (áreas en sucesión vs. no cultivadas) no generó diferencias significativas ni en la densidad de juveniles ni de adultos (Tabla 1).

Patrones de cambio en la abundancia relativa de las especies

En la transecta 1, en los páramos control se observaron tres especies de árboles: *Myrsine dependens*, *Hesperomeles ferruginea* y *Hesperomeles obtusifolia*. Sin embargo, en las áreas perturbadas solo estaban presentes adultos de *H. ferruginea* (Figura 5a y b). En el límite se observa una mayor riqueza de especies leñosas

A. Adultos - Transecta 1



B. Adultos - Transecta 2

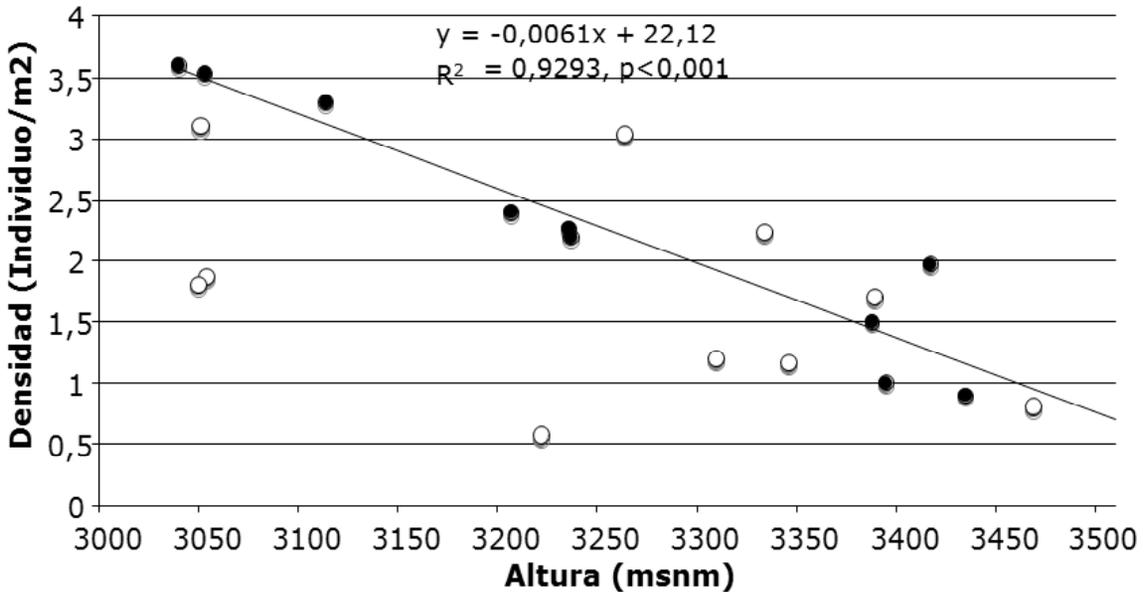
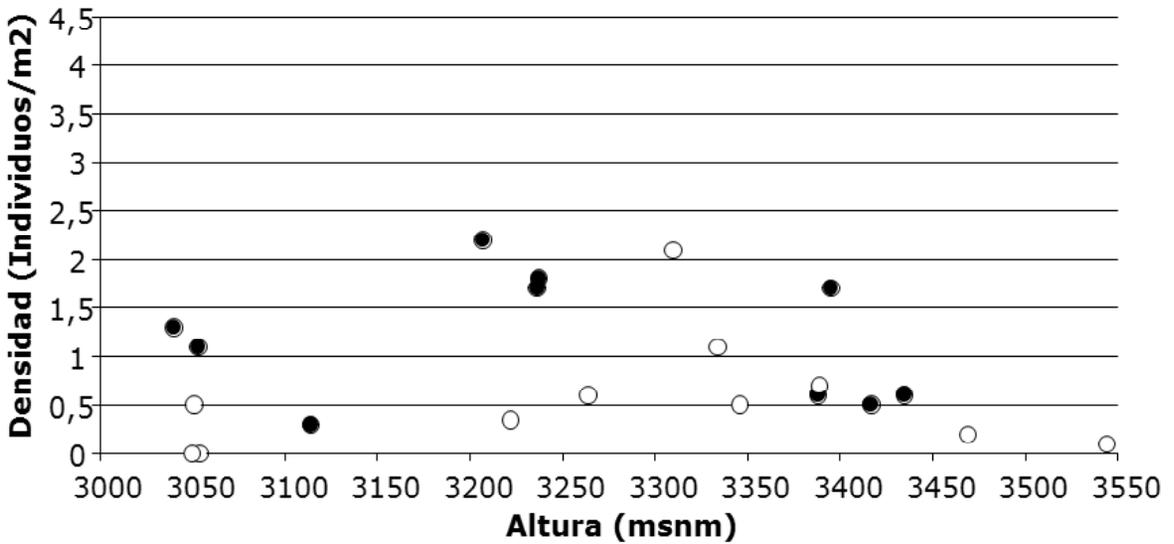


Figura 3. Densidad total de plantas leñosas adultas en la zona de estudio en función de la altitud. A. Unidades no cultivadas y en sucesión de la transecta No.1; B. Unidades no cultivadas y en sucesión de la Transecta No. 2. (●) Unidades no cultivadas, (O) Unidades en sucesión. Se presentan las ecuaciones de regresión lineal entre la densidad de leñosas y la altitud para los casos en que estas son estadísticamente significativas ($\alpha=0.05$).

A. Juveniles - Transecta 1



B. Juveniles - Transecta 2

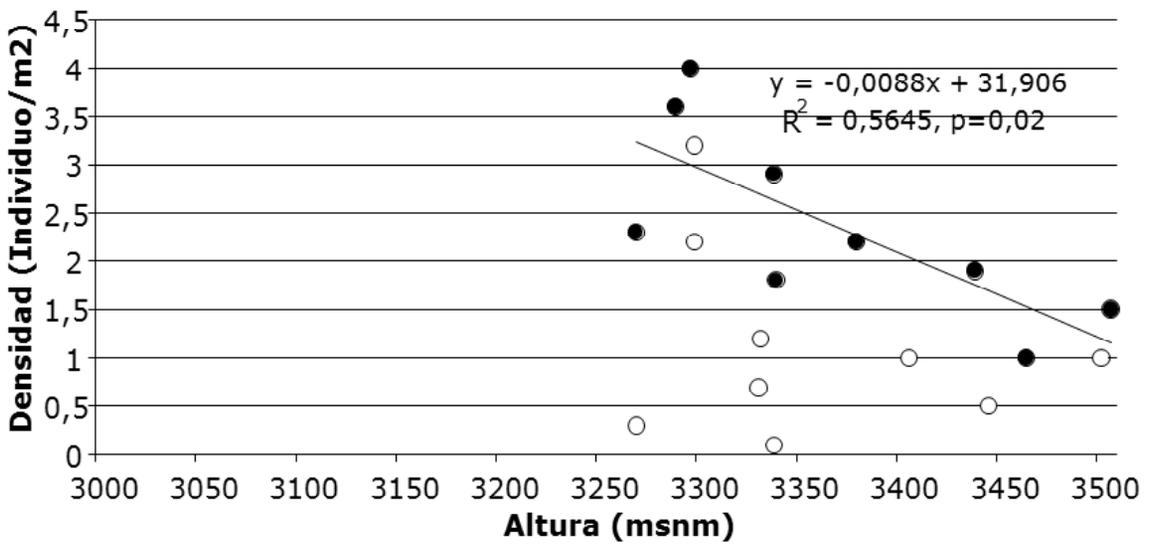


Figura 4. Densidad total de plantas leñosas juveniles en la zona de estudio en función de la altitud. A. Unidades no cultivadas y en sucesión de la transecta No.1; B. Unidades no cultivadas y en sucesión de la Transecta No. 2. (●) Unidades no cultivadas, (O) Unidades en sucesión. Se presentan las ecuaciones de regresión lineal entre la densidad de leñosas y la altitud para los casos en que estas son estadísticamente significativas ($\alpha=0.05$).

DINÁMICA SUCESIONAL EN EL LÍMITE BOSQUE-PÁRAMO

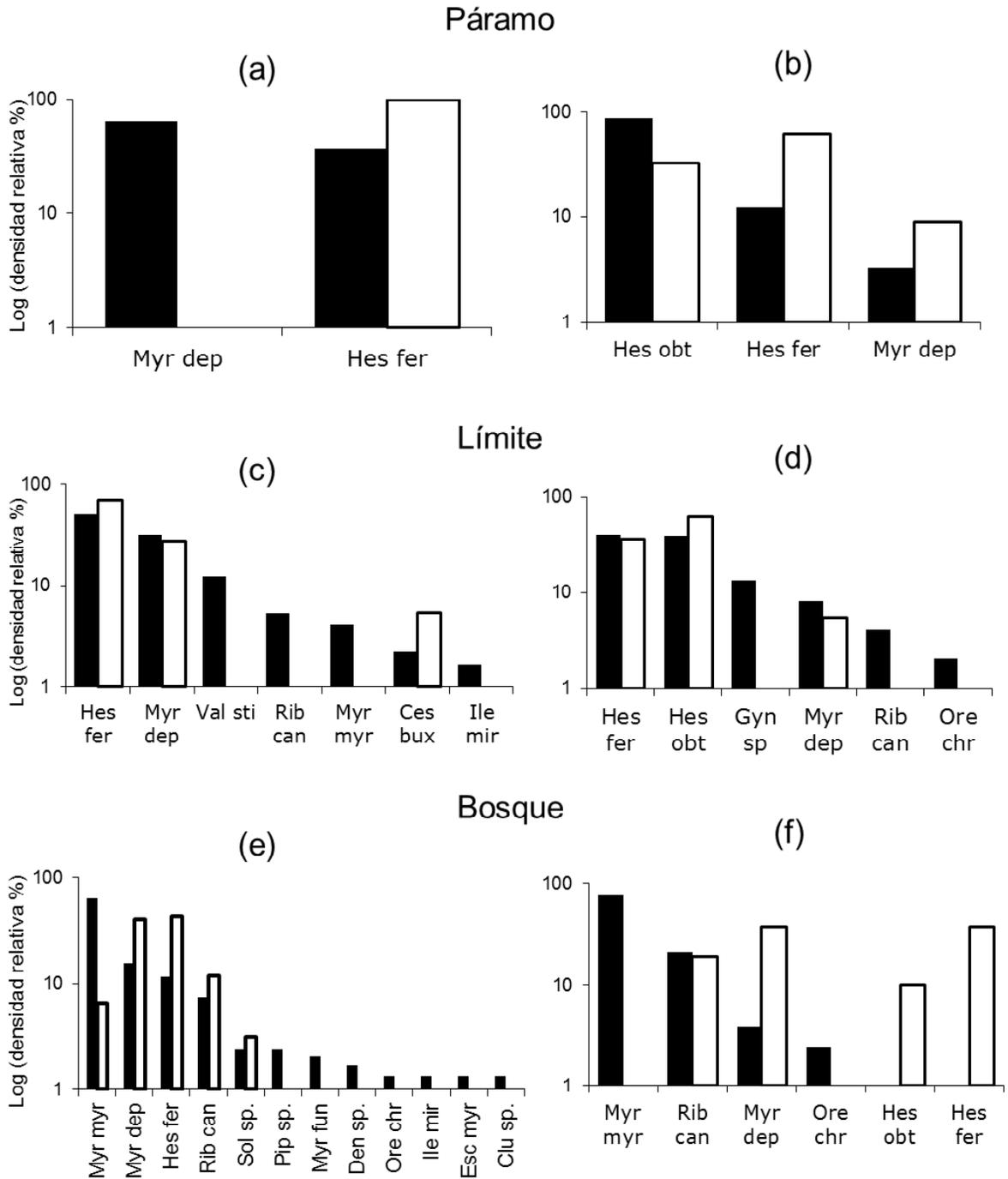


Figura 5. Diagramas de rango de abundancia de las especies de leñosas a lo largo de la transecta 1. Se presenta el logaritmo de la densidad relativa promedio de cada especie en cada situación (páramo, límite, bosque). Las especies están ordenadas de forma decreciente en función de su dominancia en las áreas control no cultivadas (negro), presentando a su lado la abundancia correspondiente en las áreas cultivadas en sucesión (blanco). En el lado izquierdo de la figura se presentan los datos para los adultos (a,c,e) y en el lado derecha los datos para los juveniles (b,d,f).

en las unidades control. Las especies dominantes continúan siendo, *H. ferruginea* y *M. dependens* para los adultos y *H. ferruginea* y *H. obtusifolia* para los juveniles (con abundancias similares en las unidades control y las perturbadas). Sin embargo, otras especies que aparecen en las unidades control del límite no se encontraron en las perturbadas (Figura 5c y d). En el caso de los bosques control, la riqueza de leñosas adultas fue mayor que en el límite (12 especies), pero se registró una riqueza menor de juveniles (4 especies). *M. myrsinoides* reemplazó a *H. ferruginea* y *M. dependens* como especie dominante en las unidades control. *M. myrsinoides* disminuyó marcadamente su abundancia en las áreas perturbadas y no presentó colonización de juveniles en estas. Muchas de las especies exclusivas de los bosques (ej. *Myrica funkii*, *Escallonia mytilloides*) estuvieron ausentes en las parcelas perturbadas. Así mismo, llama la atención la alta abundancia de adultos y juveniles de las especies dominantes del páramo y el límite (*H. ferruginea* y *M. dependens*) en las parcelas perturbadas del bosque.

En las áreas control de la transecta 2 se observó una mayor riqueza de especies leñosas adultas que en la transecta 1 en todas las situaciones fisionómicas: páramo (7 especies), límite (13 especies) y bosque (15 especies). Se observó la misma tendencia de la transecta 1 de aumento de la riqueza de especies leñosas al descender en el gradiente altitudinal (Figura 6). Al igual que en los páramos control de la transecta 1, las especies dominantes de adultos fueron *H. ferruginea* y *M. dependens*. Sin embargo, en los páramos de la transecta 2 también estuvieron presentes varias especies encontradas en el límite de la transecta 1 (ej. *V. stipularis*, *R. canescens*). La estructura de abundancias de los adultos en el páramo mostró muy pocos cambios entre las unidades control y las perturbadas (Figura 6a). Sin embargo, en el caso de los juveniles, dos especies abundantes en las unidades control estuvieron ausentes en las parcelas perturbadas: *R. canescens* y *Oreopanax chrysoleucus*. Así mismo, llama la atención el que *M. myrsinoides* (la especie dominante en los bosques de ambos transectos) estaba presente en las parcelas perturbadas, más no en las áreas control (Figura 6b).

Tanto en los límites como en los bosques control de la transecta 2, la especie dominante fue *M. myrsinoides*. Los límites y bosques en la transecta 2 presentaron también varias especies

subdominantes y raras en común (ej. *V. stipularis*, *R. canescens*). La intervención agrícola generó un cambio muy marcado en la estructura de abundancias de leñosas adultas en el límite y en el bosque. *M. myrsinoides* disminuyó su abundancia relativa en las parcelas perturbadas mientras que las especies más abundantes en el páramo no cultivado (*H. ferruginea*, *M. dependens* y *C. buxifolium*) aumentaron su importancia relativa en las áreas perturbadas. Finalmente, muchas de las otras especies presentes en las áreas no cultivadas, disminuyeron marcadamente su abundancia y en muchos casos no estuvieron presentes en las áreas en sucesión (Figuras 6c y e). En el caso de los juveniles, la intervención promovió la colonización en las áreas en sucesión de *H. obtusifolia*, *H. ferruginea* y *M. dependens* en el límite, pero en el bosque promovió marcadamente el establecimiento de otra especie, *Lepechinea bullata* (Figuras 6d y f).

Análisis multivariados

El Análisis de Correspondencia Linerizado (ACL) de la estructura de abundancias de los árboles adultos en la transecta 1 separara claramente a lo largo del 1er eje de ordenación las parcelas de bosque control (extremo derecho del diagrama) del resto de las unidades de muestreo (extremo izquierdo del plano de ordenación, Figura 7). Llama la atención que las parcelas perturbadas del bosque se separan de las parcelas control, desplazándose hacia el extremo izquierdo del diagrama, donde se encuentran las unidades del límite forestal y el páramo. En el caso del límite y el páramo existe una superposición mucho mayor de las parcelas control y perturbadas sobre el 1er eje, aunque se observa una tendencia de las parcelas perturbadas a desplazarse hacia la parte superior del diagrama sobre el 2do eje del ACL.

En cuanto a la ordenación de las especies sobre los dos primeros ejes del ACL para la transecta 1 (Figura 7), observamos que *M. myrsinoides*, *Dendropanax* sp. y *Solanum* sp. son las especies más claramente asociadas con la posición de los bosques no cultivados en el extremo derecho del plano de ordenación. En el extremo opuesto sobre el 1er eje se ubican *C. buxifolium*, *H. ferruginea* y *V. stipularis*, mientras que *M. dependens* y *R. canescens* ocupan posiciones intermedias. Sobre el 2do eje, *V. stipularis* aparece asociada al extremo inferior, más asociado a las áreas control, mientras que *H. ferruginea* está fuertemente asociada a las

DINÁMICA SUCESIONAL EN EL LÍMITE BOSQUE-PÁRAMO

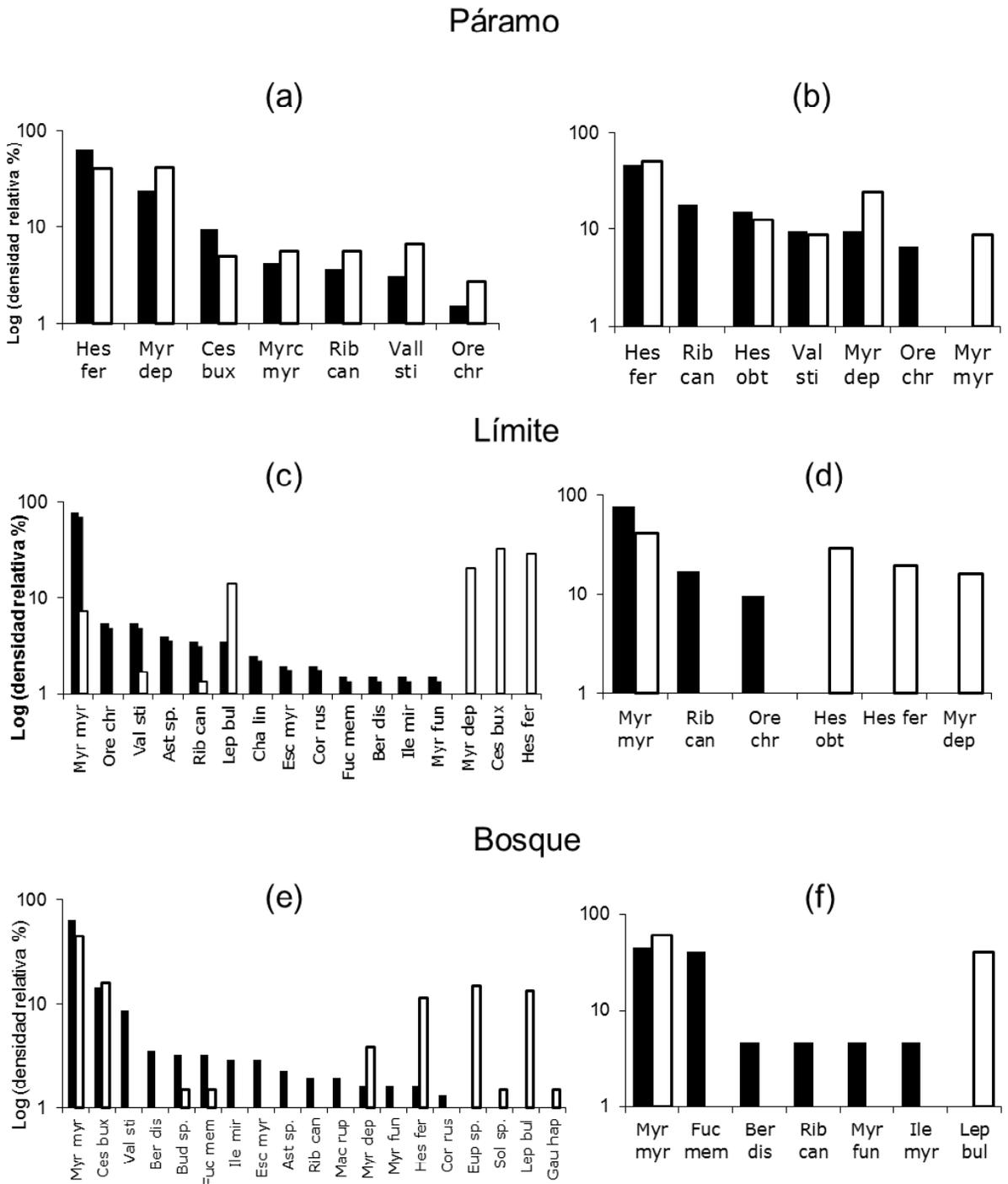


Figura 6. Diagramas de rango de abundancia de las especies de leñosas a lo largo de la transecta 2. Se presenta el logaritmo de la densidad relativa promedio de cada especie en cada situación (páramo, límite, bosque). Las especies están ordenadas de forma decreciente en función de su dominancia en las áreas control no cultivadas (negro), presentando a su lado la abundancia correspondiente en las áreas cultivadas en sucesión (blanco). En el lado izquierdo de la figura se presentan los datos para los adultos (a,c,e) y en el lado derecha los datos para los juveniles (b,d,f).

parcelas de páramo perturbado. El diagrama de ordenación correspondiente a los árboles juveniles (no incluido) mostró las mismas tendencias generales que el de los adultos.

El ACL correspondiente a la transecta 2 (Figura 8), también muestra una clara separación sobre el 1er eje de ordenación de las parcelas de bosque control (extremo izquierdo del diagrama) del resto de las parcelas. Sin embargo, en este caso, las parcelas del límite y bosque control se ubican muy cercanas, reflejando una estructura de abundancias de árboles muy similar. Las parcelas perturbadas de bosque se encuentran desplazadas hacia una posición intermedia sobre el 1er eje de ordenación, mientras que las parcelas perturbadas del límite se encuentran más desplazadas hacia el extremo derecho ocupado por las parcelas de páramo. Las parcelas de páramo perturbado tienden a concentrarse hacia la parte inferior del 2do eje de ordenación, mientras que los páramos control tienden a estar más dispersos en la zona superior derecha del diagrama.

La posición de los bosques y límites control en el extremo izquierdo del 1er eje de ordenación está asociada claramente a la posición de la especie dominante del bosque, *M. myrsinoides*. Muchas otras especies comparten el extremo izquierdo del diagrama de ordenación incluyendo a *F. membranaceae* y *B. discolor*. Especies como *V. stipularis* y *L. bullata* estuvieron asociadas a posiciones intermedias sobre el 1er eje de ordenación, mientras que en el extremo ocupado por los páramos se ubicaron *H. ferruginea* y *M. dependens*. Al igual que en la transecta 1, *H. ferruginea* se asoció a la posición ubicada por las parcelas de páramo perturbado sobre el 2do eje de ordenación (Figura 8). Como en la transecta 1, el ACL para los juveniles (no incluido) resultó muy similar al de los adultos.

El diagrama de ordenación (ACL) de las parcelas de las dos transectas analizadas conjuntamente resultó visualmente difícil de analizar, por lo que decidimos no incluirlo. Sin embargo, se observaron las mismas tendencias generales, con los bosques control separándose claramente del resto de las parcelas sobre el 1er eje de ordenación, y con las parcelas perturbadas del bosque tendiendo a desplazarse hacia el extremo ocupado por los límites y los páramos.

En el análisis de correlación de Spearman de los dos primeros ejes de ordenación con la densidad de caminos de ganado se encontró una correlación

significativa tanto con el 1er eje ($r=-0.512$, $p=0.008$) como con el 2do ($r=0.498$, $p=0.012$). En el caso de la altitud, el 1er eje de ordenación presentó una correlación significativa con esta variable ($r=-0.623$, $p=0.000$), pero el 2do eje no.

En la Tabla 2 se presenta la densidad de caminos de ganado promedio observada en cada situación de muestreo (altitud y uso) para las dos transectas estudiadas. En general podemos ver que la densidad de caminos tendió a ser mayor en las parcelas perturbadas en sucesión que en las control y a presentar valores más altos en la transecta 1 que en la 2 (en las áreas en sucesión).

DISCUSIÓN

Patrones de cambio en la densidad total de árboles

Al comparar la densidad de adultos y juveniles entre las áreas control y las áreas perturbadas, observamos que luego de más de 40 años de sucesión la densidad de árboles continúa siendo menor en las parcelas perturbadas en la transecta 1, mientras que en la transecta 2 las diferencias no son estadísticamente significativas (Tabla 1). Sin embargo, en el caso de los adultos en ambas transectas, y de los juveniles en la transecta 1, las diferencias en densidad entre las áreas control y las áreas en sucesión resultaron más marcadas en los bosques de ambos gradientes. En este caso, las densidades resultaron menores en las parcelas perturbadas (ver Figuras 3 y 4). Así, los resultados de este estudio sugieren que en la parte baja del gradiente, el disturbio inducido por la eliminación de la cobertura del dosel del bosque y el cultivo, genera condiciones que limitan el establecimiento de árboles.

Por otro lado, estos datos nos permiten plantear algunas inferencias preliminares sobre la idea de que la competencia con la vegetación ya establecida pudiera ser un limitante para la colonización de árboles por encima del límite del bosque. Autores como Wardle y Coleman (1992) y Dullinger *et al.* (2003) proponen la existencia de este tipo de efectos competitivos de la vegetación alpina sobre el establecimiento de leñosas. Estos autores reportan que en pasturas abandonadas la colonización de leñosas es menos efectiva debido a la competencia con el dosel de los pastizales más arriba del límite de los bosques. Sin embargo, nuestros resultados indican que la eliminación del posible efecto competitivo de la vegetación

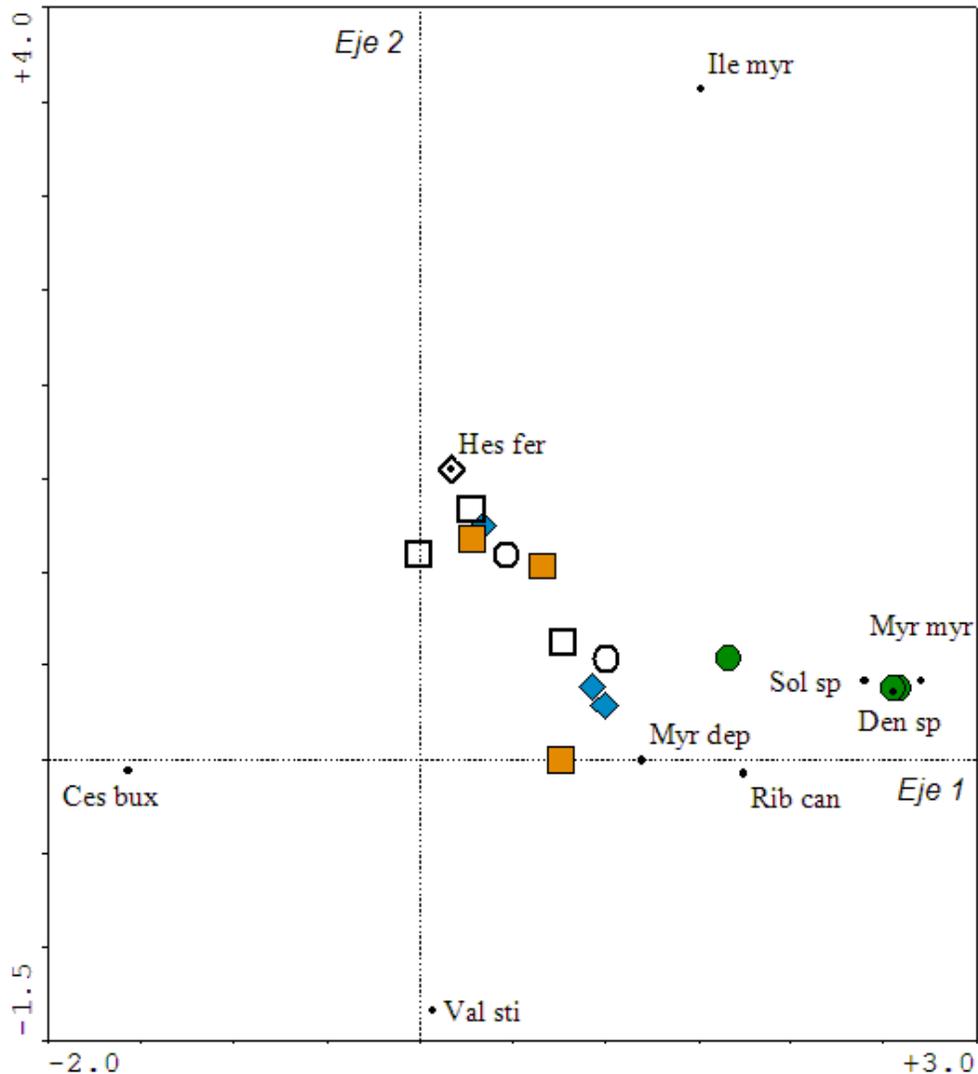


Figura 7. Análisis de Correspondencia Linealizada (ACL). Diagrama de ordenación de las unidades de muestreo y las especies para los individuos adultos en la transecta 1. Se presentan el 1er y 2do eje de la ordenación (que absorben un 51,7 y 12,4 % de la varianza respectivamente). Los nombres de las especies están abreviados. Los bosques parameros se representan con círculos (o), el límite forestal con cuadrados (□) y los páramos con diamantes (◇). Los símbolos rellenos corresponden a unidades control (no cultivadas) y los símbolos abiertos a parcelas en sucesión.

presente en los páramos y el límite forestal en las áreas en sucesión (producto de la tumba de la vegetación para el cultivo) no resulta en un mayor establecimiento de árboles en estas áreas que en las áreas control. Es decir, nuestros resultados no ofrecen evidencias de que la vegetación en la parte alta del límite forestal tenga efectos competitivos netos que pudieran retardar un posible avance inducido por el cambio climático.

Patrones de cambio en la abundancia de las especies

En ambas transectas estudiadas se observó una tendencia a la disminución de la riqueza de especies de árboles en las áreas control al ascender en el gradiente altitudinal. Así mismo, observamos diferencias claras en la composición y abundancia de las especies leñosas entre los bosques, el límite forestal y los páramos. Esto

conincide con lo reportado por otros estudios en los Andes tropicales (Andrade 1993; Keating 1999; Wille *et al.* 2002; Ramirez *et al.* 2009). Sin embargo, llama la atención el que las especies más abundantes de árboles muestran diferencias entre la zona estudiada por Ramirez *et al.* (2009) en la vertiente noroeste de la Sierra Nevada de Mérida y la analizada en este estudio en la vertiente sureste. Esto indica que existe una marcada heterogeneidad en la composición florística del límite del bosque en la Sierra Nevada de Mérida.

Al comparar las parcelas perturbadas con las áreas control en los páramos, observamos pocas diferencias en la composición y abundancia de las especies luego de 40 años de regeneración. Esto sugiere una resiliencia relativamente alta del componente arbóreo de los páramos frente al disturbio agrícola.

En el caso del bosque paramero y de las zonas del límite forestal (especialmente en la transecta 2) las parcelas perturbadas tienen una composición y estructura de abundancias de árboles adultos y juveniles muy diferente a la de las áreas control. En primer lugar, muchas de las especies presentes en los bosques control, incluyendo la especie dominante, *M. myrsinoides*, tienden a disminuir marcadamente su importancia relativa. En segundo lugar, especies que se encuentran como árboles dominantes en los páramos de la parte más alta del gradiente colonizan o aumentan marcadamente su abundancia en las áreas perturbadas del límite y el bosque.

Por lo tanto, nuestros resultados sugieren que la eliminación de la cobertura vegetal generada por el disturbio agrícola, no solo resulta en una disminución de la densidad total de árboles, sino que induce condiciones limitantes para el establecimiento de muchas especies de árboles del bosque paramero, tal y como ha sido sugerido para áreas del bosque altoandino intervenidas por tala, potrerización y/o agricultura en los Andes de Colombia y Ecuador (Kok *et al.* 1995; León *et al.* 2008; Bader *et al.* 2007a). Así mismo, observamos que la apertura de claros favorece la colonización de árboles mejor adaptados a ambientes abiertos, promoviendo un descenso de especies leñosas del páramo dentro de la matriz del bosque. En varios estudios en los Andes Colombianos también se ha evidenciado una tendencia a la sustitución de la vegetación del bosque por la del páramo en áreas intervenidas, un fenómeno que ha sido denominado “paramización” (ej.; Kok *et al.* 1995; Hernandez-

Camacho 1997; van der Hammen 1997; Cortez *et al.* 2003; Velasco-Linares y Vargas 2008).

Implicaciones para el análisis de los factores reguladores de la dinámica del límite bosque-páramo

Profundizar nuestra comprensión de los procesos que retardan o limitan el establecimiento de muchas especies del bosque en las áreas en sucesión pudiera ser clave para interpretar los factores que regulan el avance del bosque sobre el páramo en escenarios de cambio climático y para el diseño de prácticas de restauración asistida de estos ecosistemas.

En primer lugar, la eliminación de la protección generada por el dosel forestal pudiera inducir condiciones abióticas limitantes para el establecimiento de los árboles, al aumentar la radiación incidente, generar una mayor amplitud térmica o disminuir la disponibilidad de agua en el suelo. En este sentido, la apertura de claros pudiera generar condiciones más similares a las de los páramos, contribuyendo a explicar la mayor habilidad de colonización de árboles del páramo en las parcelas sucesionales. Estudios experimentales en Ecuador y en la Sierra Nevada de Mérida sugieren que la resistencia a los altos niveles de radiación característicos de la alta montaña tropical es importante para explicar la habilidad de algunas especies de leñosas para establecer poblaciones en el páramo por encima del límite forestal (Bader *et al.* 2007b; Puentes 2010).

Las leñosas identificadas en este estudio como buenas colonizadoras de los bosques perturbados como *H. ferruginea*, *M. dependens* y *C. buxifolium*, pudieran también actuar como núcleos para el establecimiento de otros árboles en un posible avance del bosque sobre el páramo en respuesta al cambio climático y facilitar el proceso de generación de un dosel continuo en el frente de avance. Es interesante que Ramirez *et al.* (2009) también reportan a *H. ferruginea* y *M. dependens* entre los árboles abundantes en páramos maduros adyacentes al límite del bosque.

Los resultados del análisis multitemporal de la cobertura de la vegetación y el uso de la tierra realizado por Smith (datos no publicados) en nuestra zona de estudio sugieren que durante este período ha ocurrido en algunas zonas un proceso gradual de aumento en la densidad del componente leñoso transformando áreas de páramo abierto en vegetación de arbustal y las áreas de arbustal más

DINÁMICA SUCESIONAL EN EL LÍMITE BOSQUE-PÁRAMO

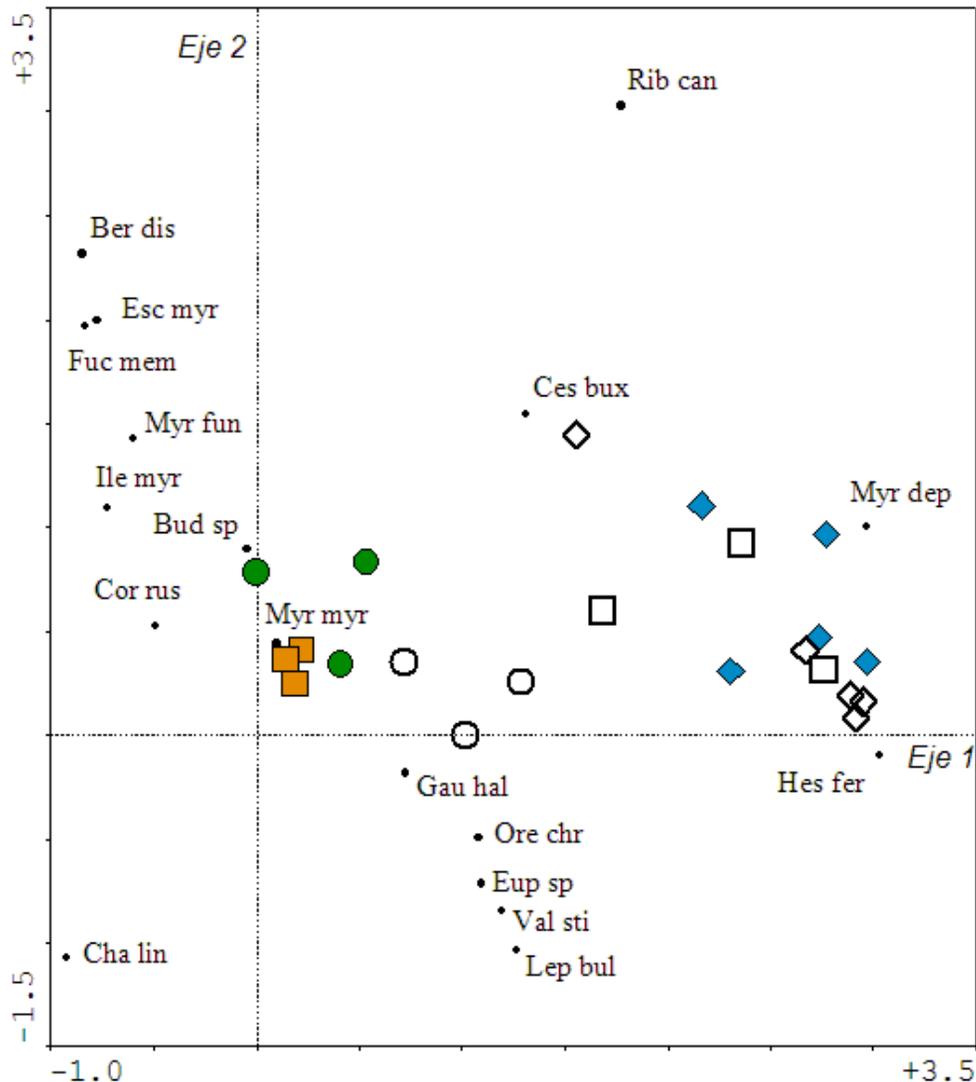


Figura 8. Análisis de Correspondencia Linealizada (ACL). Diagrama de ordenación de las unidades de muestreo y las especies para los individuos adultos en la transecta 2. Se presentan el 1er y 2do eje de la ordenación (que absorben un 44,1 y 5,1 % de la varianza respectivamente). Los nombres de las especies están abreviados. Los bosques parameros se representan con círculos (o), el límite forestal con cuadrados (□) y los páramos con diamantes (◇). Los símbolos rellenos corresponden a unidades control (no cultivadas) y los símbolos abiertos a parcelas en sucesión.

denso en bosques. Resultados similares de un proceso gradual de densificación del componente leñoso en el límite forestal fueron reportados por Santaella (2007) para la vertiente noroeste de la Sierra Nevada de Mérida.

Otro proceso que pudiera actuar como barrera en el establecimiento de los árboles del bosque en las parcelas en sucesión e influenciar la dinámica del límite es el pastoreo extensivo de ganado. Varios

estudios en el límite forestal templado y tropical sugieren que el pastoreo puede actuar como un freno en la dinámica de establecimiento de los árboles (ej. Kok *et al.* 1995; Oksanen *et al.* 1995; French *et al.* 1997; Camarero y Gutierrez 1999; Velasco-Linares y Vargas 2008).

Como indicamos en la descripción del área de estudio, La Arenosa sigue siendo utilizada como área de pastoreo luego del abandono de la

agricultura. La cuantificación de la densidad de caminos de ganado pudiera ser un indicador de la presión de pastoreo que ha sufrido el área en el pasado (ver Sarmiento y Smith 2011). Partiendo de esta premisa, nuestros resultados sugieren que las parcelas en sucesión han experimentado una mayor presión de pastoreo que las áreas no cultivadas (Tabla 2). Por otro lado, la mayor densidad de caminos de ganado observada en la transecta 1 respecto a la 2 pudiera estar relacionada con las diferencias observadas en la composición de especies entre ambas, tal y como sugiere la correlación de esta variable con los dos primeros ejes de ordenación del ACL. Del mismo modo, pudiera contribuir a explicar el que en la transecta 1 las parcelas sucesionales presentaran una menor densidad total de árboles adultos y juveniles que las áreas no cultivadas, mientras que en la transecta 2 las diferencias no resultaran estadísticamente significativas. Esto último sugeriría que una menor presión de pastoreo en esta transecta pudiera haber permitido un proceso más efectivo de recolonización.

Las estrategias de dispersión de propágulos y formación del banco de semillas también pudieran ser importantes para analizar la respuesta de los árboles del páramo y el bosque frente al disturbio, tal y como ha sido demostrado por investigaciones en el bosque altoandino colombiano (ver Vargas 2007, 2008). Uno de los resultados más resaltantes de estos estudios en Colombia es la escasa

proporción en la lluvia y banco de semillas en zonas perturbadas de muchas de las especies del bosque altoandino en comparación con especies del arbustal paramero (León *et al.* 2008).

En base a las consideraciones expuestas arriba, es posible proponer algunos temas prioritarios de investigación. Un aspecto clave es profundizar nuestra comprensión de los cambios en las condiciones abióticas inducidos por el disturbio agrícola y de las estrategias de resistencia a la radiación y al estrés hídrico y térmico de árboles dominantes en diferentes ambientes en la zona de transición bosque-páramo (ver Dulhoste 2010; Puentes 2010). Este mismo enfoque pudiera ser aplicado al análisis comparativo de las estrategias reproductivas y de dispersión de las diferentes especies leñosas. Otra línea prioritaria de investigación pudiera ser el estudio experimental del efecto del pastoreo sobre la dinámica del límite forestal. Estudios utilizando cercas de exclusión del pastoreo han permitido analizar su efecto sobre la estructura de la vegetación de los humedales altoandinos (ej. Molinillo y Monasterio 2002) y la dinámica sucesional de la vegetación del páramo en parcelas agrícolas en descanso (Sarmiento 2006).

Para interpretar la respuesta del límite bosque-páramo en escenarios de cambio climático, la baja capacidad de colonización de muchas especies del bosque en áreas abiertas en sucesión, sugiere también una capacidad limitada de establecimiento de estas especies en los páramos

Tabla 2. Promedio y desviación estándar del número de caminos de ganado en las diferentes posiciones de muestreo (bosque, límite forestal, páramo) y situaciones de uso (no cultivado vs. sucesión), en el Páramo de la Arenosa.

Transecta	Situación de muestreo	Caminos de ganado
Transecta No. 1	Bosque no cultivado	0,3±0,6
	Bosque en sucesión	5,7±1,5
	Límite no cultivado	0
	Límite en sucesión	3,0±1,0
	Páramo no cultivado	0,3±0,6
	Páramo en sucesión	6,7±2,3
Transecta No. 2	Bosque no cultivado	0
	Bosque en sucesión	0
	Límite no cultivado	0
	Límite en sucesión	2,7±1,5
	Páramo no cultivado	0,2±0,5
	Páramo en sucesión	3,6±1,7

por encima del límite. Así, un posible proceso de expansión altitudinal del bosque pudiera depender de la formación de un frente de avance con una cobertura densa de arbustos y árboles pioneros mejor adaptados a las condiciones de ambientes abiertos. A su vez, esto pudiera contribuir a estabilizar o retardar la respuesta del límite forestal frente a cambios como un aumento en la temperatura producto del calentamiento global. Finalmente, nuestros resultados sugieren que la vegetación del bosque paramero muestra una menor resiliencia frente al disturbio agrícola y una mayor susceptibilidad a la invasión por especies de otros ecosistemas que la vegetación del páramo. Para la conservación de estos bosques caracterizados por una alta diversidad y endemismo, se plantea la necesidad de diseñar estrategias de restauración asistida que contribuyan a superar las barreras que limitan el establecimiento de los árboles en áreas perturbadas.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el Interamerican Institute for Global Change Research –IAI a través del proyecto LEAF CRNII-005, el CDCHT (Proyecto C1626-08-01EM) y el Consejo de Estudio de Postgrado de la Universidad de los Andes. Agradecemos a Lina Sarmiento y Francisco Herrera por sus valiosos comentarios críticos y aportes conceptuales y a Nelson Márquez por su participación en el trabajo de campo y en la identificación del material botánico. Así mismo, a Guillermo Sarmiento, Coordinador General del Proyecto LEAF y al equipo de investigadores del proyecto en el ICAE-ULA por sus aportes y apoyo. Finalmente a la familia Espinosa y a Bernabé Torres por su colaboración durante el trabajo de campo.

LITERATURA CITADA

ANDRADE, G. 1993. Paisaje y biodiversidad en las selvas de Los Andes. En: Andrade, G (Ed.). Ecología y conservación de un ecosistema altoandino. Fundación Natura- TNC- Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá. Bogotá. pp. 31-44.

ARZAC, A. J., CHACON-MORENO, E., LLAMBI, L.D., y R. DULHOSTE. este volumen. Distribución de formas de vida de plantas en el límite superior del ecotono bosque – páramo en

los Andes Tropicales. Ecotrópicos.

BADER, M., RIETKERK, M. y A. BREGT. 2007a. Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 39: 353-364.

BADER, M., van GELOOFY, I. y M. RIETKERK. 2007b. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology*. 191: 33-45.

CACERES, Y. K. 2008. Intercambio gaseoso y mecanismos de resistencia a bajas temperaturas de *Vaccinium meridionale*, en el páramo de La Aguada. Mérida-Venezuela. Tesis de Pregrado. Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida. 60 pp.

CAMARERO, J. y E. GUTIERREZ. 1999. Patrón espacial de un ecotono bosque subalpino-pastos alpinos (Las Cutas, Ordesa, Pirineos Centrales). *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales*. 8: 171-205.

CORTEZ, S., VAN DER HAMMEN, T. y J. O. RANGEL. 1999. Comunidades vegetales y patrones de degradación y sucesión en la vegetación de los cerros occidentales de Chía Cundinamarca-Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 23(89): 529-554.

DULHOSTE, R. 2010. Respuestas ecofisiológicas de plantas del límite arbóreo (selva nublada – páramo) al estrés térmico, hídrico y lumínico en los Andes Venezolanos. Tesis de Doctorado. Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 141 pp.

DULLINGER, S., DIRNBÖCK, T. y G. GRABHERR. 2003. Patterns of shrub invasion into high mountain grassland of the northern calcareous Alps. Austria. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 35: 434-441.

FRENCH, D. D., G. R. MILLER y R. P. CUMMINS. 1997. Recent development of high-altitude *Pinus sylvestris* scrub in the northern Cairngorm mountains, Scotland. *Biological Conservation*. 79: 133-144.

GEHRIG-FASEL, J., GUIBAN, A. Y ZIMMERMANN, N.E. 2007. Treeline shifts in the Swiss Alps: climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science*. 18: 571-582.

GELLRICH, M., BAUER, P., ZIMMERMANN, N.E. y B. KOCH. 2007. Agricultural land abandonment and natural forest re-growth in the Swiss mountains: a spatially explicit economic analysis. *Agriculture, Ecosystems and the Environment*. 118:93-108.

- GERMINO, M.A. y W.K. SMITH. 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpine treeline ecotone. *Plant Ecology* 162:157-168.
- GRACE, J., BERNINGE, F., y L. NAGY. 2002. Impacts of climate change on the treeline. *Annals of Botany*. 90: 537-544.
- HERNANDEZ-CAMACHO, J.I. 1997. Comentarios preliminares sobre la paramización en los Andes de Colombia. Premio a la vida y obra 1997. Fondo Fen, Bogotá.
- HOFGAARD, A. 1999. The role of “natural” landscape influenced by man in predicting response to climate change. *Ecological Bulletins*. 10: 160-167.
- HOFSTEDE, R., LIPS, J., JONGSMA, W. y J. SEVINK. 1998. Geografía, Ecología y Forestación de la Sierra Alta del Ecuador. Revisión de Literatura. Editorial Abya Yala, Quito. 242 pp.
- HOLTMEIER, F. K. 2003. Mountain timberlines: ecology, patchiness and dynamics. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- KEATING, P. 1999. Changes in páramo vegetation along an elevation gradient in southern Ecuador. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 129(2): 159-175.
- KOK, K., P. VERWEIJ y H. BEUKEMA. 1995. Effects of cutting and grazing on Andean treeline Vegetation. En: Churchill, S.P., Balslev, H., Forero, E., y J. L. Luteyn (eds.): *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest*. The New York Botanic Garden. New York. 527-539 p.
- KÖRNER, C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*. 115: 445-459.
- KÖRNER, C. y J. PAULSEN. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*. 31:713-732.
- LEON, O.A., DIAZ-MARTIN, R. Y O. VARGAS. 2008. La Reserva Forestal Municipal de Cogua: cambiando el rumbo de la historia, el paso de la explotación a la conservación. En: Vargas, O. (Ed.). *Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca)*. Grupo de Restauración Ecológica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. pp. 85-109.
- MOLINILLO, M. y M. MONASTERIO. 2002. Patrones de vegetación y pastoreo en ambientes de páramo. *Ecotropicos*. 15(1):19-34.
- OKSANEN, L., MOEN, J., y T. HELLE. 1995. Timberline patterns in northernmost Fennoscandia: relative importance of climate and grazing. *Acta Botanica Fennica*. 153: 93-105.
- PIUSSI, P. 2005. Woodland recolonization and postagricultural development in Italy. En: Broll, G. y B. Keplin (Eds.). *Mountain ecosystems: studies in treeline ecology*. Springer, Berlin. Pp. 237-252.
- PUENTES, J. 2010. Patrones y mecanismos de establecimiento de plantas leñosas en la transición entre el bosque y el páramo en Los Andes venezolanos. Tesis de Maestría, Postgrado en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes. Mérida. 120 pp.
- RAMIREZ, L., LLAMBI, L.D., SCHWARZKOPF, T., GAMEZ, L.E. Y N.J. MARQUEZ. 2009. Vegetation structure along the forest-páramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: implications for understanding treeline dynamics. *Ecotropicos* 22(2): 83-98.
- 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. Universidad de Yacambú, Lara, Venezuela.
- SARMIENTO, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.). *High altitude tropical biogeography*. Oxford University Press, Oxford. pp. 346-358.
- SARMIENTO, L. 2006. Grazing impact on vegetation structure and plant species richness in an old –field succession of the venezuelan páramos. En: Spehn, E., Liberman, M., y C. Körner. (Eds.). *Land use changes and mountain biodiversity*. CRC Press LLC, Boca Ratón, pp. 119-135.
- SARMIENTO, L y J. K. SMITH. 2011. Estado actual de las laderas degradadas por el cultivo de trigo en los Andes venezolanos y factores que limitan su restauración. En: Herrera, F., Herrera, I. (eds.): *La restauración ecológica en Venezuela: fundamentos y experiencias*. Ediciones IVIC, pp. 17-34.
- TER BRAAK, C.F.J. y P. SMILAUER. 1999. CANOCO for Windows 4.2. Centre for Biometry, CPRO-DLO, Wageningen.
- TIRADO, C. J. 1997. Estudio florístico de una comunidad andina escandente. Tesis de Pregrado. Centro Jardín Botánico, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida.

DINÁMICA SUCESIONAL EN EL LÍMITE BOSQUE-PÁRAMO

- VAN DER HAMMEN, T. 1997. Plan Ambiental de la Sabana de Bogotá. CAR, Bogotá.
- VARGAS, O. 2007. Restauración Ecológica del Bosque Altoandino: estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del Embalse de Chisacá. Grupo de Restauración Ecológica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 516 pp.
- VARGAS, O. 2008. Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca). Grupo de Restauración Ecológica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 372 pp.
- VELASCO-LINARES, P. Y O. VARGAS. 2008. Problemática de los Bosques Altoandinos. En: Vargas, O (Ed.). Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca). Grupo de Restauración Ecológica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. pp. 41-56.
- WALKER J. W. y R. K. HEITSCHMIDT. 1996. Effect of various grazing systems of type and density of cattle trails. *Journal of Range Management*. 39:428-431.
- WARDLE, P. y M.C. COLEMAN. 1992. Evidence for raising upper limits of four native New Zealand forest trees. *New Zealand Journal of Botany* 30: 303-314.
- WILLE, M., HOOGHMSTRA, H., HOFSTEDE, R., FEHSE, J. y J. SEVINK. 2002. Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. *Journal of Tropical Ecology* 18: 409- 440.
- YANEZ, P. 1998. Caracterización florística de un sector de cambio páramo-selva nublada en el parque nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 42(1): 51-62.

Recibido 7 de enero de 2011; revisado 27 de octubre de 2011; aceptado 13 de diciembre 2011

APENDICE 1

Lista de especies de árboles juveniles y adultos identificados a lo largo de la zona de transición bosque-páramo (3000 – 3500 m) en el Sector La Arenosa de la vertiente sureste de la Sierra Nevada de Mérida. Se incluye la abreviación utilizada para identificar cada especie en los diagramas de rango de abundancia y diagramas de ordenación en este trabajo

Especie	Abreviación	Adulto	Juvenil
<i>Asteraceae</i>	Ast sp.	X	
<i>Berberis discolor</i> Turcz.	Ber dis	X	X
<i>Buddleja</i> sp.	Bud sp.	X	
<i>Cestrum buxifolium</i> Kunth.	Ces bux	X	
<i>Chaetolepis lindeniana</i> (Naud.) Triana	Cha lin	X	
<i>Clusia</i> sp.	Clu sp.	X	
<i>Coriaria ruscifolia</i> L.	Cor rus	X	
<i>Dendropanax</i> sp.	Den sp	X	
<i>Escallonia myrtilloides</i> L.f.	Esc myr	X	
<i>Eupatorium</i> sp.	Eup sp	X	
<i>Fucsia membranacea</i> Heemsl.	Fuc mem	X	X
<i>Gaultheria hapalotricha</i> A.C.Sm.	Gau hal		X
<i>Gynoxis</i> sp.	Gyn sp.	X	X
<i>Hesperomeles ferruginea</i> (Pers.) Benth	Hes fer		X
<i>Hesperomeles obtusifolia</i> (Pers.) Lindl.	Hes obt	X	X
<i>Ilex mirycoides</i> Kunth	Ile myr	X	X
<i>Lepechinia bullata</i> (Kunth) Epling	Lep bul	X	
<i>Macleania rupestris</i> (Kunth) A.C.Sm.	Mac rup	X	X
<i>Myrcianthes myrsinoides</i> (Kunth) F.T.Grifo	Myr myr	X	X
<i>Morella funkii</i> (A. Chev.) Parra-Os.	Myr fun	X	X
<i>Myrsine dependens</i> (Ruiz & Pavon) A.Spreng.	Myr dep	X	X
<i>Oreopanax discolor</i> (Kunth.) Decne. & Planch.	Ore chr	X	
<i>Piper</i> sp.	Pip sp.	X	X
<i>Ribes canescens</i> Pittier	Rib can	X	
<i>Solanum</i> sp.	Sol sp.	X	
<i>Vallea stipularis</i> L. f.	Val sti	X	X