

Citar como:

Monasterio, M. 1980. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En: Monasterio, M. (Ed). Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 93-158.

# LAS FORMACIONES VEGETALES DE LOS PARAMOS DE VENEZUELA

MAXIMINA MONASTERIO

Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes

Mérida, Venezuela

## Introducción

Los diferentes tipos de vegetación representados por unidades concretas en el espacio geográfico, *las formaciones*, ocupan grandes extensiones a escala continental en las tierras llanas, en cambio en las zonas montañosas se encuentran comprimidas en pequeños espacios y adyacentes unas a otras. A medida que ascendemos en una cadena montañosa, se evidencia más hacia sus cumbres la zonación en pequeñas bandas de las diversas y a veces contrastantes formaciones.

Los conceptos utilizados en este trabajo para definir tipos de *vegetación* y *formación* como unidad concreta de un determinado tipo de vegetación que se encuentra en una extensión o localización geográfica precisa, tienen sus antecedentes históricos en los trabajos de los fitogeógrafos y ecólogos clásicos. Así Grisebach (1872) emplea el término formación como caracterización fisonómica de la vegetación; Kerner (1863) utiliza formación como un colectivo que reúne diversas comunidades del tipo de las asociaciones. El Congreso de Botánica de Bruselas en 1910 consideró cada formación como expresión de determinadas condiciones de vida.

Sin embargo, fueron los trabajos de Schimper (1898) los que discuten y profundizan más la clasificación de los grandes tipos de vegetación del mundo, que él llama *formaciones tipo*. Cada formación tipo es una unidad de vegetación con una estructura y ecología característica, la cual posee una serie de unidades concretas, *las for-*

*maciones*, que comparten la misma ecología y estructura de la formación tipo pero que se diferencian entre sí por su composición florística, la que varía de acuerdo al área geográfica en la que se encuentren. Cada formación en determinada área geográfica está compuesta por una o por un colectivo de *asociaciones*, de acuerdo con su variabilidad florística; la asociación o colectivo de asociaciones es el resultado de muestrear a determinada escala una formación dada, desdoblando su heterogeneidad interna en un número concreto de muestras homogéneas a nivel florístico, las que se correlacionan con una secuencia de habitats y nichos dentro del ambiente que caracteriza la formación.

La vegetación de la alta montaña ecuatorial y tropical húmeda, como los Páramos americanos, de Hawai y Nueva Guinea y la Región Afroalpina en el Este de Africa que sería más conveniente denominarla también como Páramos Africanos; no puede homologarse con la de ninguna otra área de la tierra. La peculiar ecología de los trópicos fríos y húmedos condiciona la presencia de tipos de vegetación característicos y exclusivos, representados por una serie de formaciones propias en cada continente o isla, cuyas convergencias en estructura y formas de vida son notables, pero que sin embargo difieren ampliamente en composición florística. Numerosos ejemplos evidencian las notables convergencias entre las formaciones de páramos en los Andes y en las montañas altas del Africa Oriental, Hawai y Nueva Guinea, para no citar sino

las áreas de más notables similitudes en los trópicos húmedos y fríos.

Las formaciones vegetales de la alta montaña tropical andina ocupan pequeñas extensiones, comparativamente con las de las tierras bajas subyacentes, variando en función de la altitud según patrones en bandas o cinturones de vegetación, o bien presentando una distribución en mosaico o en gradientes ecológicos en el mismo piso altitudinal asociados a la gran variabilidad de ambientes y habitats de la alta montaña. Todos estos hechos condicionan que la extensión de cada formación en las tierras altas sea significativamente mucho más reducida que las de las tierras bajas, sin implicar por ello una menor diferenciación, estructuración e individualización de las diversas unidades de vegetación.

## LA VEGETACION DE LOS PARAMOS DE VENEZUELA

En la región del páramo en Venezuela (definida en el capítulo 1) hemos caracterizado dos pisos altitudinales, el inferior que llamamos piso Andino y el superior o Altiandino, los rasgos propios y diferenciales de cada piso serán ana-

lizados en este trabajo como un paso previo a la discusión de la vegetación que en ellos se encuentra. En la tabla 1 se disponen los 7 tipos principales de vegetación hallados en los páramos venezolanos, que denominaremos: Páramo Desértico, Desierto Periglacial, Bosque Altimontano, Páramo, Pajonal Paramero, Pastizal Paramero, Bosque Paramero.

Cada tipo de vegetación nombrado sólo posee en los páramos de Venezuela una formación, constituyendo por lo tanto 7 formaciones, las que hemos denominado: Páramo Desértico Altiandino, Desierto Periglacial Altiandino, Bosque Altiandino de *Polylepis sericeae*, Páramo Andino, Pajonal Paramero Andino, Pastizal Paramero Andino y Bosque Paramero Andino, ordenadas en la misma secuencia que sus correspondientes tipos de vegetación anteriormente nombrados. Es al nivel de cada formación, como puede verse en la tabla 2, donde se produce un desdoblamiento fragmentándose en varias asociaciones. Formaciones convergentes pueden hallarse en los pisos Afroalpinos y en la alta montaña de Nueva Guinea y Hawai; en los páramos americanos (andinos y de América Central) necesitaríamos un análisis exhaustivo de su vegetación y su flora, sobre todo al nivel

TABLA 1 PRINCIPALES FORMACIONES VEGETALES DE LOS ALTOS ANDES DE VENEZUELA

TIPOS DE VEGETACION Y FORMACIONES	PISOS	REGION NATURAL
TV Páramo Desértico F Páramo Desértico Altiandino	Altiandino	PARAMO
TV Desierto Periglacial F Desierto Periglacial Altiandino	Altiandino	
TV Bosque Altimontano F Bosque Altiandino de <i>Polylepis</i>	Altiandino y Andino	
TV Páramo F Páramo Andino	Andino	
TV Pajonal Paramero F Pajonal Paramero Andino	Andino	
TV Pastizal Paramero F Pastizal Paramero Andino	Andino	
TV Bosque Paramero F Bosque Paramero Andino	Andino	
TV Selva Nublada F Selva Nublada Andina	Andino y Subandino	
TV Selva Siempreverde Seca F Selva Siempreverde Seca Andina	Andino y Subandino	

de los páramos "islas" de mayor grado de aislamiento y de los que se encuentran en las áreas limítrofes, como los de Ecuador, Perú y Costa Rica, que permitiera detectar suficiente especificidad en la flora de estas áreas para justificar una fragmentación de cada tipo de vegetación en diversas formaciones. En cambio al nivel de asociaciones es donde se puede observar una amplia diversificación a lo largo de los pisos andino y altiandino en las diversas cordilleras de Ecuador, Colombia y Venezuela. Hay que resaltar sin embargo que no todas las formaciones se distribuyen ampliamente en el área de páramos Andinos, ya que si bien algunas de ellas se hallan presentes en todas las cordilleras, otras son específicas de algunas cadenas montañosas.

En este trabajo la delimitación de las formaciones y asociaciones de Páramo, si bien estuvo basada en los conceptos de la ecología clásica, fue realizada utilizando enfoques actualizados que amplían el análisis de la vegetación al tomar en cuenta estructura, arquitectura, morfoecología y ritmos; estos aspectos serán discutidos al tratar cada formación, de modo que aquí sólo mencionaremos brevemente algunos pará-

metros que utilizaremos: número de estratos, su disposición espacial y porcentaje de cobertura; formas de vida; tipo de crecimiento vegetativo y reproductivo; arquitectura de los individuos; ritmos de crecimiento reproductivo y vegetativo; grado de perennidad de los individuos y de los distintos órganos; caracteres morfoecológicos como: textura, pubescencia en diversos órganos, etc.

Asimismo definiremos a pequeña escala las condiciones ambientales que condicionan la ecología de cada formación, tratando de caracterizar los rasgos principales de los diversos habitats de cada asociación. Para cada formación daremos también la información disponible sobre su distribución geográfica en Venezuela.

Debemos también aclarar que tanto la división del Páramo en los Pisos Andino y Altian-dino como la caracterización, delimitación y terminología utilizada para el análisis de las formaciones y asociaciones que serán tratadas (tabla 1) y (tabla 2) han sido elaboradas y acuñados los términos correspondientes, para la realización de este trabajo.

TABLA 2. PRINCIPALES ASOCIACIONES VEGETALES EN LOS ALTOS ANDES DE VENEZUELA.

FORMACION	ASOCIACIONES CORRESPONDIENTES	DISTRIBUCION GEOGRAFICA
<b>PARAMO DESERTICO</b>	1. — Rosetal de <i>Espeletia lutescens</i> - <i>Espeletia timotensis</i> .	En el Altian-dino de: La Sierra Nevada de Mérida
	2. — Rosetal de <i>Espeletia moritziana</i>	Sierra de Santo Domingo
	3. — Rosetal de <i>Espeletia semiglobulata</i>	Sierra de La Culata
	4. — Rosetal de <i>Espeletia spicata</i>	
<b>DESIERTO PERIGLACIAL</b>	1. — Desierto de <i>Draba chionophylla</i> y <i>Calandrinia acaulis</i>	
	2. — Asociación de <i>Arenaria jahnii</i> , o <i>Arenaria musciformis</i> , <i>Agrostis breviculmis</i> .	Principalmente en el Altian-dino de la Sierra de La Culata
	3. — Consociación de <i>Montia meridensis</i> .	
	4. — Consociación de <i>Azorella julliamii</i>	
	5. — Consociación de <i>Aciachne pulvinata</i>	
	6. — Desierto sobre rocas: <i>Draba bellardi</i> , <i>Draba chionophylla</i> , <i>Agrostis hankeana</i> , <i>Calamagrostis coar-</i> <i>tata</i> , <i>Helleria fragilis</i> , <i>Oritrophium pa-</i> <i>ramensis</i>	Principalmente en el Altian-dino de La Sierra Nevada de Mérida

Tabla 2 (continuación)

**BOSQUES  
ALTIANDINO**

1. — Asociación de *Polylepis sericeae*, *Gynoxis meridana*, *Gynoxis moritziana*, *Espeletia humbertii*, *Espeletia neerifolia*, *Berberis discolor*, *Drymis winterri*, etc. Principalmente en el Andino Superior y el Altiandino de La Sierra Nevada de Mérida, Sierra de Santo Domingo y La Culata

**PARAMO  
ANDINO**

1. — Asociación de *Polylepis sericeae*, *Gynoxis meridana*, *Gynoxis moritziana*, *Espeletia* Sierra de Santo Domingo, Sierra de La Culata, Sierra de Trujillo y Sierra Nevada de Mérida.
2. — Rosetal de *Espeletia pannosa*.
3. — Rosetal de *Espeletia lindenbergii*
4. — Rosetal de *Espeletia jabonensis* Páramos de Cendé, Las Rosas, Jabón (Edo. Trujillo).
5. — Rosetal de *Espeletia jahni* y *Puya aristiguieta*. Páramo del Batallón y Zumbador (Edo. Táchira)
6. — Rosetal-Arbustal de *Lomaria hirsuta* *Clussia* spp.

**PAJONAL  
PARAMERO**

1. — Asociación de *Calamagrostis pittieri*-*Cortaderia nítida*. En forma discontinua a lo largo de la Cordillera de Mérida
2. — Pajonal-Rosetal de *Espeletia pannosa*. Sierra Nevada de Mérida, La Culata y Sierra de Santo Domingo
3. — Pajonal-Rosetal de *Cortaderia nítida* y *Espeletia moritziana*.
4. — Pajonal-Rosetal de *Espeletia artropurpurea* y *Ortosanthus chimboracensis*.
5. — Pajonal-Rosetal de *Cortaderia nítida*, *Calamagrostis* spp., *Puya venezuelensis*, *Espeletia jahni*. Páramos del Zumbador y Batallón (Edo. Táchira)

**PASTIZAL  
PARAMERO**

1. — Asociación de *Bromus pitensis*-*Agrostis hankeana*. Cordillera de Mérida: Terrazas de los Valles Fluvioglaciales
2. — Pastizal húmedo de *Carex bomplandii*, *Carex acutata* *Agrostis trichodes*, etc.
3. — Asociación de *Agrostis trichodes*, *A. hankeana*, *A. breviculmis*, *Calamagrostis coarctata*, *Poa annua*. Vegas de los Ríos
4. — Asociación de *Swallenachloa spencei*
5. — Pastizal-Rosetal de *Swallenachloa spencei*-*Puya aristiguieta*. En forma discontinua a lo largo de la Cordillera de Mérida  
Páramo de Los Conejos (La Culata)  
Páramo del Zumbador
6. — Pastizal de *Swallenachloa spencei* *Espeletia jabonensis* Páramo de Cendé, Las Rosas, Jabón (Estado Trujillo)
7. — Asociación de *Swallenachloa spencei*, *Senecio rigidifolium*.
8. — Asociación de *Swallenachloa spencei*, *Espeletia liscanoana*
9. — Pastizal-Rosetal de *Swallenachloa spencei*, *Espeletia brassicoidea* Páramo de Tamá (Edo. Táchira)

**BOSQUES  
PARAMEROS**

1. — Bosque de *Espeletia neerifolia*. Distribuídos en el Piso Andino a lo largo de La Cordillera de Mérida
2. — Bosque de *Aragoa cupressina*.
3. — Bosque Siempreverde de *Alnus jorullensis* o *Alnus mirbellii*

## CARACTERISTICAS QUE DELIMITAN LOS PISOS ALTIANDINO Y ANDINO

En Venezuela es posible fijar la cota de los 4.000 m como el límite aproximado entre los pisos Altiandino y Andino. Los elementos que hemos tomado en cuenta para delimitar ambas zonas son de diversa índole, incluyendo tanto las huellas dejadas por los eventos de los climas glaciales Cuaternarios, como la intensidad de la morfogénesis periglacial provocada por el clima frío actual. El grado de cobertura de la vegetación y el porcentaje de suelo desnudo son también caracteres que, ambos en correlación con la extremidad del clima periglacial presente, nos sirven para separar los pisos Altiandino y Andino. Debemos aclarar que el límite de 4.000 m entre ambos pisos es sólo una media, pudiendo en realidad presentarse más abajo en ciertos páramos (a 3.800 m) y más arriba (a 4.300 m) en otros.

### EL ALTIANDINO

En Venezuela los páramos por arriba de los 4.000 m se encuentran casi restringidos al núcleo central de páramo; la Sierra Nevada de Mérida, Sierra de Santo Domingo, La Culata y Sierra de Trujillo (Figura 1). Fuera de esta área las cordilleras no alcanzan tan elevadas alturas, y el Altiandino sólo podría encontrarse en algunos picos más altos a manera de pequeñas islas, pero en ellas los rasgos que definen el piso apenas están esbozados. Como puede observarse en la Figura 1 la cota de 4.000 m fragmenta el núcleo central de páramos en 3 "islotos", que se encuentran por lo tanto sin conexión directa entre sí; esto unido a condiciones climáticas pasadas y presentes diferentes en cada uno de ellos, imprime características propias a las tres áreas, las que influyen a su vez en el encadenamiento de la vegetación. El piso Altiandino puede definirse como una región morfoclimática caracterizada por rasgos actuales de clima periglacial intenso (definido éste por Tricart, 1970)

y un modelado con rasgos elaborados por un clima glacial pasado, similar al que todavía impera en las partes más altas; los casquetes glaciales y su ecotono; en Venezuela sólo hay glaciales en la Sierra Nevada de Mérida (Capítulos 1 y 2).

El impacto glacial que afectó este piso provocó rasgos de erosión y escultura glacial. El modelado de escultura glacial domina el aspecto del paisaje Altiandino: valles glaciales, valles colgantes, escalones rocosos, canales glaciales, circos, aristas, agujas y picachos, analizados por Schubert (1971, 1974, 1976).

Los valles glaciales en U poseen paredes muy abruptas, muchas veces suavizadas por una cubierta de derrubios de ladera; es común que en el fondo de los valles se formen turberas que pueden encontrarse hasta alturas de 4.300 m. Un valle glacial en U representa por lo tanto diversos ambientes: desde paredes pulidas con fuertes pendientes, pasando por un habitat formado por los derrubios que cubren a veces las laderas, hasta los contrastantes pantanos en el fondo del valle. Esta heterogeneidad en habitats se superpone con tipos de vegetación divergentes de modo que en un pequeño espacio encontramos varios ecosistemas coexistiendo.

Los rasgos producidos por erosión glacial incluyen estrías, surcos, formas de lomo de ballena y rocas aborregadas (Figura 2), formas que aparecen en la parte superior de los valles glaciales, por encima del límite de sedimentación glacial y fluvio-glacial (Schubert, 1976).

En el piso Altiandino los procesos de sedimentación glacial son de poca importancia, incluyen pequeñas morrenas secundarias de escaso desarrollo y altura relativa (10 a 30 m), situadas entre 4.200 y 4.400 m, las que según Schubert (1976), pueden representar "períodos de reavances menores durante la retirada principal Post-glacial de los glaciares o constituir morrenas neoglaciales".

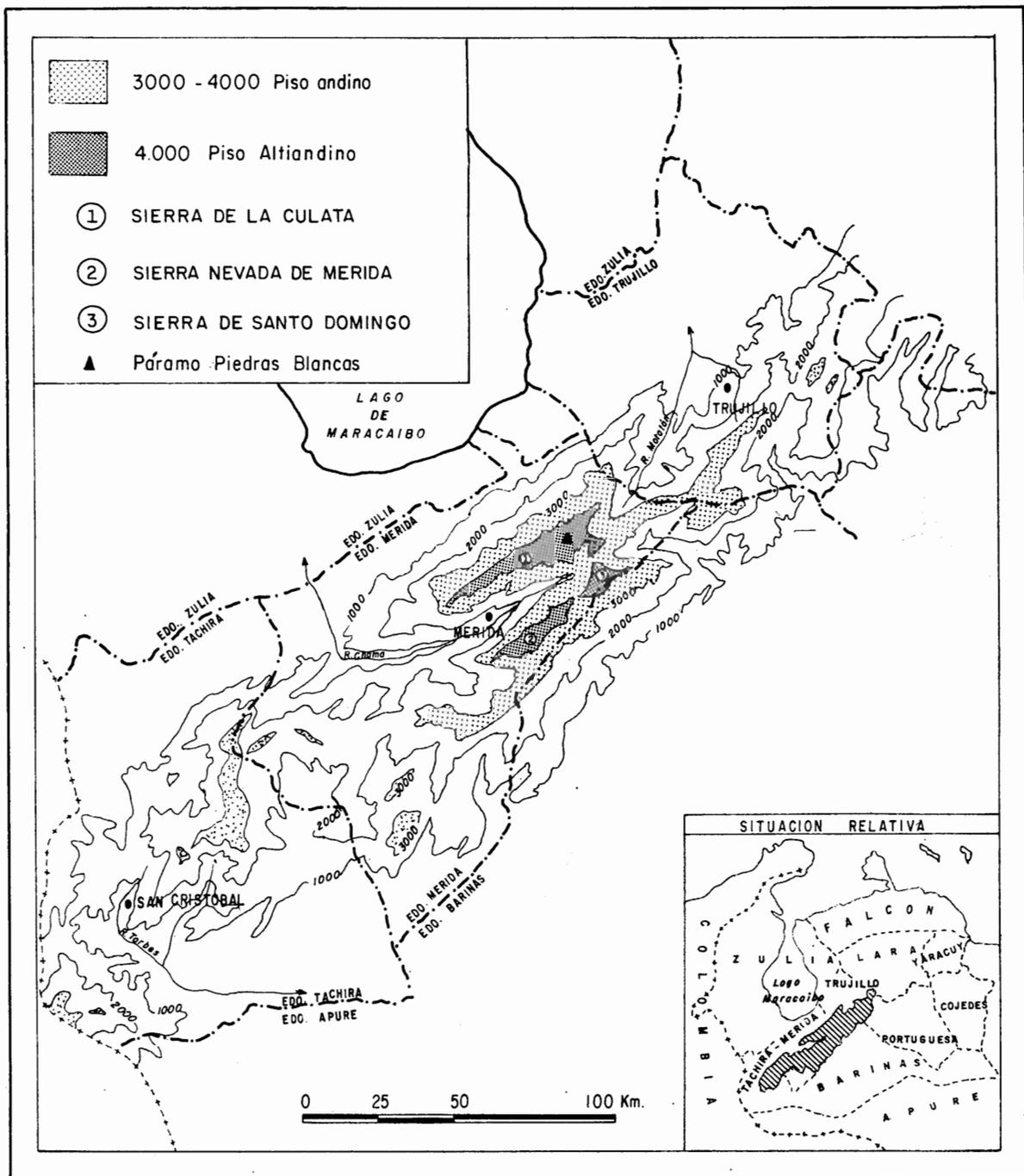


FIGURA 1: Mapa topográfico de la Cordillera de Mérida que muestra la distribución horizontal de los Pisos Altiano y Andino (de este último se resalta la parte superior por presentar vegetación paramera). Puede observarse que el Altiano se fragmenta en 3 "islas".



FIGURA 2: Paisaje modelado por los eventos glaciales: rocas aborregadas y valle en U. Quebrada de Mifafí, Sierra de La Culata ecotono entre Piso Andino y Altiandino. Foto G. Sarmiento.

### Clima y morfogénesis periglacial

El clima periglacial intenso del Altiandino condiciona ciclos frecuentes, hasta diarios, de congelamiento-descongelamiento. Si bien puede haber días libres de heladas en este piso, no hay períodos libres de ellas, como en el piso Andino donde se presentan en forma más estacional; en el Altiandino las heladas pueden presentarse en cualquier época del año (Monasterio y Reyes, 1980).

El evento más dinámico en la Ecología Periglacial es la transición diaria de la superficie del suelo congelada a su derretimiento en las

primeras horas de la mañana; este proceso provoca un modelado de la superficie del substrato con formación de esculturas estratificadas. Los rasgos más frecuentes del modelado del suelo en el Altiandino de Venezuela incluyen: bandas no-escogidas, polígonos, círculos escogidos, redes escogidas (Schubert, 1976), los que caracterizan los habitats más extremos donde sólo se encuentra el Desierto Periglacial y el Desierto casi absoluto. Rasgos comunes del Altiandino y de la parte superior del Andino incluyen: substrato estriado, micro-escalones, derrubios de ladera, exfoliación de turba, los que sin embargo son mucho menos significativos en el límite superior del piso Andino.

Los derrubios son muy frecuentes en las laderas de los valles y circos, sus fragmentos varían entre cantos a bloques de varios metros (Schubert, 1976); se originan en las altas paredes de los circos y valles (aristas y agujas) debido al congelamiento y acuñaamiento por hielo durante la noche. Por lo tanto la morfogénesis periglacial produce fenómenos contrastantes, que van a tener un gran significado ecológico, por un lado modelando el substrato y estructurando ambientes extremos donde sólo se instala el Desierto, por otra parte fracturando las rocas de las cumbres sobre cuyos derrubios puede instalarse posteriormente el Bosque Altiandino.

La aparición del clima periglacial intenso, otro rasgo que marca el límite inferior del Altiandino, se presenta en forma oscilante, más bajo en los páramos más secos, en el entorno de los 4.000 m como es el caso de Piedras Blancas, y más alto en los páramos más húmedos, alrededor de 4.300 m en la Sierra Nevada de Mérida. Piedras Blancas en la parte nororiental de la Sierra de La Culata (Figura 1) es el extremo seco del Altiandino con sólo 798 mm de precipitación (Pico del Aguila, 4.118 m); en la Sierra Nevada de Mérida los datos que poseemos indican un gradiente hídrico más húmedo (Loma Redonda, a 4.045 m, posee 1.553 mm de precipitación; Pico Espejo, a 4.765 m, 1.173 mm). Pico del Aguila y Loma Redonda que se encuentran casi a la misma altura divergen en la vegetación, la primera posee formaciones del Altiandino, la Segunda del Andino.

La franja altitudinal del Altiandino presenta su límite inferior desplazado hacia arriba en las vertientes con climas más húmedos lo que trae aparejado una alta humedad atmosférica que atenúa la frecuencia de heladas. El rango vertical de esta franja es de aproximadamente 700 m, así en el Páramo de Piedras Blancas se extiende desde los 4.000 m a los 4.765 m, la altura más elevada de sus cumbres; en cambio en la Sierra Nevada desde 4.300 hasta 5.000 m, aunque en este último caso las posibilidades de vida vegetal terminan en el ecotono de los glaciares, a 4.800 m.

La temperatura media anual en este piso oscila entre 2,5°C para su límite inferior (Pico del Aguila, 4.118 m) y -0,3°C para el límite superior de la vegetación (Pico Espejo 4.765 m), cerca de este límite aparecen las áreas cubiertas por glaciares. Las temperaturas mínimas medidas por nosotros hasta ahora a 0,10 m de altura bajan hasta -14°C, "stress" térmico nocturno que debe soportar la vegetación, Monasterio et al. (no publicado).

El piso altiandino es la franja de mayor proporción de nevadas, su frecuencia, duración de la nieve sin derretimiento y horas en las cuales se presentan han sido analizadas por Monasterio y Reyes (1980).

La influencia del clima no es el único factor que condiciona la morfogénesis periglacial, ya que la vegetación aunque sólo moderadamente desarrollada, juega un papel antagónico de freno importante. Por supuesto que un clima periglacial muy intenso no permite la instalación de la vegetación; sin embargo ella logra establecerse en los habitats menos extremos del Altiandino. En los habitats "extremos" aprovecha las fases o ciclos polianuales más favorables para instalarse, pero en este caso constituye un freno extremadamente débil y labil opuesto a la morfogénesis periglacial. Si por debajo de los 4.000 m la vegetación está intensamente desarrollada, por arriba de este límite predominan las áreas con substrato desnudo.

Las distintas formaciones del Altiandino se mantienen a través del tiempo equilibradas en su conjunto, pero sus distintas poblaciones son inestables en su espacio parcelar, colonizando y descolonizando sucesivas áreas de acuerdo a los impactos ambientales locales.

Podemos decir que en general en el Altiandino existe una superposición entre el área que fue modelada por la escultura y erosión glacial del pasado y el área actualmente afectada por un intenso clima periglacial, el que trae como consecuencia una fuerte morfogénesis periglacial. Los eventos pasados modelaron paisajes que a su vez inciden fundamentalmente en la diferenciación y patrón de distribución de los habitats actuales. Así el relieve de erosión y escultura

glacial es más propicio para la incidencia de los actuales procesos periglaciales.

El uso de la tierra en el Altiandino de Venezuela consiste en una ganadería muy extensiva de vacunos y equinos los que pastorean en las tierras comunales. También se aprovechan las condiciones climáticas para el almacenaje de papas en silos, así como la utilización de las cumbres para la instalación de estaciones de microondas. El turismo, es importante, concentrado sobre todo en la Sierra Nevada de Mérida, accesible por teleférico hasta los 4.700 m, mientras que una carretera pavimentada, la trasandina une los valles del Motatán y del Chama pasando por Pico del Aguila (4.118 m).

Es de hacer notar que las altas cumbres de Venezuela empiezan a ser afectadas por incipientes vertederos de basura, desechos aportados por los negocios y hotelería que atienden al turista sobre las altas rutas. En este ambiente de bajas temperaturas la posibilidad de reciclaje de los desechos vertidos parece ser extremadamente lenta. Siendo el Altiandino un ambiente de extrema fragilidad y constituyendo la cabecera de las cuencas hidrológicas más importantes del país su protección debería ser una política prioritaria. Como veremos sólo las estrategias altamente adaptativas de sus poblaciones naturales pueden mantener en "equilibrio" los ecosistemas de la alta montaña.

## EL ANDINO

El Piso Andino ocupa una franja altitudinal relativamente ancha cuyo límite superior lo constituye el contacto con el Altiandino, su límite inferior se halla en el entorno de los 2.000 m. Este piso presenta una gran heterogeneidad desde el punto de vista climático, geológico, geomorfológico, etc., ya que constituye también la franja más extendida en sentido horizontal en los Andes de Venezuela (Figura 1).

Para los fines de este trabajo nos interesa la porción más alta de esta franja, entre 2.800 a 4.000 m o Piso Andino Superior, pues en ella se encuentran fundamentalmente las formaciones vegetales de páramo. En cambio para enfocar

el poblamiento humano es necesario el análisis integrado del Piso Andino en su conjunto (ver capítulo 6).

Los factores más relevantes del Piso Andino Superior y que contribuyen a su gran heterogeneidad pueden sintetizarse así:

1. Diversidad climática dada por gradientes hídricos en sentido horizontal, desde páramos secos a húmedos. Superpuesto a lo anterior se encuentran diversos patrones de distribución de la precipitación: biestacionales, tetraestacionales, homogéneos, etc., lo que trae como consecuencia la existencia por una parte de páramos netamente estacionales, con problemas de recursos hídricos durante una época del año, y por otra parte páramos permanentemente húmedos (para mayor información ver Monasterio y Reyes, 1980).
2. La estacionalidad versus la repartición más uniforme de las lluvias, está en correlación con la frecuencia y repartición de las heladas. Si las precipitaciones son estacionales, las heladas numerosas, se concentran fundamentalmente en la época seca; con una repartición más homogénea de las lluvias, la frecuencia de las heladas es menor y están más distribuidas a lo largo del año.
3. La diversidad y diferenciación de habitats está en función por un lado del tipo de substrato: ígneo, metamórfico, sedimentario etc.; de la paleoecología pleistocena, que en este piso se caracterizó por un modelado de sedimentación glacial y fluvio-glacial, depositándose grandes complejos de morrenas que se encuentran fundamentalmente en el núcleo central de páramos: Sierra Nevada de Mérida, Santo Domingo, La Culata y Sierra de Trujillo, donde ha habido una fuerte influencia de las glaciaciones.
4. El asentamiento de las comunidades prehistóricas y de la época colonial también fue diverso en la franja andina, concentrándose en las áreas más favorables para los cultivos aborígenes (papas y otros tubérculos: *Ullucus tuberosus* y *Oxalis tuberosa*, leguminosas,

etc.), posteriormente en la época colonial dichas áreas también fueron las más explotadas para el cultivo de los cereales introducidos. El uso de la tierra fue más intensivo en los valles fértiles de los páramos más secos. (Ver Capítulo 6).

La frecuencia y repartición de las heladas es de primordial importancia tanto para la vegetación natural como para el uso de la tierra. A diferencia del Altiandino donde las heladas son recurrentes, en el piso Andino Superior se presentan con menor frecuencia ya que pueden existir, según los páramos, numerosos días, meses y hasta años libres de ellas. La concentración estacional de las heladas en una época del año permitió la agricultura en esta franja desde la época prehispánica, desarrollándose cultivos de ciclo corto durante la época lluviosa. Una repartición más homogénea de las precipitaciones permite en los páramos bajos una agricultura permanente. (ver Capítulo 6).

La temperatura media en el ecotono entre el Andino Superior e Inferior oscila entre 7° y 10°C, lo que corresponde a una altitud entre 2.800 y 3.400 m, según se trate de páramos secos o húmedos. Las heladas son un factor ecológico importante, su presencia aún en ciclos largos, constituye una barrera ecológica para las formaciones Selváticas del Andino Inferior. (Tabla 1).

Las diversas formaciones del Andino Superior tienen como carácter común la presencia de diversos estratos, así como la ausencia total de suelo desnudo que como vimos caracteriza a las formaciones del Altiandino. La transición más importante al pasar del Altiandino al Andino es la desaparición abrupta de las grandes superficies de suelo desnudo.

Las evidencias de glaciación en el piso andino consisten en una sedimentación glacial y fluvio-glacial, frecuentemente en forma de grandes depósitos de morrenas pertenecientes al nivel morrénico principal, la llamada Glaciación Mérida (Schubert, 1980). Los valles intermorrénicos constituyen uno de los ambientes de mayor

extensión en el piso andino. En los complejos morrénicos coexisten una diversidad de habitats lo que hace que la vegetación paramera se estructure en una serie de asociaciones.

El clima periglacial es de menor intensidad y sólo actúa en la parte superior del andino, dependiendo de las series climáticas secas o húmedas. Los rasgos más importantes de la morfogénesis periglacial en este piso incluyen: microescalones de ladera construídos por gramíneas, derrubios de ladera, exfoliación de turba, substrato estriado (Schubert, 1976). Por debajo de los 3.500 m no se evidencian rasgos periglaciales, es el área de uso agrícola; sin embargo hay un número no despreciable de días con heladas, sobre todo en los páramos más secos y con patrones hídricos estacionales.

## LA VEGETACION DEL ALTIANDINO

Los fenómenos periglaciales intensos del Altiandino constituyen un filtro para la colonización por la flora y un freno para la estructuración de la vegetación; las escasas formaciones que existen en este piso: Páramo Desértico, Desierto Periglacial y Bosque de *Polylepis*, poseen estructuras muy especializadas que les han permitido adaptarse a este medio ambiente de "stress" constante. En el terreno pueden coexistir con una distribución en mosaico Páramo Desértico, Desierto Periglacial y Desierto extremo (casi absoluto) según la intensidad creciente con que se manifieste la morfogénesis periglacial, este mosaico puede ser inestable en el tiempo, produciéndose un "cambio" en la ocupación del espacio, el Páramo Desértico puede destruirse y dar origen al Desierto etc. El Bosque de *Polylepis* en cambio se encuentra netamente restringido a los bloques fracturados *in situ*, y a los derrubios de ladera que son áreas atenuantes del clima periglacial. Esta es la única formación del Altiandino que se encuentra también en el límite superior del Andino. En la Tabla 1 presentamos el cuadro de dichas formaciones las que analizaremos a continuación.

## PARAMO DESERTICO

El Páramo Desértico como tipo de vegetación fue descrito inicialmente por Sarmiento et al. (1971) en el Altiandino de Venezuela. Dentro del Altiandino ocupa un rango entre 3.900 y 4.600 m, sin embargo esta distribución altitudinal varía de acuerdo a las condiciones impetantes localmente, alcanzando su máxima extensión en el Altiandino seco con fuerte impacto del clima frío. Al clima actual más seco correspondió también durante el Cuaternario un clima glacial más seco (Schubert 1976); es aquí donde el páramo desértico alcanza su máximo apogeo, porción nororiental de la Sierra de la Culata, Páramo de Piedras Blancas. En cambio a lo largo de un gradiente altitudinal húmedo en la Sierra Nevada de Mérida el páramo desértico no aparece hasta los 4.300 m, vemos así como el límite inferior de esta formación se encuentra más alto en los páramos más húmedos. La arquitectura del relieve también influye en su distribución y extensión, el Páramo de Piedras Blan-

cas está formado por extensas elevaciones conectadas entre sí; en cambio en la Sierra Nevada las cotas más altas están en forma de islas en la base de los picos Bolívar, Humboldt y otros de modo que el Páramo Desértico forma cinturones alrededor de estas elevaciones. La riqueza y la diversidad del modelado glacial van a proporcionar los habitats donde se instala esta formación del Páramo Desértico. (Figuras 2, 3 y 4).

Fisonómicamente el Páramo Desértico es un *Rosetal alto y abierto* que consta en general de dos estratos, el primero entre 1 y 3 m de altura y de 5 a 30% de cobertura está constituido por rosetas arborescentes, espaciadas entre sí, con una distribución semejante a las formas columnares de las caetáceas de los desiertos. El segundo estrato contrasta con el primero en altura ya que se presenta adherido al suelo, a ras del mismo, pero es también totalmente discontinuo, oscilando su cobertura entre el 2% y el 40%. El porcentaje de suelo desnudo y de rocas varía entre 50% y 90%, según los habitats (Figura 5).

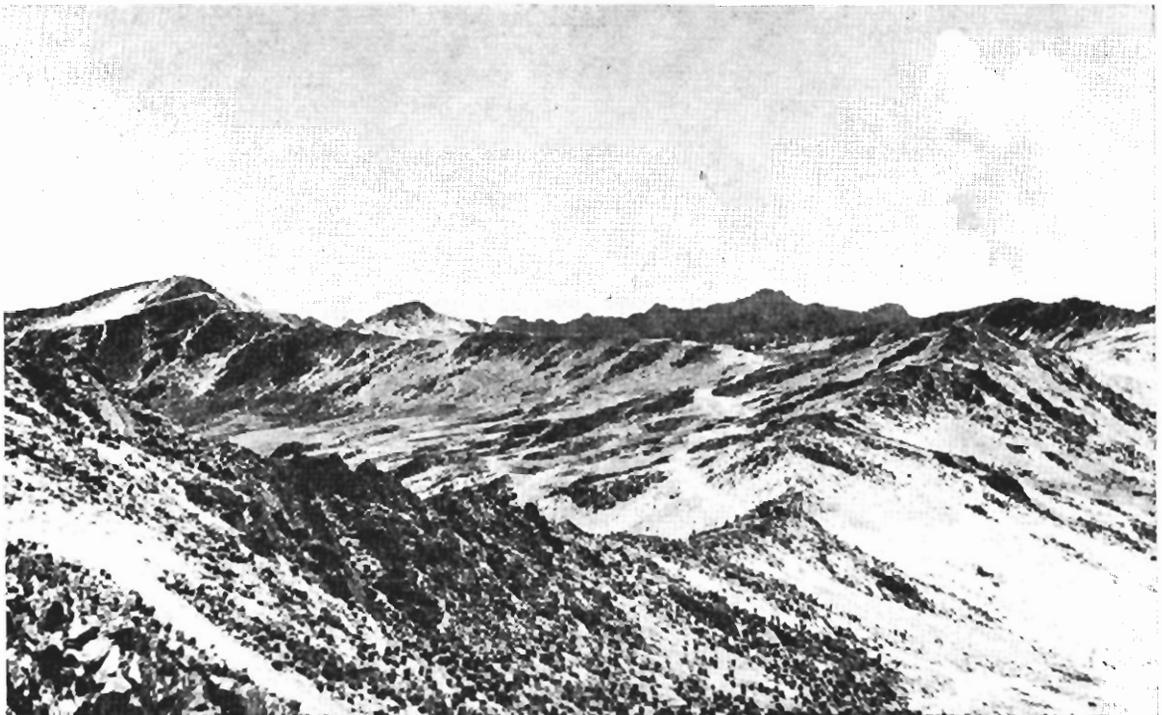


FIGURA 3: Paisaje característico del Altiandino en la porción Nororiental de la Sierra de La Culata, con Páramo Desértico y Desierto Periglacial. Foto Nuni Sarmiento.

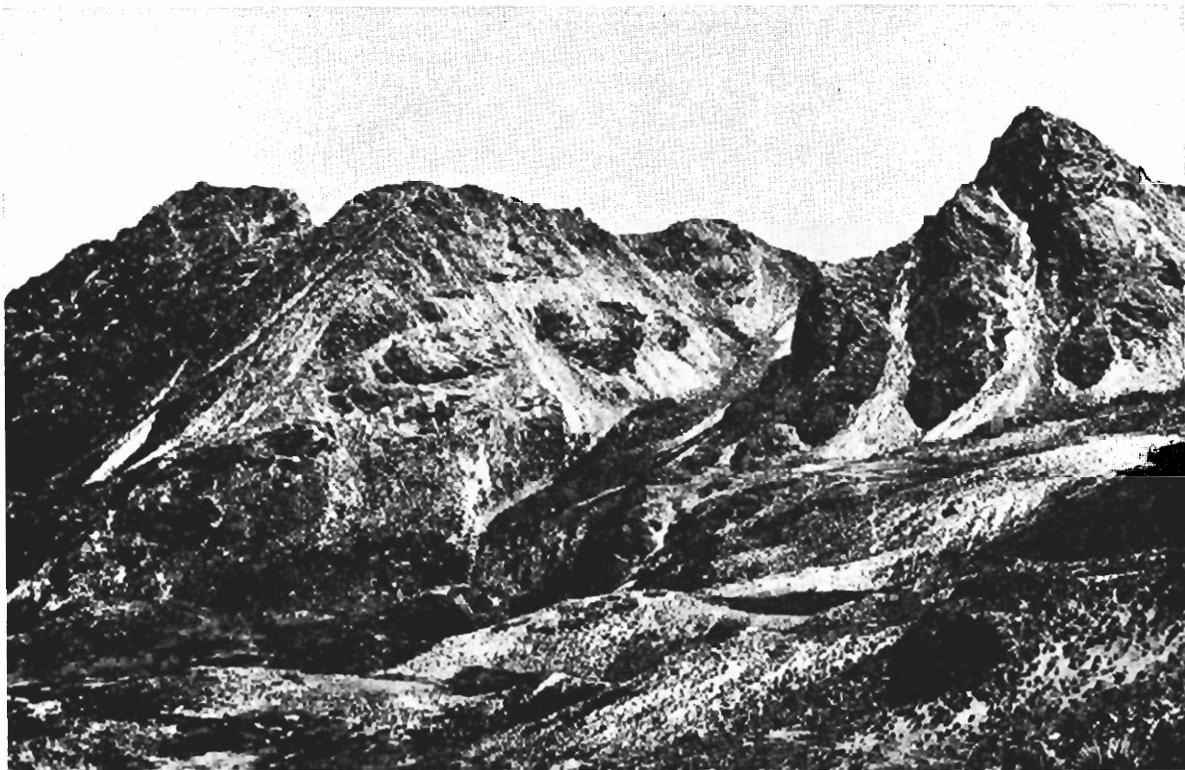


FIGURA 4: Páramo Las Cruces en la porción Nororiental de la Sierra de La Culata, donde coexisten en mosaico diversas asociaciones de Páramo Desértico, encadenadas a la diversidad de habitats presentes en esta área del Altiandino. Foto Nuni Sarmiento.

El primer estrato, a veces extremadamente abierto, está formado exclusivamente por árboles pertenecientes al género *Espeletia* (Figura 6). Los extremos en los valores de cobertura (5 al 30%) son debidos por un lado al rango altitudinal relativamente amplio en el cual se distribuye esta formación (que alcanza en su límite superior zonas con temperaturas mínimas muy bajas), como a la posición topográfica y al tipo de sustrato sobre los cuales se encuentra. Así sobre terrenos planos, fondos de vallecitos y cubetas, presenta mayores valores de cobertura, contrastando con los que se encuentran en zonas adyacentes sobre pendientes abruptas, donde predomina el suelo desnudo (Figuras 7 y 8).

El aspecto del primer estrato es notable por la presencia exclusiva de la forma "árbol monocaule": un único tronco sin ramificar terminado por una roseta apical. Las especies que lo integran son todas perennifolias, la biomasa de

hojas de la roseta apical está siempre presente, y los valores de cobertura y peso seco epígeo no presentan cambios significativos a lo largo del año. Sólo en el momento de la reproducción se producen cambios en el aspecto, biomasa total y cobertura, por el desarrollo de numerosas inflorescencias axilares en las hojas basales de las rosetas. Podemos decir que la biomasa fotosintética está siempre presente y tiende a ser constante todo el año, mientras que la biomasa reproductiva es estacional (Figura 6).

Las hojas que componen la roseta son de tamaño mesófilo a macrofilo, abundando más el segundo tipo; son hojas relativamente angostas pero largas, extremadamente lanuginoso-pubescentes, lo que enmascara en parte su escleromorfia y carnosidad. El follaje muerto permanece adherido al tronco, recubriéndolo completamente hasta su base. Por su descomposición extremadamente lenta constituye una cubierta

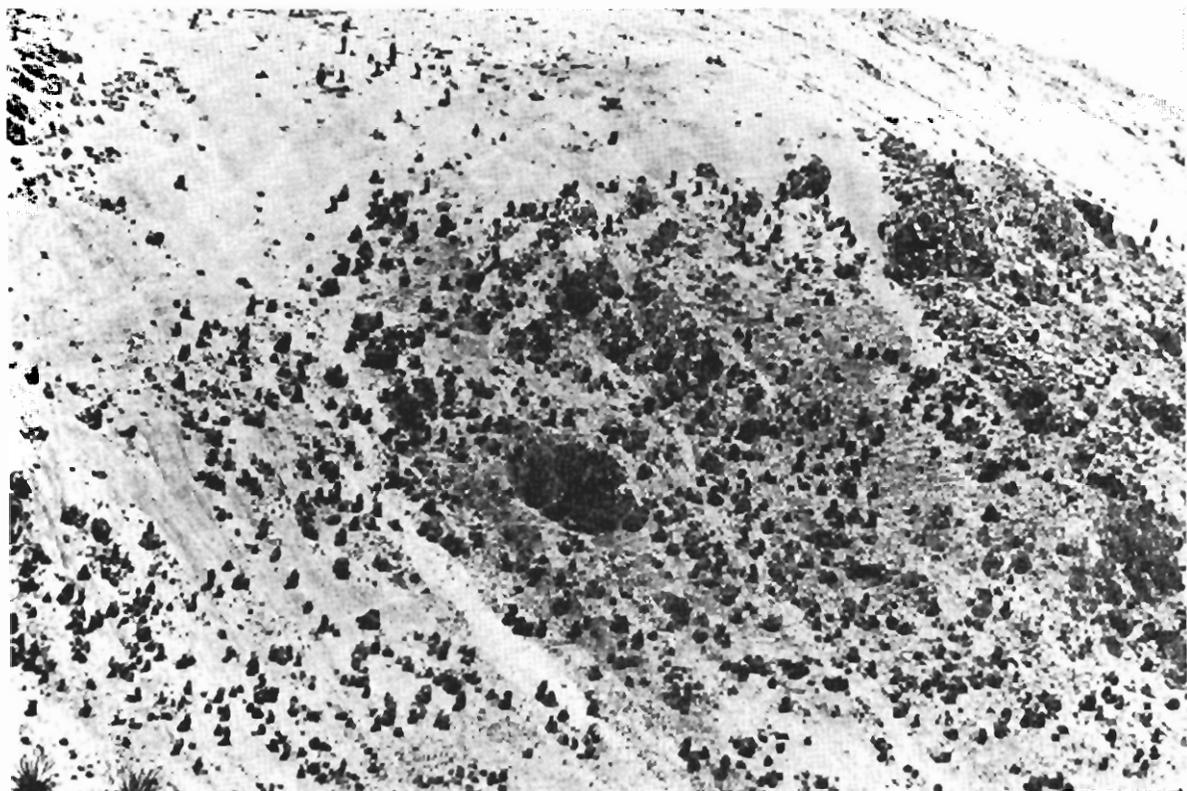


FIGURA 5: En la fotografía se observa la distribución horizontal y el grado de cobertura del Páramo Desértico (Asociación de *Espeletia lutescens* y *Espeletia timotensis*) la Sierra de La Culata. Foto Nuni Sarmiento.

protectora que a manera de un forro desempeña entre otras funciones también la de aislante térmico de los tejidos vivos del tronco (Figura 6).

El segundo estrato contrasta notablemente con el primero por la gran discontinuidad vertical entre los dos. Este frecuentemente no sobrepasa unos escasos cm sobre la superficie del substrato. Las formas de vida más importantes son aquí plantas en cojines densos y achatados con tendencia a desarrollar una forma circular. Las especies más importantes pertenecen a los géneros *Azorella*, *Arenaria*, *Aciachne*, *Lucilia*, todas ellas perennes siempreverdes, con hábito bien herbáceo o leñoso. Existen también formas en roseta acaule de pequeño tamaño, siempreverdes, de los géneros *Hypochoeris*, *Calandrinia*, *Oenothera*, *Malvastrum*, *Draba*, etc. (Figuras 9 y 10).

En algunas asociaciones se encuentran arbustos dispersos de pequeño porte (20 a 40 cm de

altura), igualmente perennifolios, pertenecientes a los géneros: *Senecio*, *Hinterhubera*, *Lachemilla* y *Draba*. El tamaño de las hojas en todas estas especies oscila entre microfilas y leptofilas.

Dado que las formas de vida de este estrato bajo son todas perennes siempreverdes, su cobertura tiende a permanecer constante a lo largo del año, pero el impacto de las heladas sobre el substrato puede destruir la vegetación modificando de este modo su cobertura.

### Principales asociaciones del Páramo Desértico

Diversas asociaciones pertenecientes a este tipo de vegetación se interdigitan formando un patrón de distribución reticulado ó en mosaico, correlacionado con una distribución de igual tipo en los factores ambientales locales: edáfico - hídrico, pendiente, exposición,

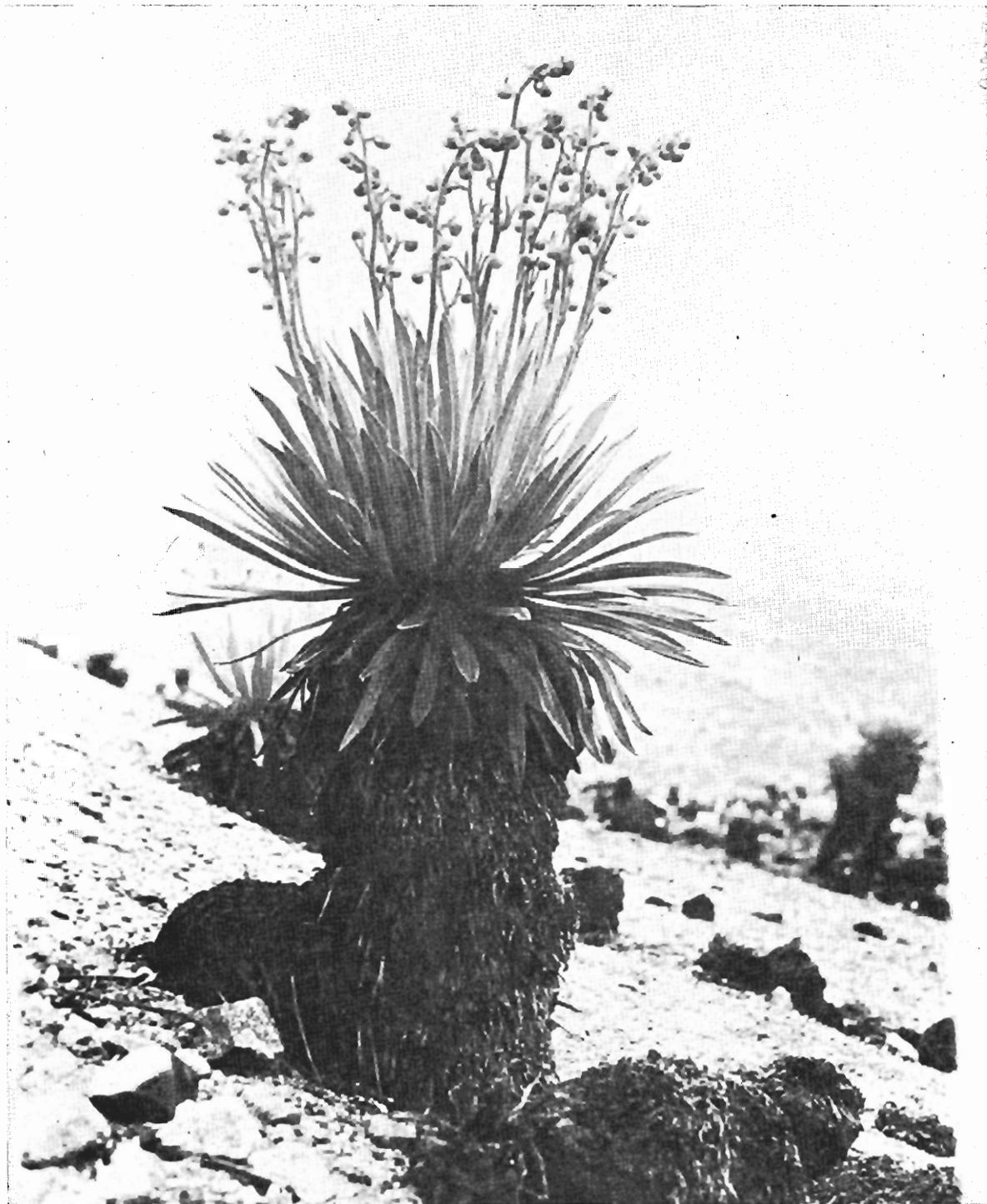


FIGURA 6: La forma "árbol monocaule" es el componente característico del primer estrato del Páramo Desértico, en este caso particular *Espeletia lutescens* a 4.200 m de altitud en la porción Nororiental de la Sierra de La Culata, Foto Nuni Sarmiento.



FIGURA 7: Aspecto del Páramo Desértico sobre un relieve suave y a una altitud de 4.100 m, factores que condicionan que esta formación presente los más altos valores de cobertura. (Asociación de *Espeletia timotensis*, cerca de Pico del Aguila, Sierra de La Culata). Foto Nuni Sarmiento.

tipo de depósito y substrato. También pueden disponerse las distintas asociaciones en toposecuencias correlacionadas con mesogradientes y sus consiguientes cambios mesoambientales. Hemos distinguido cuatro asociaciones principales (Tabla 2) que describiremos a continuación:

#### 1. Rosetal de *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis*

En el área del Páramo de Piedras Blancas comienza a 4.000 m y alcanza en su límite superior la cota de 4.500 m siendo la asociación del Páramo Desértico que cubre mayor extensión. Su hábitat preferencial está constituido por laderas empinadas como son los faldeos montañosos sobre afloramientos rocosos recubiertos por depósitos de ladera, o las formas de erosión modeladas por los glaciales (paredes de los circos y de los altos valles glaciales) que posteriormente se recubren de depósitos coluvia-

les originados por fragmentación de las aristas y agujas de las cumbres debido al congelamiento nocturno. Los depósitos coluviales donde se encuentra esta asociación son gravas angulosas de pocos cm de tamaño promedio (oscilando de 2 a 20 cm), siendo la asociación de Páramo Desértico que se encuentra sobre substratos de fragmentos más pequeños. Toda unidad geomorfológica de modelado glacial con pendientes abruptas y sustrato móvil constituye un hábitat potencial para el Rosetal de *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis*. (Figura 8). Sus suelos son esqueléticos, móviles en las superficies no cubiertas por la vegetación debido a la intensidad de los procesos eripedológicos (Figura 8), sin embargo la vegetación que ha logrado instalarse ejerce una resistencia notable, fijando eficientemente diversas áreas del terreno. Las rosetas del primer estrato juegan un papel preponderante en este proceso actuando como islotes que acunían áreas del substrato.



FIGURA 8: Sobre pendientes abruptas el Páramo Desértico presenta los más bajos valores de recubrimiento (Asociación de *Espeletia timotensis* cerca de Pico del Aguila). Foto Silvino Reyes.

Las rosetas monocaules presentan en esta asociación su máximo desarrollo y altura, sobrepasando a veces los 3 m, (Figura 11). Los individuos se presentan más o menos espaciados unos de otros en función de la cobertura de la vegetación (5 a 30%), alcanzando sobre sitios más planos y en su límite altitudinal inferior los más altos porcentajes de recubrimiento (Figuras 12 y 13), mientras que sobre laderas fuertemente empinadas y a mayores alturas aparecen los más bajos índices (5%) (Figura 8). En ciertas áreas los cambios ambientales drásticos parecen destruir cíclicamente las poblaciones relativamente estabilizadas, (Figura 14).

*Espeletia lutescens* y *Espeletia timotensis* son dos especies muy similares en cuanto a sus rasgos arquitecturales y morfoecológicos, además estrechamente asociadas fitosociológicamente; si bien ambas viven en un mismo habitat parecen explotar diferentes nichos pues las raíces de *Espeletia lutescens* son de mayor desarrollo y penetran un poco más en el suelo (hasta 15 cm), en *Espeletia timotensis* en cambio las raíces son subsuperficiales, de tipo adventicio, y con frecuencia algunas se tornan ascendentes utilizando como substrato la hojarasca húmida en descomposición aún adherida a la base del tronco, cortocircuitando de este modo quizás el ciclo de los nutrientes.

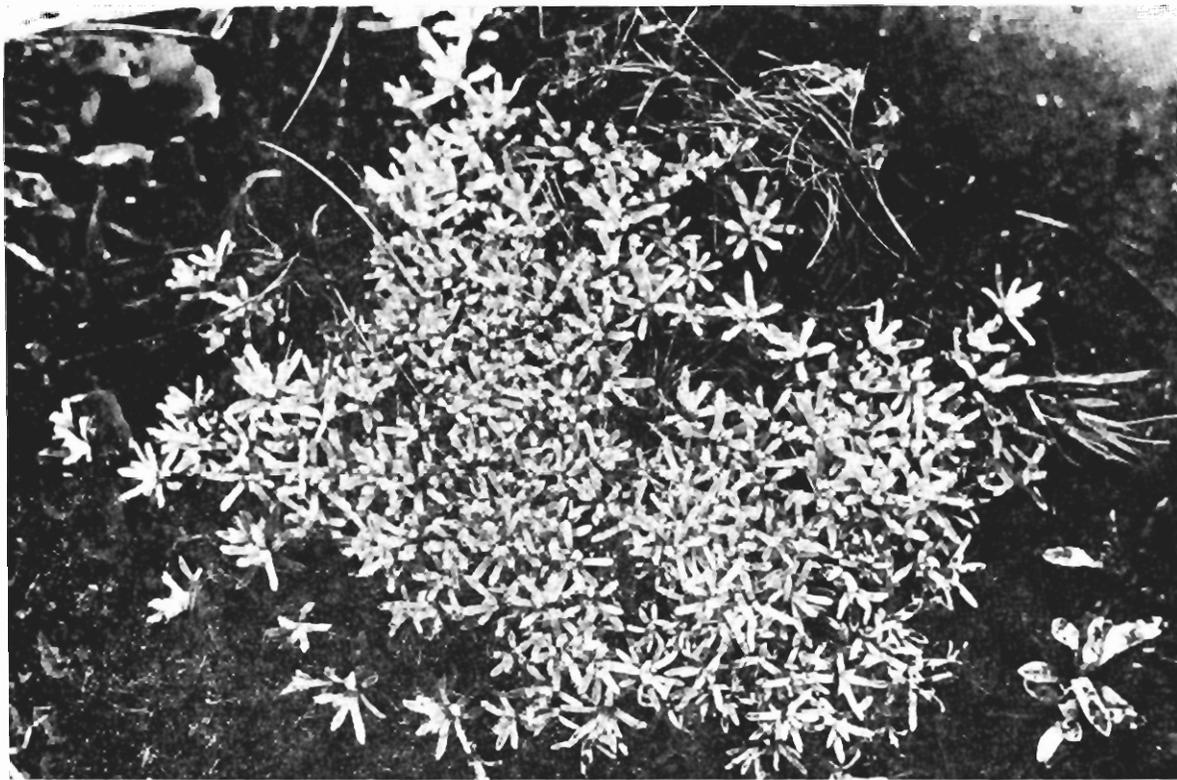


FIGURA 9: Cojín de *Lucilia radicans* componente del estrato bajo del Páramo Desértico, a 4.200 m, Páramo de Piedras Blancas, porción Nororiental de La Sierra de La Culata. Foto M. Fariñas.

El estrato bajo está dominado esencialmente por formas en cojines, de las especies *Azorella julianni*, *Arenaria jahnii*, *Arenaria musciformis*, *Montia meridensis*, gramíneas como *Agrostis breviculmis* y *Poa pauciflora*, y el líquen *Thamnolia vermicularis* que es relativamente abundante sobre los suelos descubiertos.

## 2. Rosetal de *Espeletia moritziana*

Esta asociación se localiza fundamentalmente sobre sustratos rocosos: cumbres, crestas de los circos, afloramientos rocosos, escalones rocosos, derrubios periglaciales de grandes bloques que cubren las laderas de las quebradas, rocas aborregadas, aristas y picos. El grado de pendiente y posición topográfica donde se encuentra esta asociación es variable ya que se ubica desde las crestas hasta las partes inferiores de los valles o circos en función del sustrato rocoso. Su rango

altitudinal está entre 4.200 y 4.600 m, sobrepasando en su límite superior a la asociación anterior por la posibilidad de su instalación en aristas y crestas. Su distribución espacial puede formar mosaicos con la asociación de *E. lutescens-E. Timotensis*, interdigitándose en la misma área, una sobre sustratos más finos y la otra sobre los rocosos (Figura 15).

El primer estrato es monoespecífico, estructurado por *Espeletia moritziana*. Es relativamente bajo, ente 0,30 m y 1 m, correspondiendo los valores inferiores a la asociación sobre afloramientos rocosos o rocas aborregadas, siendo en este caso las alturas del tronco menores, pues los individuos se acoplan a las hendiduras de las rocas y no presentan un tronco erecto (Figura 16). Sus raíces son finas y extensivas penetrando por los intersticios rocosos explotando el suelo esquelético orgánico-mineral que se ha



FIGURA 10: Entre los cojines de *Arenaria jahnii* se puede observar a *Calandrinia acaulis*, en flor, y *Calamagrostis* sp. Esta agrupación de especies característica del Altiandino se encuentra en el estrato más bajo del Páramo Desértico y en el Desierto Periglacial.

formado en la interfase roca-planta. La posibilidad de esta especie de explotar este habitat nos indica que posee un carácter pionero en una sucesión sobre roca desnuda.

Cuando se encuentra sobre derrubios de grandes bloques su porte es erguido y su altura mayor, explotando en este caso el mismo habitat que el bosque de *Polylepis sericeae*, en las Figuras 17 y 18 se observa la convergencia en la forma de distribución de las 2 especies (disposición en forma de “colada”). Esta distribución y explotación tan similar del mismo habitat nos induce a pensar en que debe existir cierta “competencia” entre las dos especies.

El habitat de esta asociación presenta condiciones menos extremas que la anterior, por su microclima edáfico, ya que los intersticios de las rocas son refugios térmicos, allí las bajas temperaturas no provocan los mismos procesos que sobre suelos sueltos. Por lo tanto, aunque ésta es la asociación que alcanza un rango altitudinal más alto y esto significa condiciones más drásticas climáticamente, el ubicarse en ambientes más protegidos compensa el rigor del mesoclima.

La cobertura del estrato de rosetas se encuentra en general dentro del rango de la formación, los valores más bajos se dan sobre rocas sin fracturar y rocas aborregadas, (Figura 19) los



FIGURA 11: Asociación de *Espeletia lutescens*-*Espeletia timotensis*, Puede observarse la altura de las rosetas monocaules, que alcanzan en esta asociación valores de 2 a 3 m. Porción Nororiental de la Sierra de La Culata, Páramo de Pico del Aguila a 4.200 m. Foto S. Reyes.

más altos sobre derrubios de bloques grandes, en cuyo caso presenta un patrón espacial más agrupado y simétrico que recuerda la fisonomía de un bosque enano (Figura 17).

El estrato bajo no presenta formas en cojín, sino que está formado por pequeños arbustos o hierbas, como *Senecio imbricatifolius*, *Castilleja fissifolia*, *Senecio funkii*, *Hintherubera imbricata*, *Hintherubera lasquei*, *Draba funkiana* o rosetas acuales leñosas como *Draba empetroides*, *Draba bellardii*. La biomasa subterránea del segundo estrato, dada por las raíces que penetran en los intersticios rocosos, suele ser mayor que la biomasa aérea (Monasterio, datos no publicados).

### 3. Rosetal de *Espeletia semiglobulata*.

*Espeletia semiglobulata* tiene como característica diferencial el poseer dos hábitos de vida. Uno como árboles monocaules erectos cuya altura no sobrepasa 1 m y cuyos individuos están distanciados entre sí como en las asociaciones anteriores. Su habitat en este primer caso son las pendientes empinadas con sedimentos sueltos (gravas de 2 a 20 cm) pero a diferencia de la asociación de *Espeletia lutescens-timotensis*, pequeñas corrientes de agua subsuperficiales confieren gran humedad al suelo, el que permanece saturado la mayor parte del año.

La otra forma de vida es cuando los troncos de *Espeletia semiglobulata* se tornan decumben-



FIGURA 12: *Espeletia timotensis* en el Páramo de Pico del Aguila sobre pendientes relativamente moderadas alcanza valores de crecimiento intermedios entre los observados en el sitio de la figura 8 y la 13. Foto S. Reyes.

tes, disponiéndose postrados sobre la superficie del substrato semejando cojines gigantes. (Figura 20). En esta posición los troncos crecen acostados, actuando como grandes rizomas aéreos, la postura favorece la actividad de las yemas axilares, formando entonces nuevas rosetas a lo largo del tronco (Figura 21). El patrón de distribución de las plantas en este caso se presenta agrupado; el sustrato se halla recubierto por una gran acumulación de hojarasca sin descom-

poner proveniente de los grandes cojines, constituyendo un suelo típico de turba, ya que esta asociación alcanza su máximo desarrollo en las turberas que se forman entre los escalones rocosos de los circos. La sucesiva secuencia de escalones rocosos y turberas con *Espeletia semiglobulata* puede observarse muy nítidamente cerca de la Laguna Espejo, en la base del Pico Espejo, Sierra Nevada de Mérida. Este habitat de suelo de turba proporciona un microambiente



FIGURA 13: Puede observarse, en posiciones topográficas bajas, el aspecto del Rosetal de *Espeletia lutescens-timotensis*. Páramo de Pico Güila durante una nevada en agosto de 1976. Foto M. Fariñas.

edáfico menos extremo, donde el impacto de las heladas es "absorbido" por la hojarasca.

*Espeletia semiglobulata* es la especie dominante de la asociación de Páramo Desértico que explota los ambientes más húmedos, siendo su extremo hídrico las turberas; sin embargo, en ninguno de estos habitats la cobertura de la vegetación se aparta significativamente del rango de valores dados para la formación.

Su rango altitudinal oscila entre 3.900 a 4.300 m superpuesto a las turberas que se forman entre los escalones de los circos. Puede encontrarse en mosaico con otras asociaciones de la formación que ocupan las paredes empinadas de los circos o los escalones rocosos, pero quizás el contacto más impactante es con el Bosque de *Polylepis* que se encuentra sobre derrubios rocosos que recubren las paredes empinadas de los



FIGURA 14: Se observa en la foto una alta mortalidad de individuos adultos de *Espeletia lutescens*, en ciertas áreas los cambios ambientales drásticos pueden destruir cíclicamente las poblaciones relativamente estabilizadas. Foto M. Fariñas.

circos, extendiéndose en su base hasta las depresiones pantanosas, donde ocurre un cambio súbito de bosque a rosetal de pantano.

#### 4. Rosetal de *Espeletia spicata*

Esta última asociación del Páramo Desértico ocupa un rango altitudinal entre 4.000 y 4.300 m. Se encuentra en habitats intermedios, substratos donde coexisten gravas (hasta 20 cm) y pequeños bloques angulosos (entre 20 a 30 cm) (Figura 22), en posiciones topográficas

intermedias en las pendientes de los circos. En su límite inferior se interdigita con la asociación de *Espeletia semiglobulata* y en el superior con la de *Espeletia lutescens-timotensis* o con la de *Espeletia moritziana*.

El primer estrato, de rosetas monocaules alcanza hasta 3 m de altura. El estrato bajo está formado esencialmente por *Azorella julianii*, *Montia meridensis*, *Senecio funkii*, *Hinterhubera imbricata*, *Senecio sclerosus*, ya que debido al substrato heterogéneo pueden coexistir arbus-tos y formas en cojín.

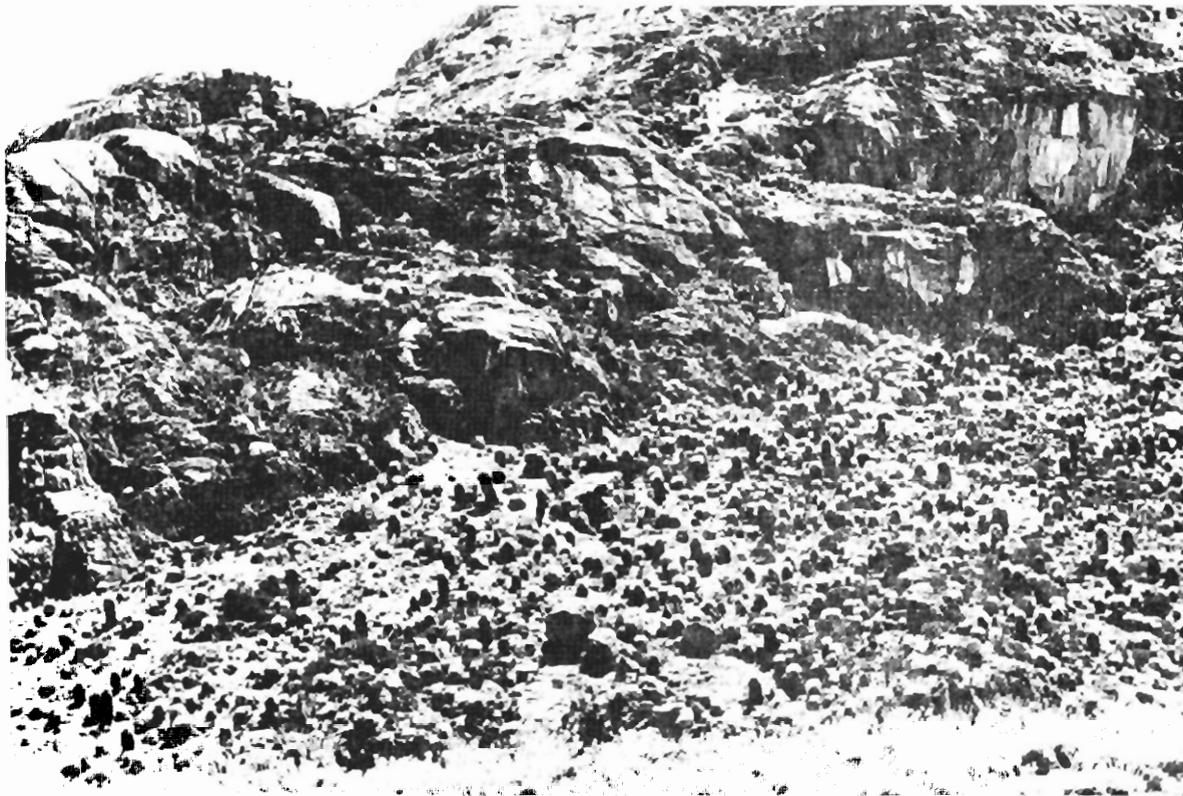


FIGURA 15: Sobre los afloramientos rocosos se instala la Asociación de *Espeletia moritziana*, en la base sobre sedimentos sueltos la asociación de *Espeletia lutescens-timotensis*. Foto Nuni Sarmiento.

### Consideraciones finales

El Páramo Desértico en Venezuela está formado por 4 asociaciones que se interdigitan en el área de la formación, sin embargo a pesar de ocupar una misma área geográfica cada una de ellas explota un hábitat muy preciso y bien definido, existiendo una notable compartimentalización del espacio entre ellas. Hay niveles altitudinales donde coexisten todas por presentarse un mosaico de los diversos hábitats al que se superpone el de las respectivas asociaciones. Pero además las asociaciones están encadenadas siguiendo un gradiente altitudinal, es así como *Espeletia semiglobulata* se reparte entre los 3.900 y los 4.200 m, *Espeletia spicata* entre 4.100 y 4.300 m, *Espeletia lutescens-Espeletia timotensis* de 3.900 a 4.500 m y *Espeletia moritziana* alcanza los 4.600 m, existiendo también por supuesto el mismo encadenamiento altitudinal entre los diversos hábitats.

La asociación de *Espeletia lutescens-Espeletia timotensis* es la de mayor éxito ecológico en el área de la formación, quizás debido a que los hábitats que explota están más representados, éstos son como ya vimos los ambientes más desfavorables (substratos móviles) donde actúa más enérgicamente el clima periglacial, parece ser por consiguiente la asociación de mayor resistencia a los impactos ambientales.

*Espeletia moritziana* alcanza las cotas más altas, pero esta especie no presenta los caracteres de resistencia de las anteriores, podemos considerarla como ubicuista, pues explota hábitats refugio, logrando alcanzar así la mayor altitud dentro de las especies del género *Espeletia* y además es el "árbol" que sube más alto en el páramo.

A nivel de las 4 asociaciones descritas para la formación la compartimentalización del es-

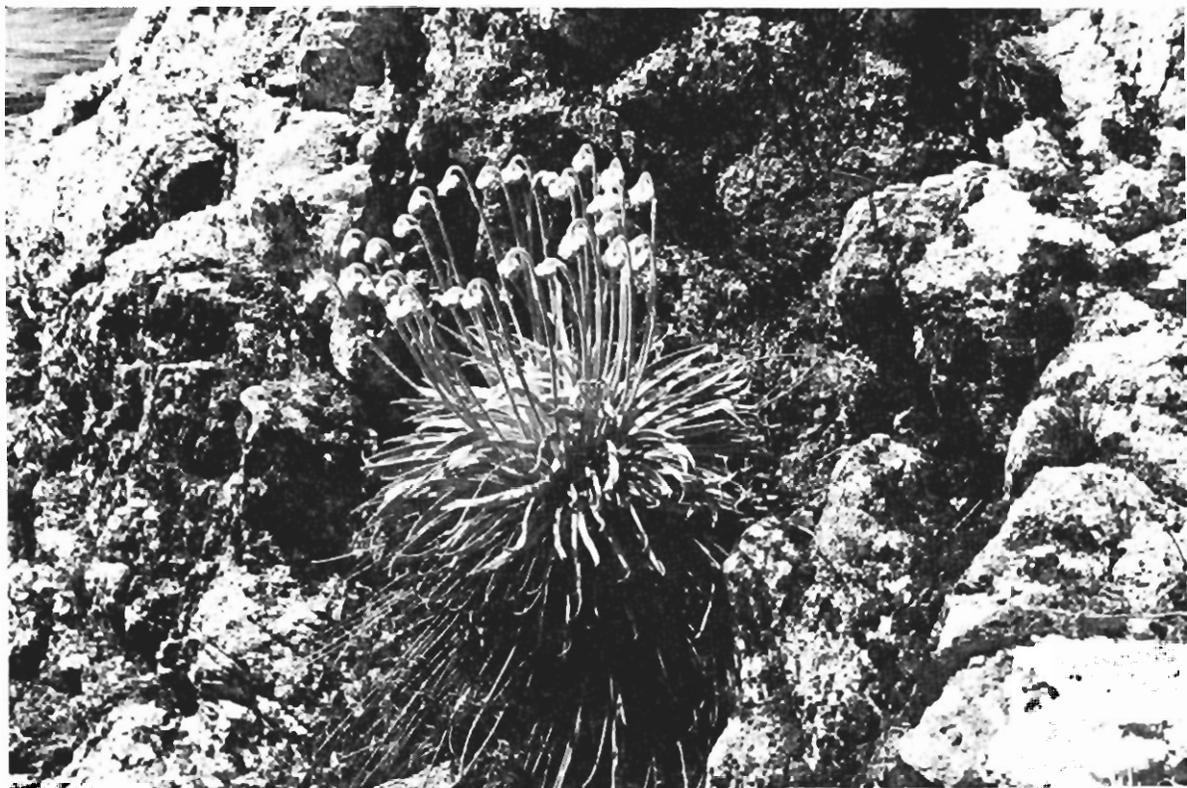


FIGURA 16: *Espeletia moritziana* sobre afloramientos rocosos en el Páramo de Piedras Blancas a 4.200 m. Foto M. Pardiñas.

pacio y el área que cada una ocupa parece resultar más bien de una adaptación de cada asociación a un habitat determinado, más que a fenómenos de competencia o desplazamiento de asociaciones entre sí.

El Páramo Desértico presenta una relativa riqueza florística, si consideramos las condiciones extremas de desierto frío en las cuales se encuentra, donde no hay períodos libres de heladas. Sin embargo, a pesar del carácter diario de las heladas, en cada ciclo de 24 horas alterna un ambiente relativamente “desfavorable” con otro más “favorable”, ya que el suelo, a diferencia de la tundra, se descongela todos los días. Paralelamente a la riqueza florística, la arquitectura, morfoecología, los ritmos continuos de crecimiento y producción, la perennidad del follaje, y las hojas relativamente grandes, etc., son caracteres nunca presentes en los desiertos fríos extratropicales.

## DESIERTO PERIGLACIAL

Altitudinalmente ocupa una franja desde 4.000 a 4.800 m, coincidiendo su límite inferior con el del Páramo Desértico, pero sobrepasando en su límite superior. La vegetación del Desierto Periglacial es extremadamente rala, discontinua: pequeños manchones de plantas o individuos aislados están separados entre sí por grandes áreas de substrato sin recubrimiento.

En el límite superior de esta formación la temperatura media anual es inferior a 0°C, la estación de Pico Espejo, en pleno Desierto Periglacial, a 4.765 m, presenta valores de -0,3°C, no se poseen registros en Venezuela a mayores alturas. Sobre los 4.600 m el substrato se hiela todos los días, pero el ritmo de congelamiento nocturno-desecongelamiento diurno no es tan claro en este nivel, las heladas pueden continuar o presentarse también en algunas horas del día



FIGURA 17: Asociación de *Espeletia moritziana* sobre derrubios rocosos en la Sierra Nevada de Mérida. Foto M. Fariñas.

(Monasterio y Reyes, 1980). Esto significa que en el ciclo diario a veces pueden predominar más horas con heladas que sin ellas. En cambio hasta 4.000 m en el área que comparte el Desierto Periglacial con el Páramo Desértico, se mantiene la tendencia de heladas nocturnas y descongelamiento diurno, en este nivel hay además días libres de heladas a lo largo del año.

Hemos mapeado dos tipos de Desierto Periglacial, el primero que comienza en los niveles más bajos, en contacto con las asociaciones de

Páramo Desértico, se encuentra sobre sedimentos finos y fragmentos rocosos de mediano tamaño. El segundo sobre afloramientos rocosos entrando en contacto en su límite superior con los glaciares.

El desierto del nivel inferior altiandino está localizado en los lugares localmente menos favorables: pendientes extremadamente abruptas, áreas de derrumbes relativamente recientes, es decir constituyen sus habitats substratos de inestabilidad y movilidad. En ellos hay una fuerte



FIGURA 18: Bosque de *Polylepis sericeae* sobre derrubios rocosos en la Sierra Nevada de Mérida, explotando un habitat equivalente al del Rosetal de *Espeletia moritziana*. Foto Fariñas.

incidencia de la morfogénesis periglacial que modela diferentes rasgos, tales como: suelos estriados, polígonos, círculos escogidos, bandas no escogidas, etc., analizados por Schubert (1976); existen también agrupaciones de piedras o redes incipientes en las partes planas de los altos valles que se originan por fracturación en las cumbres por efecto de las heladas y que luego ruedan hacia las partes más bajas (Schubert 1976, Hastenrath 1971), estas agrupaciones pedregosas también constituyen un habitat para el Desierto Periglacial.

En los refugios rocosos, que son ambientes menos extremos, entrando casi en contacto con las lenguas glaciares el Desierto Periglacial alcanza las máximas alturas: 4.800 m. Dado el gran retroceso de los glaciares observados en este siglo en la Sierra Nevada de Mérida, Sievers

(1888, 1908 y 1911) Jahn (1925 y 1931), el área "vacía" provocada por el retroceso del glacial está siendo colonizada por esta formación que se encuentra por lo tanto avanzando altitudinalmente en los páramos de Venezuela.

Su área de distribución se localiza en la Sierra de La Culata, donde el Desierto del primer nivel alcanza su máximo apogeo en la franja seca del Altiandino, llegando a 4.700 m; es sin embargo en la Sierra Nevada de Mérida donde el desierto sobre rocas, debajo de los glaciares, tiene su máxima extensión, pues sube hasta los 4.800 m. Vareschi (1956) analiza el límite altitudinal del Desierto de alta montaña, comparando el Desierto en las condiciones de alta montaña tropical (Sierra Nevada de Mérida) y el Desierto Alpino en los Alpes de Europa.



FIGURA 19: En la foto puede observarse la escasa cobertura de la asociación de *Espeletia moritziana* cuando se encuentra sobre rocas sin fracturar. Foto G. Sarmiento.



FIGURA 20: Asociación de *Espeletia semiglobulata* formando grandes cojines en pequeñas áreas de drenaje. En la cumbre la asociación de *Espeletia lutescens-timotensis*. Foto Nuni Sarmiento.

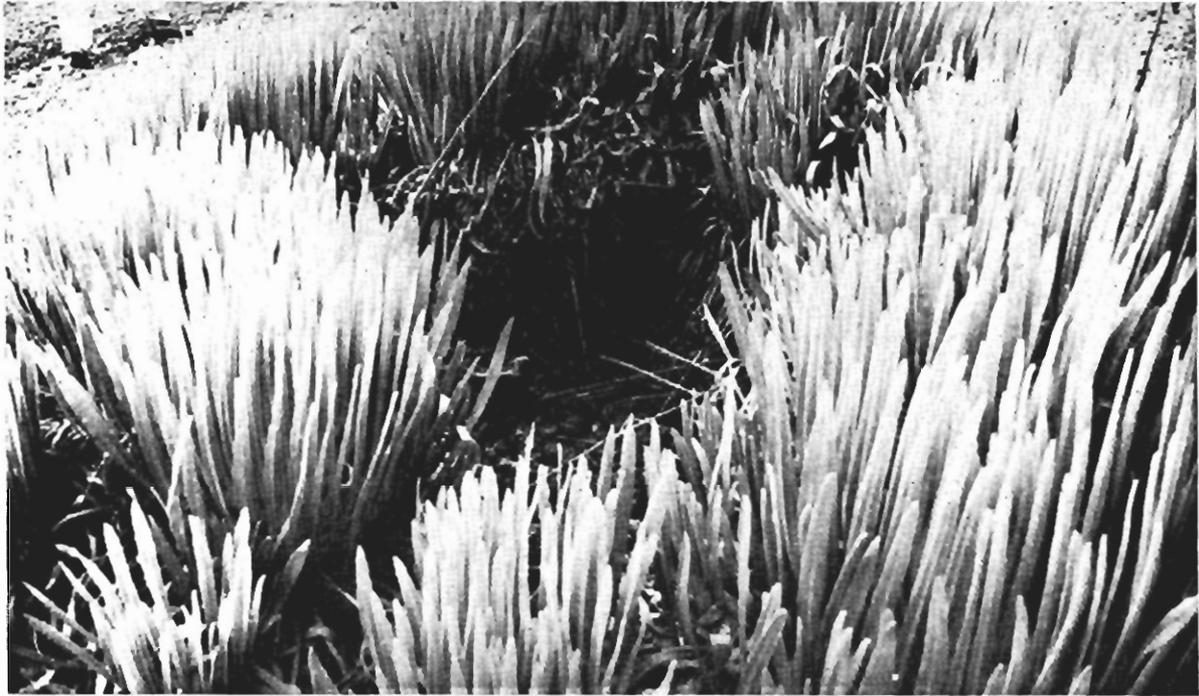


FIGURA 21: Detalle de la Figura 20, la posición decumbente de los troncos de *Espeletia scmiglobulata* favorece la actividad de las yemas axilares formando una sucesión de rosetas a lo largo del tronco. La agrupación de los troncos acostados semeja un gigantesco cojín. Foto Nuni Sarmiento.



FIGURA 22: Asociación de *Espeletia spicata* sobre gravas y pequeños bloques angulosos (ver texto). Páramo de Piedras Blancas a 4.200 m. Foto M. Fariñas.

### Características generales del Desierto periglacial

En el Desierto Periglacial la distribución o estructura horizontal es más importante que la estructura vertical, ya que ciertas formas de su vegetación se agrupan en colonias, cojines, pequeños arbustos, y es a partir de un área puntual que se estructura la ocupación del espacio, dejando luego inmensas áreas de suelo desnudo. Sin embargo también existen individuos aislados, rosetas, hierbas, cuyas distancias entre sí son enormes.

Es difícil tratar de definir la estructura vertical y conviene más hablar de niveles de altura de las plantas, las más altas, entre 10 a 40 cm, se encuentran preferentemente en los desiertos sobre rocas. Los cojines y rosetas acaules sobre sedimentos sueltos están en general a ras del suelo. Los valores de cobertura más frecuentes están en el rango del 1 al 5%, valores que corresponden a la vegetación enraizada, ya que a veces la presencia de líquenes sueltos como *Thamnotia vermicularis* sobre la superficie del suelo aumenta dichos valores. A la escasísima cobertura de la biomasa aérea corresponden mayores valores de biomasa subterránea, por debajo de la superficie del substrato existe una mayor ocupación del espacio y estructuración de la vegetación dado por sistemas radicales intensivos y extensivos (Monasterio, datos no publicados). El porcentaje de substrato descubierto, grava, derrubios y/o roca *in situ* es del orden de 95 a 98%.

La vegetación del desierto periglacial está integrada por especies herbáceas y leñosas perennes, predominan los cojines densos (*Arenaria*, *Azorella*, *Aciachne*, *Montia*) y las rosetas acaules leñosas (*Draba*, *Hypochoeris*, *Calandrinia*). Otra forma de crecimiento que tiene éxito ecológico en esta formación son los pequeños arbustos que prosperan en las hendiduras de las rocas (*Senecio*, *Hintherubera*, *Draba*). Las herbáceas que crecen erectas tienden a constituir agrupaciones (*Poa*, *Agrostis*, *Luzula*). Ya vimos que estas formas de vida contribuyen con una mayor biomasa a la ocupación del espacio sub-superficial y subterráneo, en contraposición con el aéreo, ya que bajo el suelo existen condiciones

mencas extremas de vida, almacenando entonces las plantas sus reservas y órganos perennantes en el ambiente más estable (Monasterio, datos no publicados). Su enraizamiento relativamente sólido contribuye a la fijación, estrategia que condiciona su éxito ecológico en este medio tan lábil.

En cuanto a sus ritmos la vegetación presenta una apariencia bastante constante, las especies son siempreverdes, los cambios en cobertura no son de tipo fenológico, sino por procesos mecánicos que pueden destruir la vegetación. Las distintas especies tienen una floración escalonada a lo largo del año, los cambios en aspecto por la reproducción no determinan facies, pues son muy escasas las formas llamativas en los procesos reproductivos. En general la ramificación y producción del follaje es continua, al igual que su descomposición, pero algunas especies presentan un crecimiento estacional. La estrategia más importante para estas plantas es el crecimiento y la ramificación; resultantes en una extensión aérea y subterránea.

Vemos por lo tanto que los ritmos, reproducción y aspecto del Desierto Periglacial en condiciones tropicales contrastan marcadamente con los de los desiertos periglaciales extratropicales crecimiento y la ramificación; resultantes en una brevísima estación.

### Principales asociaciones del Desierto Periglacial

Analizaremos primero las asociaciones del primer nivel, entre 4.200 m y 4.700 m, sobre sedimentos finos y fragmentos sueltos. Hemos distinguido dos asociaciones principales:

#### 1. Desierto de *Draba chionophylla* y *Calandrinia acaulis*.

Ocupa las pendientes más escarpadas con sedimentos formados por granos pequeños (2 a 20 cm) sobre substratos móviles fuertemente estriados (Figuras 23 y 24); las especies más importantes, casi únicas, son *Draba chionophylla* y *Calandrinia acaulis*, dos rosetas de pequeño tamaño, acaules y de hojas carnosas. *Draba*

tiene raíces extensivas muy largas, *Calandrinia* presenta un xylopodio carnoso, semileñoso, pivote. La distribución horizontal aérea de esta asociación es la de individuos aislados, casi puntos, con una gran distancia entre ellos, la cobertura posee valores entre el 1 al 2%. A la distribución puntual en el espacio aéreo se contraponen una distribución más extensiva en el espacio subterráneo, las raíces de *Draba chionophylla* pueden tener varios metros de largo, el área subsuperficial que ocupa cada individuo de esta especie es varias veces mayor que la aérea.

La asociación de *Draba chionophylla-Calandrinia acaulis* que aparece a partir de los 4.200 m, se encuentra en el extremo de mayor inestabilidad del habitat ocupado por el Rosetal de *Espeletia timotensis-lutescens*, en este extremo no puede ya prosperar el Rosetal. Dadas las características de distribución puntual de las plantas en esta asociación la vegetación no ejerce prácticamente ningún control sobre los procesos mecánicos periglaciales ni actúa casi como estabilizadora del ambiente. Tampoco puede hablarse aquí estrictamente de un ecosistema, sino más bien de poblaciones vegetales en un medio extremadamente hostil, individuos aislados espacialmente entre sí que resulta difícil visualizar cualquier interacción biótica que estructure un verdadero ecosistema.

## 2. Asociaciones formadas por plantas que crecen agrupadas.

Son asociaciones de plantas que si bien inician su colonización alrededor de un área puntual tienden a expandirse alrededor de dicha área; pudiendo formarse concentraciones de individuos de una sola especie que se agrupan en cojines densos, agrupaciones de pequeñas rosetas, de *Arenaria*, *Azorella*, *Calandrinia*. También alrededor de un punto se agrupan distintas especies. La estrategia más importante para estas plantas es ocupar un espacio horizontal a través del crecimiento, ramificación, la extensión aérea y subterránea, lo que les permite ejercer un control moderador frente al fuerte y opositor impacto ambiental, creando su propio microha-

bitat y comenzando así el "feed back" positivo que puede estructurar una comunidad y un ecosistema.

Los conjuntos monoespecíficos o pluriespecíficos más importantes que podemos distinguir son:

- a. Asociación de *Arenaria janhii*, o *Arenaria musciformis*, o *A. venezuelensis*, formando cojines densos monoespecíficos o asociados con *Calandrinia acaulis* que este caso puede crecer en una agrupación de rosetas; *Agrostis breviculmis* puede añadirse a este conjunto (Figura 10). Esta asociación se encuentra sobre sustratos sueltos de fragmentos intermedios, pendientes intermedias, con suelos estriados aunque en menor grado que en la asociación anterior. El porcentaje de sustrato descubierto es del orden de 95-99%. Este conjunto de especies forma también el estrato bajo en algunas asociaciones de Páramo Desértico.
- b. Consociación de *Montia meridensis*. Formando cojines densos monoespecíficos sobre suelos muy húmedos, con corrientes subsuperficiales y fuerte impacto de la morfogénesis periglacial.
- c. Consociación de *Azorella jullianii*. Forma cojines muy compactos, sobre suelos sueltos y constituye una estabilizadora eficiente del sustrato que ocupa.
- d. Consociación de *Cerastium cephalanthum*. Se encuentra preferentemente sobre agrupaciones de piedras, citadas anteriormente como de origen periglacial, (Figura 25).

Aunque existen otras asociaciones no las discutiremos por ser menos frecuentes. Nombraremos por último la de *Aciachne pulvinata* (Figura 26), que forma cojines densos circulares de gran tamaño en las áreas más estabilizadas; en cambio cuando el sustrato es más inestable, se agrupa creciendo en semicírculos dispuestos paralelamente entre sí a la manera de terracetas. Esta especie es un agente relativamente moderador en el equilibrio del sustrato como discutiremos a continuación.

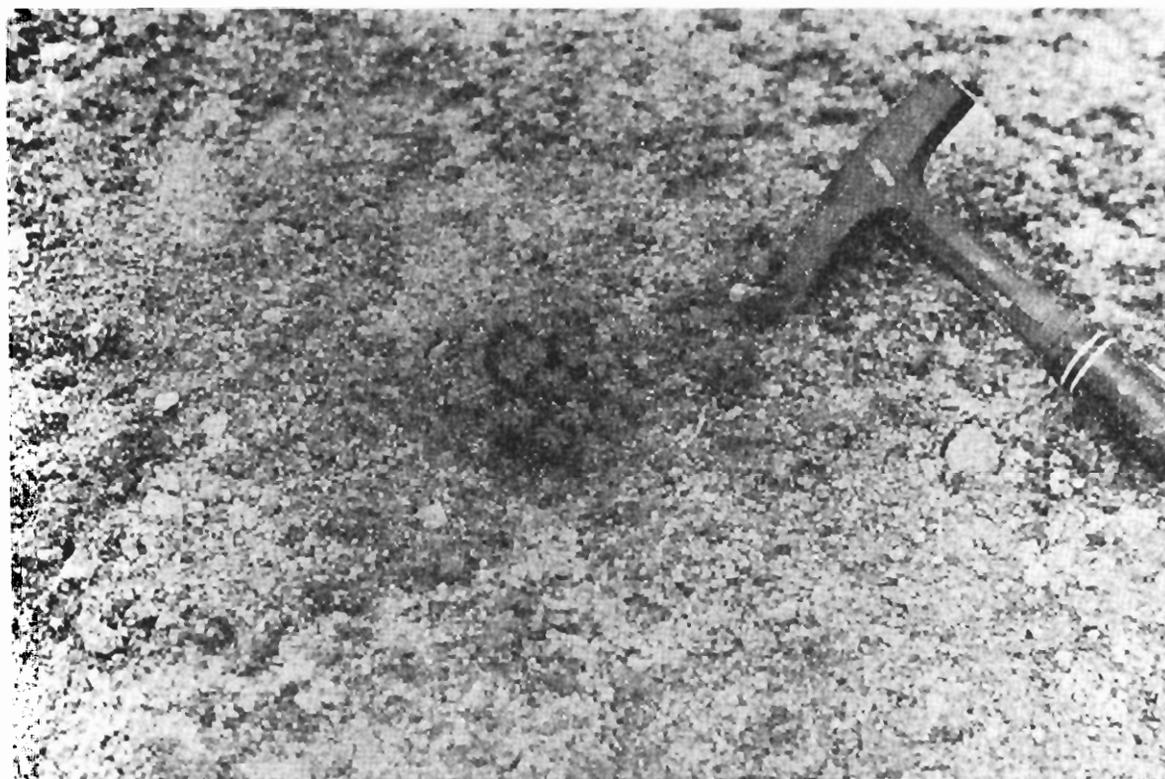


FIGURA 23: Desierto Periglacial con *Draba chionophylla* sobre substratos móviles. A 4.300 m en el Páramo de Piedras Blancas, Foto M. Monasterio.

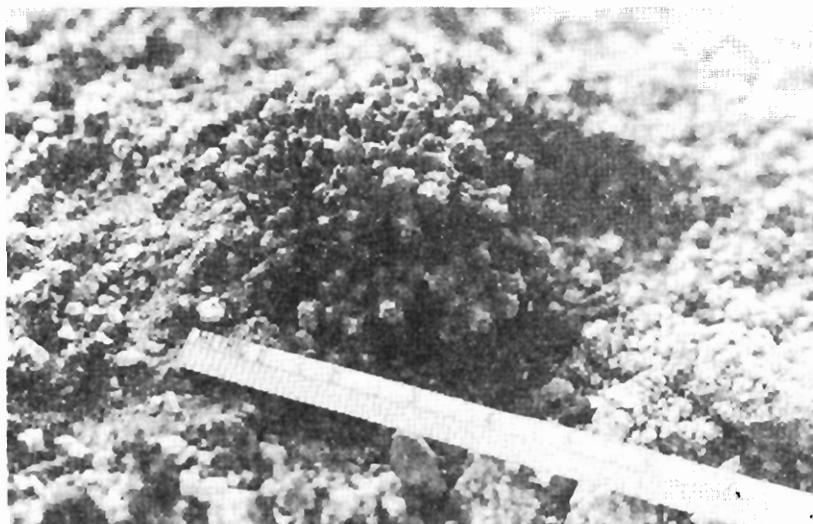


FIGURA 24: Detalle de *Draba chionophylla* en el Desierto Periglacial. Foto M. Monasterio.



FIGURA 25: *Cerastium cephalanthum* se encuentra sobre agrupaciones de piedras en el Desierto Periglacial. Páramo de Piedras Blancas, Foto S. Reyes.

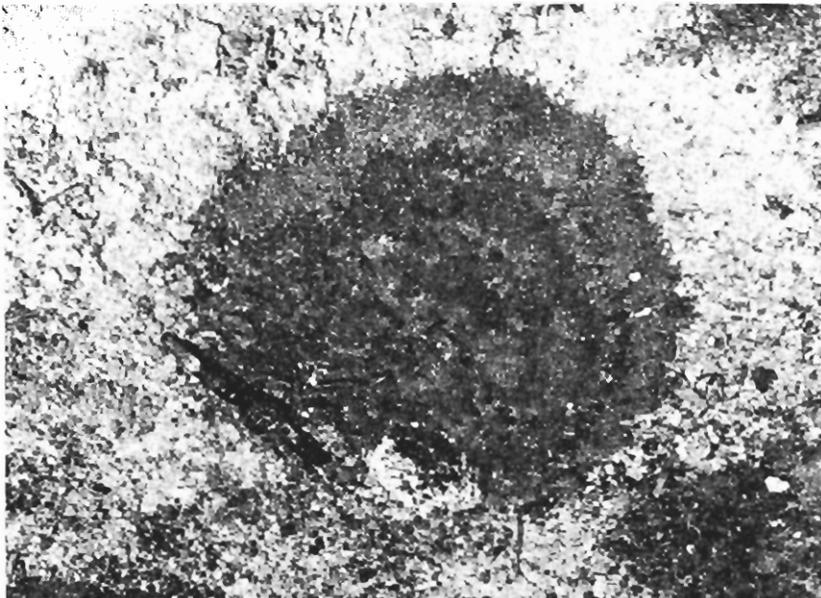


FIGURA 26: *Aciachne pulvinata* forma cojines densos circulares que contribuyen a estabilizar los substratos "móviles" del Desierto Altiandino. Foto M. Fariñas.

En la formación Desierto Periglacial la distancia entre un individuo aislado o una agrupación de ellos y su vecino más próximo es un índice del grado relativo de estabilización del sitio y de la fuerza moderadora que ejerce la vegetación que logra instalarse contrabalanceando los procesos mecánicos de morfogénesis periglacial que operan. En las Figuras 27 al 32 se pueden ver las sucesivas fases de ocupación de diversas parcelas contiguas dentro de un área, desde desierto casi absoluto (Figura 27), una colonización incipiente (Figura 28), moderada (Figura 29) y relativamente intensa (Figuras 30 y 31) hasta llegar al Páramo Desértico (Figura 32). Esta secuencia creemos no representa un conjunto de etapas sucesionales sino de "cambios", cada sitio puede tener una historia de colonización diferente. El Rosetal puede ins-

talarse directamente sobre substratos desnudos; las distintas especies de *Espeletia* del páramo desértico parecen actuar como colonizadores primarios sobre los diferentes tipos de substratos en los cuales se encuentran, lo cual es una estrategia altamente eficiente para una flora evolucionada dentro de la dinámica de los eventos pleistocenos en los altos Andes: alternancia de períodos glaciales e interglaciales, lo que no permitió a través del tiempo una sucesión hacia la estabilización de la vegetación sino que se produjeron "cambios" en la ocupación. Por lo tanto entre el Desierto Periglacial y el Páramo Desértico no se establece una relación sucesional, la ocupación del espacio físico puede variar cíclicamente a través del tiempo por cambios ambientales significativos que hagan retroceder dentro de un área a una formación y avanzar a la otra.



FIGURA 27: Desierto Periglacial casi absoluto en el Páramo de Piedras Blancas a 4.300 m. Foto M. Fariñas.



FIGURA 28: Colonización incipiente del Desierto Periglacial se observa sobre la superficie del sustrato al líquen *Thamnolia vermicularis*, Páramo de Piedras Blancas a 4.300 m. Foto M. Fariñas.



FIGURA 29: Primeras fases en la formación de los cojines de *Aciachne pulvinata*, en el Páramo de Piedras Blancas. Foto M. Fariñas.



FIGURA 30: En la foto puede observarse una serie de cojines de *Aciachne pulvinata*, situados en la parte superior y derecha, que están en pleno desarrollo, en la parte izquierda, como una mancha gris, puede observarse un cojín seco y en destrucción de esta especie. Páramo de Piedras Blancas. Foto Fariñas.

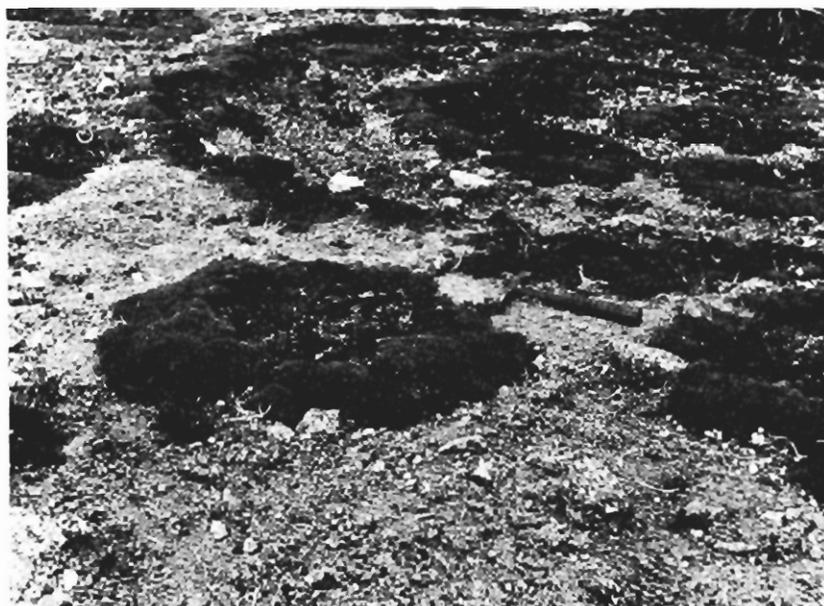


FIGURA 31: Colonización intensa por *Aciachne pulvinata* en el Desierto Periglacial. Se observan distintas etapas en proceso de desarrollo, maduración y desintegración de los cojines. Foto Fariñas.



FIGURA 32: Ecotono entre la Asociación de *Aciachne pulvinata* y el Páramo Desértico con *Espeletia spicata*. Páramo de Piedras Blancas a 4.200 m. Foto Fariñas.

La mayor parte de las especies del Desierto Periglacial no son exclusivas del Altiandino, se encuentran también en el Andino, pero es en el nivel más alto donde presentan su apogeo, desarrollando nítidos cojines y agrupaciones de individuos. Una especie interesante para analizar las relaciones entre los habitats de un piso a otro es *Montia meridensis* que ocupa diversas ecologías en el Altiandino tales como: substratos móviles de grano fino, agrupaciones de guijarros, cursos de agua estacionales, pantanos. En cambio en el piso Andino se encuentra solamente en los pantanos del fondo de los valles, que son los habitats más fríos en este piso. *Montia meridensis* es asimismo un indicador paleoecológico sensible para detectar cambios climáticos y fluctuaciones de los pisos de vegetación durante el pleistoceno como lo señala Salgado-Labouriau (1980) sus requerimientos ecológicos actuales: extremo frío ligado a condiciones húmedas del substrato, nos pueden indicar el significado ecológico de su presencia en el registro polínico. La distribución actual disyunta de esta especie en los dos pisos parameros evidencia su carácter de colonizador de una amplia gama de situaciones ambientales térmicamente extremas en el Altiandino; en el piso Andino en cambio se

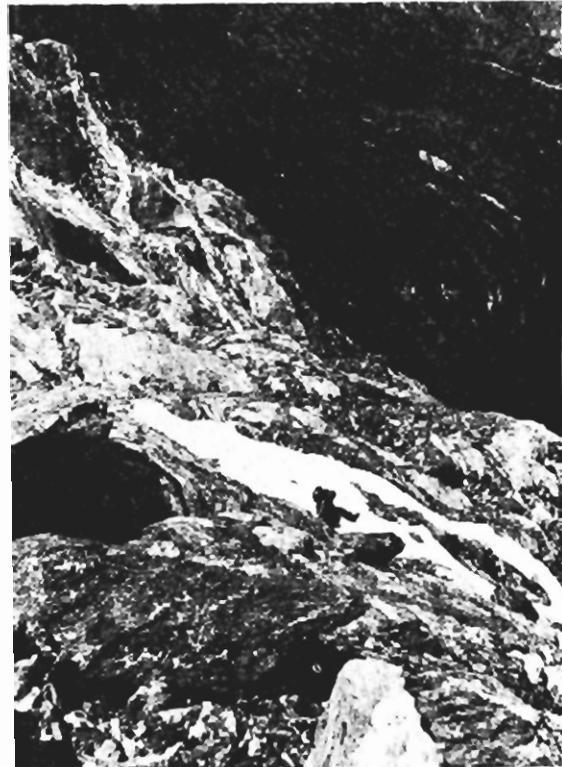


FIGURA 33: Desierto Periglacial sobre substratos rocosos a 4.700 m cerca de Pico Espejo en la Sierra Nevada de Mérida. Se observan las lenguas de hielo, remanentes de los glaciales. Foto M. Fariñas.

restringe a los pantanos, "refugios" más fríos de esta franja.

Considerando finalmente el segundo nivel altitudinal de esta formación, el desierto sobre substratos rocosos (Figuras 33, 34 y 35), las formas de vida dominantes son leñosas o semi-leñosas, pequeños arbustos de los géneros *Draba*, *Hintherubera*, *Senecio*, rosetas acaules de *Draba*, *Oritrophium*, etc., pequeñas gramíneas de los géneros *Festuca*, *Agrostis*, *Poa*, cuyos sistemas radicales penetran y profundizan los intersticios de las rocas. La posibilidad para el desierto periglacial de alcanzar alturas hasta 4.800 m se debe a la existencia de habitats refugio, estructurados en las grietas de las rocas, sin embargo la parte aérea de estas plantas está sujeta a temperaturas nocturnas muy extremas en las partes más altas del desierto periglacial rocoso. A niveles inferiores el topoclima es más suave, siendo frecuente entonces encontrar esta asociación sobre rocas aborregadas, pero en este caso ella está determinada más que por condiciones climáticas extremas, por la dificultad de colonización de estas rocas tan compactas, donde sólo pueden instalarse algunas asociaciones de Desierto Periglacial y del Páramo Desértico, como es el Rosetal de *Espeletia moritziana*, ambos tipos de vegetación con alto potencial pionero.

Las especies más importantes de esta asociación del Desierto Periglacial sobre rocas son: a) en forma de roseta: *Draba chionophylla*, *Draba bellardii*, *Oritrophium paramensis*, *Calandrinia acaulis*, b) arbustos de pequeño porte: *Senecio imbricatifolius*, *Hintherubera ericoides*, *Draba lindeni*, *Draba funkiana*, *Draba empetroides*; c) gramíneas: *Calamagrostis coartata*, *Agrostis hankeana*. Todas ellas son perennes y de actividad vegetativa continuada a lo largo del año.

Censos realizados a 4.700 m en Pico Espejo y a 4.800 m en el ecotono del glaciar del Pico Bolívar, nos indican que las especies que más suben altitudinalmente son: *Draba chionophylla*, *Draba bellardii*, *Calamagrostis coartata*, *Agrostis hankeana*, *Helleria fragilis*, *Oritrophium paramensis*, estas plantas crecen bordeando pequeñas islas de hielo desprendidas, más abajo de las lenguas actuales de los glaciares, que son posiblemente remanentes del antiguo borde del glaciar que se encuentra actualmente en retroceso. En el entorno del límite de la lengua del glaciar actual existe una zona vacía de vegetación. Es de hacer notar que por arriba de los 4.800 m no hay Desierto Periglacial, ya que los picachos y agujas que sobresalen por arriba de los glaciares no tienen ningún tipo de vida vegetal, al menos como especies de plantas superiores.



FIGURA 34: Desierto Periglacial a 4.700 m en la base del Pico Espejo (Sierra Nevada de Mérida), con *Calamagrostis sp* bordeando pequeñas "islas" de hielo. Foto M. Fariñas.



FIGURA 35: *Draba bellardii* en Pico Espejo a 4.765 m es una de las especies que suben más altitudinalmente en los Páramos de Venezuela. Foto M. Farías.

## EL BOSQUE ALTIANDINO DE *Polylepis sericeae*

El Bosque Altiandino de *Polylepis spp* es uno de los ecosistemas de la región de los páramos de más difícil interpretación, las distintas explicaciones sobre su presencia actual o su evolución histórica durante el Pleistoceno que han sido propuestas no resultan del todo satisfactorias. Los datos paleobotánicos muy valiosos: Van Geel and Van der Hammen (1973), Van der Hammen et al. (1974), Van der Hammen (1974), no son suficientes para esclarecer este debatido problema, por lo que creemos que se necesitará un trabajo integrado, paleoecológico y ecológico, para abordarlo con éxito.

En Venezuela el Bosque de *Polylepis sericeae* ocupa un rango altitudinal entre 3.500 y 4.300

m; se lo encuentra siempre por arriba del límite tradicional de crecimiento arbóreo ("timberline"), definido para las zonas extratropicales. Tampoco tiene relaciones fitosociológicas ni entra nunca en contacto con los bosques continuos de los altos Andes que marcan el límite inferior de la región del páramo (Selva Nublada Montana Alta, Bosque Siempreverde Seco), formaciones forestales que en los gradientes más húmedos suben excepcionalmente hasta los 3.400 m, aunque siempre se mantienen por debajo del nivel de heladas. Tampoco se relaciona ni entra en contacto con los bosques montanos de *Alnus jorullensis* del páramo. Con la única formación que tiene relaciones florísticas es con los "woodlands" o bosques bajos de *Espeletia neriifolia*, esta formación se encuentra en el límite inferior de los páramos y nunca alcanza las altitudes del

*Bosque de Polylepis*, pero elementos florísticos del "woodland" se encuentran en él. Sin embargo individuos aislados de *Polylepis sericeae* pueden bajar por las quebradas pedregosas hasta el entorno de los 3.000 m de altitud.

La franja altitudinal entre 3.500 m y 4.300 m presenta en sus 800 m de desnivel diferencias de temperatura media anual del orden de 7°C, (Azócar y Monasterio, 1980b). La distribución de *Polylepis* en el Altiandino y la parte superior del Andino nos informa de su adaptación a un clima periglacial, cuyas características ya han sido analizadas en este trabajo.

Desde el punto de vista hídrico el bosque Altiandino se extiende a lo largo de un gradiente que va desde 700 mm anuales de precipitación en su extremo seco en el Páramo de Piedras Blancas a 4.200 m de altitud, hasta 1.553 mm su extremo húmedo en Loma Redonda a 4.065 m, Sierra Nevada de Mérida. Por lo tanto desde el punto de vista climático, las condiciones térmicas e hídricas en que se encuentra tienen rangos de variación no despreciables. El análisis de las condiciones mesoclimáticas dentro de un bosque de *Polylepis sericeae* y la capacidad del bosque de amortiguar el clima local fue realizado por Azócar y Monasterio 1980b.

Un paso previo para analizar esta formación es interpretar su distribución actual dentro de los páramos venezolanos y definir sus habitats precisos. El Bosque Altiandino tiene una distribución netamente discontinua, de pequeñas islas o enclaves forestales en contacto abrupto con diversas formaciones de los pisos Andino y Altiandino. Si bien ocupa una superficie relativamente restringida es más extensa que la indicada por Veillon (1955) y Hueck (1960), pues su mapeo preciso ha sido difícil dada su inaccesibilidad en ciertas áreas, pero el análisis de las fotografías aéreas y posterior control terreno ha permitido una evaluación más detallada y amplia de su extensión. En Venezuela *Polylepis* se distribuye principalmente en el núcleo central de páramos (Sierra Nevada de Mérida, Sierra de Santo Domingo, Sierra de La Culata y porción oeste de la Sierra de Trujillo).

El bosque de *Polylepis* se encuentra sobre áreas de intenso modelado glacial (características del Altiandino), pero en una aparente contradicción con este hecho sólo se localiza en sitios no afectados por el avance ni retroceso de los glaciares, como son los afloramientos rocosos fisurados que a manera de islas emergentes no fueron esculpidos ni erosionados por la marcha de los glaciares. Habitats ecológicamente equivalentes pero de origen más reciente son los derrubios periglaciales de bloques grandes que cubren las paredes empinadas de los circos o valles glaciales donde también se halla el bosque de *Polylepis*. Nunca se encuentra *Polylepis* sobre rocas aborregadas ni en ningún otro tipo de modelado de escultura o erosión glacial, estos habitats son el dominio de *Espeletia*. Como lo demuestran los registros de polen para Colombia (Van der Hammen 1974) hasta el último glacial unos 20.000 años atrás era mucho mayor la importancia de *Polylepis* en el registro polínico; para Venezuela ver los datos paleoecológicos de Salgado-Labouriau (capítulo 5). Las glaciaciones modelaron las Cordilleras estructurando habitats muy favorables a la colonización por *Espeletia* y desplazando a *Polylepis* hacia "islas refugio", estos habitats refugio distribuidos en forma discontinua se encuentran en un rango relativamente amplio de condiciones termohídricas, sobre distintas geologías (rocas ígneas, metamórficas, granitos, areniscas cretácicas, etc.) y en diversas exposiciones. El contenido de agua en el suelo de esta formación en una determinada área suele ser superior al de las otras formaciones de páramo con las cuales se interdigita, debido a la acción de pequeñas corrientes intermitentes de agua subsuperficial. En las Figuras 18 y 36 puede verse la estructura horizontal del bosque cubriendo una "colada o embudo" de bloques despeñados, esta estructura actúa como colector del drenaje de las crestas y farallones más altos.

Podemos dar numerosos ejemplos concretos que demuestran el carácter insular del Bosque de *Polylepis*, superpuesto a la discontinuidad y especificidad de sus habitats. Así en la Sierra de Santo Domingo, donde las cabeceras de los circos se presentan más bajas, el Bosque comienza a 3.500 m, encontrándose distintos enclaves



FIGURA 36: Bosque de *Polylepis sericeae*, isla forestal a 4.200 m en la Sierra Nevada de Mérida, situado a la izquierda del camino a Los Nevados. Extremo húmedo del bosque con 1.500 mm de precipitación. Foto Fariñas.

en la base de las altas cumbres; un ejemplo espectacular es el Bosque de *Polylepis* que bordea la Laguna Negra sobre bloques de derrubios en las paredes del circo del mismo nombre; otro ejemplo se encuentra en el páramo de Mucubají, aquí el bosque está sobre los afloramientos rocosos fisurados y rodados que marcan la interfase entre los altos valles glaciales del Altiandino y los valles fluviales con desarrollo de grandes morrenas del Andino, (Figuras 37 y 38). En la Sierra de La Culata son numerosas las islas de *Polylepis* que bordean las lagunas glaciales de los imponentes circos como

en la parte occidental de la Sierra (Páramo de los Conejos, Figura 39), en la parte central, Páramo de Mucujún, y oriental, Páramo de Piedras Blancas, que constituye el extremo más seco de la Sierra, las islas de bosque aunque existen son menos frecuentes (Figura 40) el Páramo Desértico y el Desierto Periglacial son los colonizadores más eficientes, tanto en los ambientes de modelado glacial como periglacial. Por último en la Sierra Nevada de Mérida se presenta una situación similar existiendo numerosas islas pequeñas de bosque.



FIGURA 37: Bosque de *Polylepis sericeae* sobre afloramientos rocosos (a 3.700 m) que marcan el límite entre el alto valle glacial y el valle fluvio-glacial de Mucubají. Foto Fariñas.

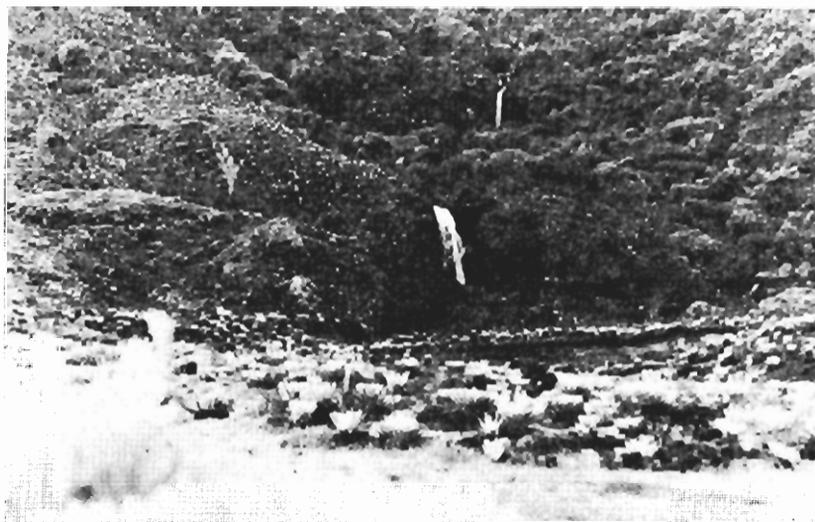


FIGURA 38: Detalle del Bosque de *Polylepis sericeae* en Mucubají, en este sitio corrientes de agua descenden bajo los afloramientos rocosos apareciendo intermitentemente como pequeñas cascadas. Foto Fariñas.

### Características generales del Bosque Altiandino

Los diversos enclaves forestales discontinuos que integran en Venezuela el Bosque Altiandino de *Polylepis sericeae* presentan una gran homogeneidad estructural y florística entre ellos. El Bosque Altiandino es un bosque bajo y relativamente abierto (cobertura 30 a 70%). Dentro de cada isla la repartición de los árboles puede ser regular, pero es frecuente la agrupación de los individuos en pequeños conjuntos más densos que dejan claros dentro del bosque.

El primer estrato entre 3 a 7 m de altura está dominado fundamentalmente por *Polylepis sericeae* con *Gynoxis meridana*, *Gynoxis moritziana* (formas arbóreas-arbustivas de más de 4 m) y *Weimania multiyuga*; otras especies frecuentes son formas arbóreas de *Espeletia* como *Espeletia nerúfolia*, *Espeletia humbertii*. Este primer estrato no llega a formar nunca un dosel continuo, Figura 41, dejando claros entre los árboles, sus especies son siempreverdes, no presentando cambios fundamentales en la biomasa foliar a través del año.

El segundo estrato, entre 1 y 3 m, es un estrato arbustivo que se hace importante en los claros del bosque y que también forma una franja en el ecotono entre el bosque y las formaciones de páramo con las cuales limita. Las principales especies arbustivas que lo componen son: *Hypericum laricifolium*, *Senecio pachypus*, *Senecio magnicauliculatus*, *Senecio andicola*, *Bejaria aestuans*, *Bocconia integrifolia*, *Chaetolepis alpestris*, *Berberis discolor*, *Drymis winterii*, *Bacharis prunifolia*, *Ribes canescens*, *Cavendishia micnoides*, *Arcytophyllum caracasamum*, *Stevia lucida*, *Valeriana bractescens*, *Vaccinium floribundum*, *Gualtheria ornata*, *Vaccinium meridionale*. En los claros más pronunciados, sobre bloques todavía no colonizados por el bosque se encuentra *Othoa oenanthiodes*, (Figura 42) *Oxylobus grandiflorus*, *Senecio formosum*, *Castilleja fissifolia*, etc.; y dentro del bosque bajo la sombra de los árboles existe un estrato herbáceo formado por *Oxalis medicagineae*, *Luzula gigantea*, etc. La presencia de epifitas como *Peperomia microphylla*, *Polypodium sp.*, o de enredaderas como *Loasa lindeniana*, nos indica

el microclima selvático de esta formación altiandina. Al igual que el primer estrato es de hacer notar el carácter siempreverde de todos los otros. El estrato arbustivo difiere fundamentalmente de los arbustales del piso andino, ya sea en estructura o en composición florística, aunque puede tener algunas especies comunes. La formación Bosque de *Polylepis*, constituye una sola asociación en los páramos de Venezuela, no deja de ser notable por un lado el carácter discontinuo e insular de la formación y por otro su homogeneidad florística.

En el páramo de Mucubají, donde coexisten lado a lado Páramo de *Espeletia* y Bosque de *Polylepis*, Azócar y Monasterio (1980b) comparan el microclima de ambas formaciones. El bosque condiciona un mesoclima más estable que amortigua más eficientemente las condiciones extremas del clima periglacial local. Debemos por lo tanto enfatizar el carácter del bosque Altiandino como amortiguador climático y también del substrato; la instalación del bosque posibilita la evolución del suelo, ya que en las áreas colonizadas por esta vegetación (aún en su límite superior a 4.300 m) no existe suelo desnudo, carácter fundamental que no permite el impacto de la morfogénesis periglacial.

Diversas formaciones entran en contacto con las islas de *Polylepis*, así en la Sierra Nevada de Mérida, los bosques situados a mayores alturas (4.300 m) entran en contacto con el Páramo Desértico (Asociación de *Espeletia moritziana*); en los valles y circos glaciales cerca de Laguna Espejo, el bosque forma un ecotono con los pantanos de *Espeletia semiglobulata*; en otros casos puede limitar directamente con el Pajonal de *Calamagrostis-Cortaderia*.

En el Páramo de los Conejos (Sierra de La Culata) el Bosque se presenta en forma espectacular en la Laguna Puentes al pie de las altas cumbres del Indio Dormido (Figura 39); en esta área se encuentra en exposición sur y lado a lado, sobre distintas geologías (granitos, calizas) con otras formaciones del Andino como rosetales, arbustales y pajonales. En la Sierra de Santo Domingo los Bosques de *Polylepis* se encuentran en contacto con los extensos Rose-

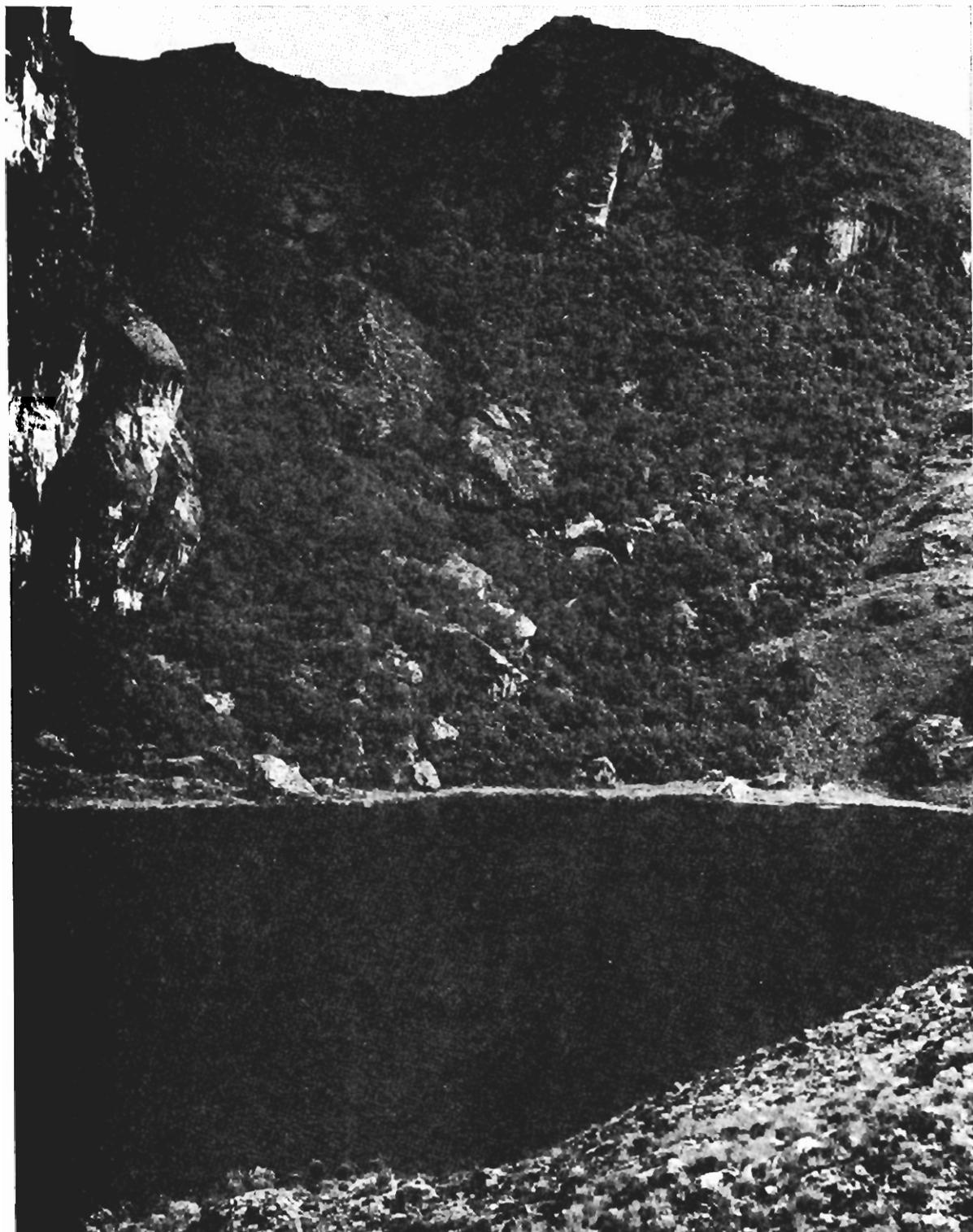


FIGURA 39: Bosque de *Polylepis sericeae* en la laguna Puentes del Páramo de Los Conejos (Sierra de La Culata) a 4.200 m. El bosque se encuentra sobre los bloques fracturados que cubren las paredes empinadas del circo glacial.

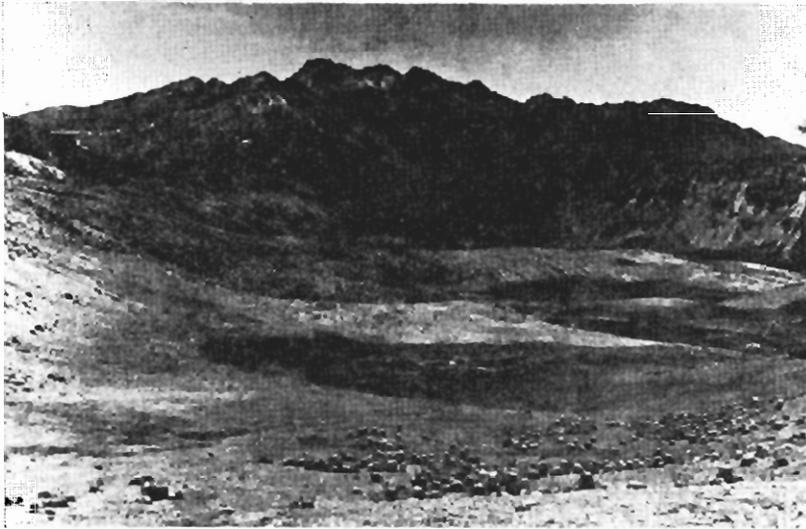


FIGURA 40: Extremo seco del bosque de *Polylepis sericeae* con 700 mm de precipitación en el Páramo de Piedras Blancas ocupando las paredes de un circo glacial. Foto Juan Silva.



FIGURA 41: Detalle del Bosque de *Polylepis* en la laguna Puentes; obsérvese los grandes bloques sobre los cuales se asienta esta formación. Foto Fariñas.



FIGURA 42: *Ottoa oenanthoides* parece ser un elemento pionero, sobre los bloques fracturados, que precede a la colonización del bosque Altiandino. Foto G. Sarmiento, valle alto del Chama.

tales del Andino y en exposición Norte. En Piedras Blancas el Bosque forma un mosaico con el Páramo Desértico y el Desierto Periglacial y es ahí donde se pone más en evidencia su carácter amortiguador en contraposición con las condiciones más extremas de las formaciones altiandinas (Figura 40).

El Bosque de *Polylepis sericeae* es un bosque fundamentalmente del Altiandino, no es un bosque que sube y se encuentre en el piso más alto en forma relictual, sino que es un bosque colgado, suspendido en la franja que marca el límite Andino-Altiandino. Su mayor expansión antes de las glaciaciones hace suponer que fue barrido por ellas, presentándose actualmente fragmentado en "islas refugio" que no han podido ser todavía colonizadas por *Espeletia*, taxa que se irradió y diversificó en los habitats postglaciales.

Las opiniones que consideran que el carácter relictual del bosque es debido a la explotación humana de este ecosistema nos parecen sin gran fundamento, no hubiera podido hacerse una explotación del bosque sólo en ciertas unidades geomorfológicas. El bosque como vimos no se presenta distribuido al azar sino en correlación directa con ciertos habitats. Se ha exagerado la destrucción pre y posthispánica de los bosques de *Polylepis* en Venezuela, sin embargo ella ha sido intensa en otras áreas andinas, Fernández (1970) pero su explotación irracional siempre ha dejado muestras de las parcelas explotadas. Las comunidades pre y posthispánicas tenían a su disposición otros recursos forestales en los Andes Tropicales para suplir sus necesidades de leña. Los bosques del Altiandino en su conjunto fueron y son moderadamente explotados en Venezuela, salvo quizás casos locales muy particulares.

## LA VEGETACION DEL PISO ANDINO SUPERIOR

El piso Andino en Venezuela se extiende por las tres unidades principales de páramo: el núcleo central de las Sierras del Estado Mérida, así como por los páramos más insulares de los Estados Táchira y Trujillo; su distribución latitudinal abarca desde los 9°40' en su extremo Noreste hasta los 7°20' en la porción sureste de la Cordillera (Páramo de Tamá). Dos elementos son fundamentales en este piso, por un lado la distribución horizontal de los páramos a lo largo de más de 300 km condiciona una diversidad local (climática, geológica, de modelado del relieve, uso de la tierra, etc.), por otro este piso es fuertemente discontinuo en los Andes de Venezuela y su conjunto forma una serie de "islas" de distinto tamaño y grado de aislamiento. Sólo en el núcleo central de páramo el Andino entra en contacto con el Altiandino (ya que en los otros núcleos el Altiandino es inexistente), este contacto Andino-Altiandino parece ser de fundamental importancia en el encadenamiento y estructuración de la vegetación a lo largo de gradientes ambientales y en la capacidad de diversificación por "contactos" de la flora neotropical.

En el Andino tres formas de vida: rosetas bajas, arbustos y gramíneas perennes en macolla son los componentes fundamentales de sus formaciones vegetales las que se presentan tanto en asociaciones puras constituyendo rosetales, arbustales y pajonales; o en tipos mixtos de fisonomía más heterogénea; estas tres formas totalizan la mayor parte de la cobertura vegetal del Andino Superior.

Otras formas de crecimiento de carácter secundario en este piso son los cojines densos y achatados, las herbáceas, las "almohadillas" de turberas, las hidroseres de plantas flotantes en lagunas estacionales o permanentes y por último los árboles ramificados que forman los bosques bajos o "Woodlands" del límite inferior de los páramos.

Las principales formaciones del Andino: Páramo, Pajonal paramero, Pastizal paramero, "Woodland" o bosques bajos y Bosques de

*Alnus jorullensis*, aparecen indicadas en la Tabla 1. A continuación trataremos brevemente cada una de ellas.

## PARAMO ANDINO

Esta formación es la que ocupa mayor extensión en el Piso Andino Superior, tanto a nivel de su rango latitudinal, fragmentada en una serie de asociaciones a nivel local, como ocupando, en forma discontinua según las áreas, toda la franja altitudinal del piso, desde 2.800 m hasta su límite con el Altiandino.

El Páramo Andino desde el punto de vista fisonómico es una formación heterogénea, ya que puede presentarse como rosetal puro pasando por todas las transiciones de rosetal-arbustal, arbustal-rosetal hasta llegar casi a arbustales puros. Sin embargo si bien los valores en importancia (frecuencia y cobertura) de las distintas formas de vida varían en un amplio rango, el conjunto se mantiene con grandes similitudes en su espectro florístico.

Esta formación consta de 3 estratos, en los cuales analizaremos la estructura, composición florística y comportamiento reproductivo y vegetativo. El estrato más alto, entre 0,50 a 1,50 m, está formado por rosetas y arbustos, las rosetas pertenecen a los géneros *Espeletia*, *Puya* y *Lomaria*, son de porte bajo, con pequeños troncos monocaules que pueden dar apariencia de acaules (entre 0,30 a 1 m) terminados por una roseta apical. Los valores de cobertura del primer estrato oscilan entre 40 a 80%, las copas de los individuos que lo integran nunca se tocan. La roseta apical es siempreverde, con producción continua del follaje, no presentando cambios sustanciales de cobertura a través del año; el follaje en descomposición permanece adherido al tronco al igual que en las rosetas del Páramo Desértico. Las fases reproductivas introducen cambios tanto en el aspecto como en los valores de biomasa total. Las hojas son de tamaño mesófilo a macrófilo, predominando el largo sobre el ancho; en la mayoría de las especies de *Espeletia* son muy pubescentes, en *Lomaria* y *Puya* resultan extremadamente escleromorfas.

Las diversas especies de rosetas de esta formación tienen 2 tipos de estrategias reproductivas: por un lado la reproducción polieárpica por meristemas florales axilares, característica también de los rosetales del Páramo Desértico; por otro lado en el Páramo Andino se presenta el hábito monocárpico en la reproducción, en el que el único meristema apical se transforma irreversiblemente de vegetativo en floral, de manera que después de completada la reproducción la planta muere. Esta estrategia reproductiva se presenta en todas las especies de *Puya* del Páramo Andino y en una serie de especies de *Espsetia*. Dentro del Páramo el hábito monocárpico en la reproducción es exclusivo del nivel Andino (no presentándose nunca en el Aliandino) y parece estar asociado a ambientes de mayor estacionalidad (precipitaciones y heladas netamente concentradas).

Los arbustos del primer estrato pertenecen principalmente a los géneros *Hypericum*, *Hesperomeles*, *Pernetia*, *Arcitophyllum*, *Bacharis*,

*Stevia*. Son todos siempreverdes, pero presentan dos tipos de comportamiento con respecto a la producción del follaje, unos tienen producción continua todo el año como *Bacharis tricuneata*, *Hesperomeles pernettyoides*, etc. y otros producción netamente estacional como *Chaetolepis alpestris*. Los patrones reproductivos de las diversas especies de arbustos son asinerónicos entre sí, distribuyéndose en diversas épocas del año.

El segundo estrato tiene una altura entre 20 a 50 cm y puede alcanzar una cobertura hasta del 40%. Está formado esencialmente por gramíneas de los géneros *Poa*, *Parodiella*, *Calamagrostis*, *Bromus*, etc., por arbustos bajos y por hierbas. La biomasa de este estrato no sufre variaciones significativas a través del año, aunque se presentan cambios de aspecto. Algunas especies poseen crecimiento continuo a lo largo del año y otras netamente estacional, dando lugar a que en ciertas épocas las macollas de algunas gramíneas están muy secas en determinados habitats. Los patrones reproducti-

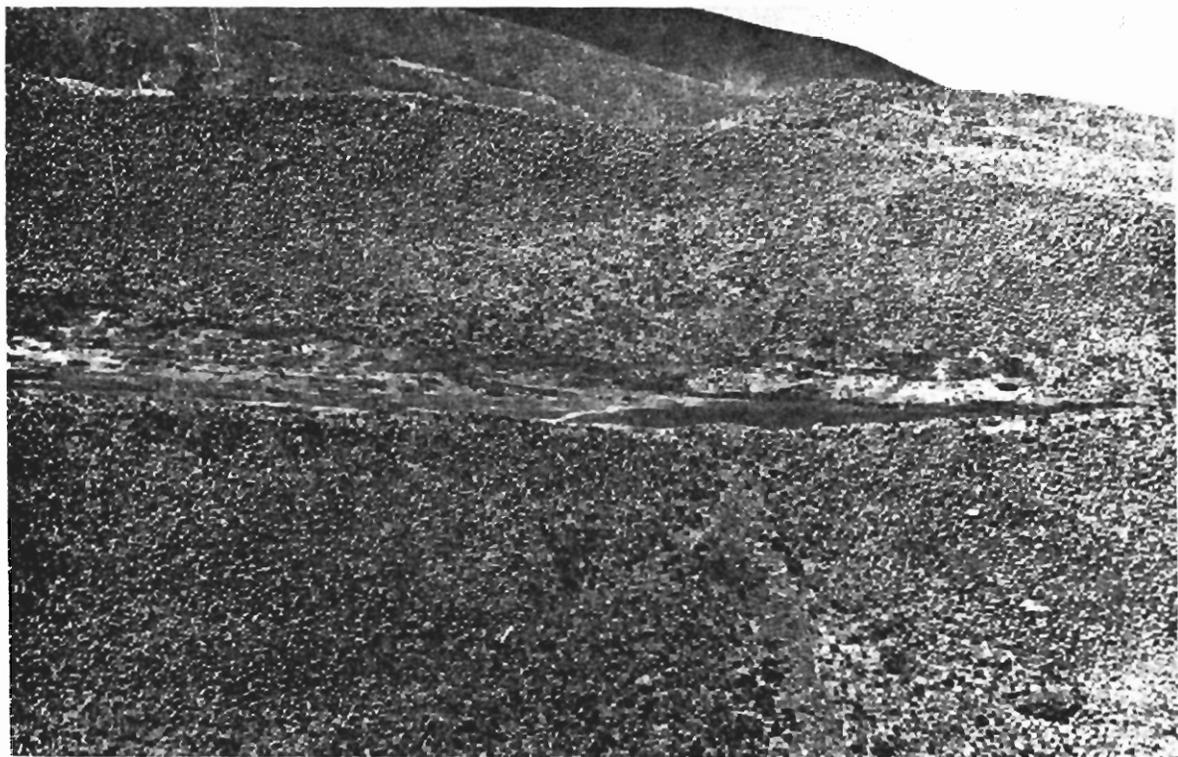


FIGURA 43: Rosetal-Arbustal de *Espsetia schultzei* sobre las morrenas en el valle de Mucubají. Foto M. Fariñas.

vos presentan también una asincronización notable. En la formación Páramo Andino este segundo estrato puede faltar, encontrándose entonces solamente el estrato más alto y el más bajo.

El tercer estrato, entre 3 y 10 cm, posee una cobertura muy variable en función de los dos descriptos anteriormente, pudiendo cobrar una importancia muy grande cuando el estrato de rosetas-arbustos se hace muy abierto. Está compuesto principalmente por gramíneas y herbáceas de pequeño porte pertenecientes a los géneros: *Agrostis*, *Aciachne*, *Carex*, *Sysyrinchium*, *Luzula*, *Stachys*, *Lucilia*, *Arenaria*, *Geranium*, *Acaena*, *Bidens*, etc. Los diversos estratos totalizan una cobertura del 100% no existiendo suelo desnudo en esta formación.

### Principales asociaciones del Páramo Andino

Diversas asociaciones de rosetales-arbustales del Páramo Andino son características de cada serranía, porque las especies de rosetas muestran una tendencia a una distribución areal restringida evidenciándose un cierto grado de aislamiento espacial entre las mismas. En contraposición los arbustos y las hierbas de la formación tienen una distribución amplia dentro del área. Describiremos entonces las diversas asociaciones agrupándolas según el núcleo de páramos en el que se encuentran.

### Rosetales-Arbustales del Núcleo Central de Páramos

El núcleo central de páramos es el que posee mayor número de asociaciones de esta formación, los complejos morrénicos del nivel andino central son el principal asiento de los Rosetales de *Espeletia*, los que dominan fisonómicamente el paisaje dada su gran extensión. Daremos a continuación una revisión rápida de las asociaciones más importantes.

#### 1. Rosetal-Arbustal de *Espeletia schultzii*

Dentro del Andino es la asociación más importante, ocupando la mayor parte de los faldeos

y complejos morrénicos de la Sierra de Santo Domingo donde se encuentra en su óptimo ecológico; también se extiende, aunque con una dominancia no tan extrema, en la Sierra Nevada de Mérida, Sierra de La Culata y Trujillo. Ha sido estudiada con detalle por Fariñas y Monasterio (1980).

El rango altitudinal de esta asociación se encuentra entre 3.200 y 4.100 m, sin embargo *Espeletia schultzii* como especie aislada tiene un rango altitudinal mayor, entre 2.500 y 4.300 m, pero en sus extremos inferior y superior no es un elemento importante, encontrándose localizada en habitats poco representativos o como un componente secundario de otras asociaciones.

Su óptimo climático se encuentra en áreas con 800 a 1.200 mm de precipitación repartidas según patrones biestacionales. Tales características corresponden a un clima intermedio entre los páramos más secos (600-700 mm de precipitación) y los más húmedos (1.300-1.800 mm) en Venezuela. Las heladas están concentradas durante la época seca, lo que condiciona dos "stress" superpuestos (termohídricos), un análisis más detallado de las características climáticas de esta asociación se encuentra en Azócar y Monasterio (1980a), capítulo 8.

Sus habitats fundamentales son los grandes complejos morrénicos de los valles fluvio-glaciales (Figura 43), donde además de los depósitos morrénicos ocupa los niveles más altos de las terrazas aluviales. Los suelos de las morrenas dentro del conjunto del valle representan las mejores condiciones de drenaje (Fariñas y Monasterio 1980).

Esta asociación consta de 3 estratos, cuyas características estructurales y funcionales ya han sido descriptas a nivel de la formación. Florísticamente sus componentes más importantes son:

- a) El primer estrato (0,50-1,50 m) está integrado por las rosetas de *Espeletia schultzii* y algunas veces por *Espeletia floccosa* como especie de importancia así como por los arbustos *Hypericum laricoides*, *Hesperomeles pernettyoides*, *Arcytophyllum caracasenum*, *Stevia lucida*, *Oxylobus glanduliferus*, *Bacharis prunifolia*, *Chaetolepis alpestris*, etc.

b) El segundo estrato (20-50 cm) tiene una notable predominancia de gramíneas como *Parodiella erectifolia*, *Poa trachyphylla*, *Calamagrostis effusa*, etc. y algunas herbáceas y arbustos como *Castilleja fissifolia*, *Ortosanthus chimboracensis*, *Pernetia elíptica*, *Lupinus*, *Hintherubera*.

El tercer estrato (hasta 10 cm) está compuesto por gramíneas y herbáceas como *Agrostis hankana*, *Aciachne pulvinata*, *Sisyrinchium micranthum*, *Rumex acetosela*, *Gnaphalium meridanum*, pequeñas rosetas acaules como *Hypochoeris selosus*, *Acaena cilindrostachya* o cojines chatos

como *Arenaria jahnii*. En las Figuras 44 y 45 vemos como la cobertura integrada de los 3 estratos en la asociación totaliza valores del 100%.

En esta asociación el Rosetal-Arbustal se presenta como integrado por dos formas de vida, rosetas y arbustos, antagónicos y complementarios. En sus formas extremas el primer estrato puede ser un rosetal o un arbustal puro pero todas las intergradaciones existen en frecuencia y cobertura de rosetas y arbustos. Dentro del rango de precipitaciones de esta comunidad (800-1.200 mm) hay una tendencia del rosetal de extenderse más en los lugares más secos



FIGURA 44: La fotografía muestra la morrena lateral izquierda en el valle de Mucubají, el Rosetal-Arbustal de *Espeletia schultzii* la vegetación dominante. Rosetas bajas y arbustos son los componentes más importantes de esta asociación, se puede observar que la cobertura de la vegetación del Páramo Andino es del 100%, lo cual lo distingue de las formaciones del Altiandino. Foto Fariñas.



FIGURA 45: Detalle del sitio anterior: *Espeletia schultzi* e *Hypericum loricoides* en el primer estrato, junto con las gramíneas y herbáceas de los estratos más bajos totalizan una cobertura de 100%. Foto Fariñas.



FIGURA 46: Rosetel de *Espeletia pannosa* en el Páramo de Los Conejos, Sierra de La Culata. Foto Fariñas.

mientras que el arbustal logra la mayor expansión en los más húmedos. Podemos decir que la asociación en su conjunto es una colonizadora de los grandes depósitos de acarreo glacial.

## 2. Rosetal de *Espeletia pannosa*

Se encuentra en condiciones climáticas más húmedas, 1.200 a 1.800 mm; sus suelos son fuertemente hidromorfos, llegando a soportar niveles de encharcamiento estacional en ciertas épocas del año. En el Rosetal de *Espeletia pannosa* se combinan por un lado su forma dominante con los arbustos formando Rosetales-Arbustales, por otro tiene la particularidad de asociarse con la forma gramínea en macolla constituyendo una gradación entre Rosetales y Pajonales, relacionándose así estrechamente con el Pajonal de *Calamagrostis-Cortaderia* (Figuras 46 y 50).

Los componentes arbustivos del Rosetal-Arbustal de *Espeletia pannosa* son similares a los de la asociación de *Espeletia schultzii*. Esta asociación se distribuye en los páramos más húmedos, por arriba de los 3.500 m, de la Sierra Nevada de Mérida, Sierra de La Culata (Páramo de los Conejos y Páramo del Mucujún), etc.

## 3. Rosetal de *Espeletia lindenbergii*

Se encuentra en los páramos más bajos del núcleo central, ramales occidentales de la Sierra Nevada y de La Culata, localizándose en las filas o cumbres de menor altura, siendo frecuente en el Páramo de Quirorá, San José de Mucutuy, Páramo del Tambor, La Carbonera, Páramo La Negra, etc. Las especies más importantes del primer estrato son: *Espeletia lindenbergii*, *Pteridium aquilinum*, *Ortosanthus chimboracensis*, *Arcytophyllum caracasenum*, *Gualtheria cordifolia*, *Pernetia elíptica*, *Macclenia nitida*, *Hypericum caracasenum*. Esta asociación aparece fundamentalmente sobre rocas sedimentarias (lutitas y areniscas), formando mosaicos con la Selva Nublada Montana Alta que sube en esta área hasta 3.200 m por los habitats de las quebradas más húmedas, mientras que el



FIGURA 47: Rosetal de *Espeletia lindenbergii* en el Páramo de Quirorá (Edo. Mérida). Foto G. Sarmiento.

Rosetal de *Espeletia lindenbergii* se encuentra sobre los substratos rocosos sedimentarios más secos (Figura 47).

## Rosetales-arbustales de los páramos en el Estado Trujillo

A diferencia del núcleo central de páramo en el noreste del ramal venezolano de la Cordillera, los rosetales-arbustales tienen una menor distribución y escasa diversificación en los páramos trujillanos. Describiremos a continuación el más importante.

### 1. Rosetal de *Espeletia jabonensis*

Se presenta esta asociación en el extremo norte de los páramos de Venezuela (Páramos de Cendé, Las Rosas, Jabón, etc.), que representan además el extremo más seco de los páramos del país: 600 mm anuales distribuidos según un patrón climático tetraestacional, lo que acentúa aún más el carácter deficitario del balance hídrico. Esta unidad se encuentra entre los 3.000 a 3.400 m de altitud.

El Rosetal y Rosetal-Arbustal de *Espeletia jabonensis* se asienta sobre afloramientos de areniscas euarécticas y lutitas, en grandes abranos claros, interdigitados con otros tipos contrastan-

tes de vegetación como son: la Selva Nublada Montaña Alta, los "woodlands" de *Espeletia neriifolia*, los pastizales arbolados de *Swaleno-chloa spencei* y *Senecio rigidifolium*. En este ambiente estacionalmente seco, muchas de estas formaciones están sujetas al impacto recurrente del fuego (ver capítulo 3).

El primer estrato de esta asociación está formado por *Espeletia jabonensis*, *Hypericum la-ricifolium*, *Arcytophllum caracasenum*, *Hypericum caracasenum*, *Ortosanthus chimboracensis*, *Cortaderia nitida*, etc. Pero es de hacer notar una neta dominancia de *Espeletia jabonensis* sobre las otras especies (50 a 60% de cobertura); la estrategia monocárpica de esta roseta trae como consecuencia un crecimiento agrupado de ella; en los páramos el hábito monocárpico parece estar fundamentalmente asociado a los ambientes de mayor inestabilidad. *Espeletia jabonensis* es una roseta baja con hojas de tamaño microfilo, casi glabras y de textura coriácea.

El estrato más bajo está formado por *Pitochactium pannicoides*, *Gnaphalium paramorum*, *Paepalanthus meridensis*.

### Rosetales-Arbustales de los páramos en el Estado Táchira

Al igual que en el Estado Trujillo es escasa tanto el área ocupada por esta formación como su diversificación; describiremos a continuación las dos asociaciones más importantes.

#### 1. Rosetales de *Espeletia jahni-Puya aristiguieta*.

Esta comunidad es típica del páramo del Zumbador, donde se presenta a partir de los 3.200 m y sube hasta los 3.400 m. El rosetal de *Espeletia-Puya* ocupa ambientes locales muy húmedos, suelos con alto contenido en humus bruto, semejantes a turberas. Ambas especies son codominantes en la asociación, dominando en manchones una u otra, las dos forman cojines densos sobre los suelos turbosos. Esta asociación, muy pobre florísticamente, muestra una alta cobertura de su estrato principal y casi único, llegando a totalizar valores cercanos al 100%; su altura oscila entre 0,50 y 1 m. El carácter monocárpico de estas dos rosetas y su agrupación en cojines en este ambiente pantanoso, es debido a que, si bien muchos individuos mueren después de la reproducción, otros dan brotes subterrá-



FIGURA 48: Páramo del Zumbador (Edo. Táchira), Rosetal con *Puya aristiguieta*, roseta monocárpica en fase de desarrollo reproductivo (marzo de 1975). Foto Monasterio.

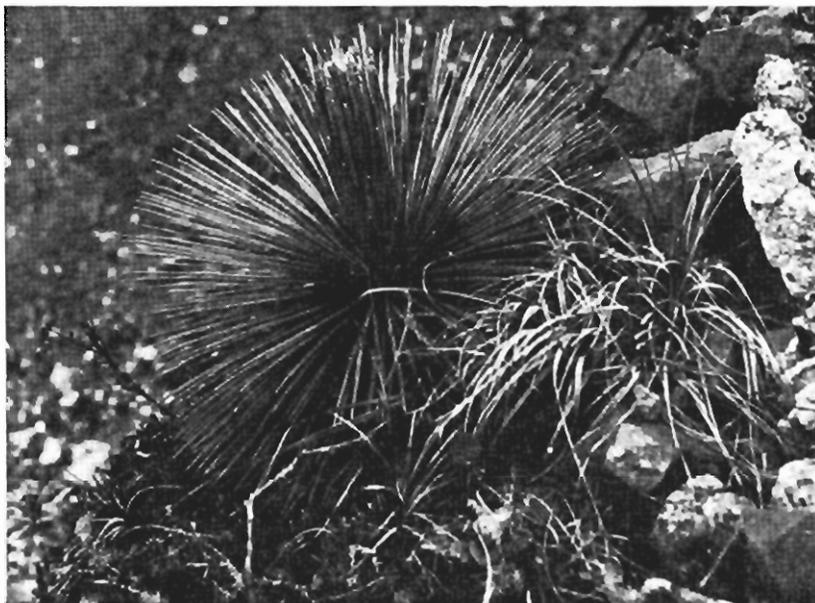


FIGURA 49: *Espeletia jahnií* Páramo del Zumbador (Edo. Táchira). Foto Fariñas.

neos ramificándose y propagándose vegetativamente. En mosaico con esta asociación se encuentra la siguiente unidad (Figuras 48 y 49).

## 2. Rosetal-Arbustal de *Lomaria hirsuta*

Bordeando las áreas pantanosas donde se encuentran los rosetales densos de *Espeletia jahnií* y *Puya aristiguieta* se localiza el Rosetal-Arbustal de *Lomaria hirsuta*, si bien en situaciones topográficas un poco más elevadas su habitat presenta un drenaje altamente deficiente.

El primer estrato de esta asociación tiene una altura del orden de 1 a 1,50 m, siendo extremadamente denso y cerrado pudiendo alcanzar valores de cobertura del 100%, lo que implica en estos casos la ausencia de otros estratos. Los elementos más importantes que lo integran son: *Lomaria hirsuta*, *Clussia* sp, *Arcytophyllum caracasenum*, *Hypericum caracasenum*, *Paepalanthus* sp; siendo esta *Clussia* arbustiva y de hojas fuertemente escleromorfas-  
carnosas, uno de los elementos más importantes

y dominantes en cobertura, imprimiendo a esta asociación un aspecto de arbustal escleromorfo.

## PAJONAL Y PASTIZAL PARAMEROS

Estas dos formaciones tienen como rasgo común el que la mayor parte de su biomasa está constituida por gramíneas. En los Pajonales domina la forma de "gramínea en macolla", con hojas muy escleromorfas y estrechas. En los Pastizales en cambio las gramíneas poseen distintos patrones arquitectuales y diferentes caracteres morfoecológicos: las hojas son planas, relativamente anchas y de texturas más finas.

Dentro del Andino se encuentran encadenadas en una secuencia altitudinal distintas asociaciones del Pajonal y del Pastizal Paramero. Así los Pajonales secos se localizan en el entorno de los 3.000 m, en tanto que el Pastizal de hoja ancha sube hasta los 3.500 m. El Pajonal húmedo, si bien aparece a los 3.500 m, encuentra su óptimo en el entorno de los 4.000 m.



FIGURA 50: Pajonal-Rosetal en la Sierra Nevada de Mérida a 4.000 m de altitud cerca de Loma Redonda. Asociación de *Calamagrostis pitticri*, *Cortaderia nitida* y *Espeletia pannosa*. Foto Farías.

Los pastizales bajos o “praderas” están a distintas alturas del Andino pero en ambientes similares: vegas, niveles bajos de terrazas ( $Q_0$ ,  $Q_1$ ), pequeños bajos; es una asociación controlada más por el substrato que por las condiciones climáticas.

#### PAJONAL PARAMERO

En los páramos de Venezuela los Pajonales tienen una importancia secundaria si se los compara con los rosetales, en cambio ellos forman las asociaciones dominantes en los páramos del Ecuador; asimismo el Pajonal paramero es la

vegetación más importante en la Jalea o "páramo" del Norte del Perú (como contraposición en los páramos de estos países los rosetales son muy escasos o inexistentes). En Colombia tenemos una situación intermedia en la importancia asumida por las asociaciones estructuradas con rosetas y con gramíneas en macolla. En Venezuela los Pajonales se encuentran en los páramos situados en el extremo Suroeste del ramal andino, donde cobran una importancia relativamente grande, como es el caso en el páramo del Zumbador; en cambio en los páramos del núcleo central sólo se encuentran en algunos sitios de la Sierra Nevada de Mérida y en la porción Oeste de la Sierra de La Culata (Figuras 50 y 51) Páramo de Los Conejos. En otros páramos pueden localizarse como franjas angostas en la base de algunos picos, como en el Páramo de Cendé (Sierra Morena de Trujillo), Pico Banderas (Páramo de Tamá), Pico Mucuñuque (Sierra de Santo Domingo).

Los Pajonales en los Páramos de Venezuela, independientemente de la extensión local que puedan ocupar nunca dominan totalmente en un

páramo dado, sino que siempre constituyen mosaicos con otras formaciones especialmente con Rosetales bajos o Arbustales.

El Pajonal, como ya señalamos, ocupa dentro del Andino la franja comprendida entre los 3.500 y 4.100 m; localmente estos límites pueden descender o subir si se trata de series relativamente más secas o más húmedas, sin embargo el Pajonal tiene su máximo desarrollo en el entorno de su límite superior. Climáticamente se encuentra en zonas con precipitación entre 1.000 y 1.800 mm distribuida en patrones con tendencia biestacional, pero donde no existe una verdadera estación seca, ni climática ni ecológica (para mayor información nos referimos al Capítulo 3, climadiagramas de Loma Redonda y Páramo del Zumbador, Monasterio y Reyes, 1980).

La geología donde prospera esta formación es variada, pero parece establecerse más frecuentemente sobre rocas sedimentarias (calizas y areniscas), como es el caso de los Páramos del Zumbador y de los Conejos. La geomorfología es variada: afloramientos rocosos con suelos muy



FIGURA 51: Pajonal puro de *Calamagrostis pittieri* y *Cortaderia nítida* en la Sierra Nevada de Mérida. Foto Farifias.

incipientes, desarrollándose sobre todo en las hendiduras de las rocas; faldeos recubiertos por coluvios; bases de las morrenas con suelos muy hidromorfos donde no prospera el Rosetal; bajos pantanosos y cañadas donde se localizan las asociaciones más húmedas del Pajonal. Los suelos son en general de alto contenido en materia orgánica y fuertemente hidromorfos.

Climática y ecológicamente el Pajonal Paramero se encuentra en ambientes fríos y húmedos, no está presente en los páramos más secos o donde existe una neta alternancia en las precipitaciones. El fuego puede actuar en esta formación, pero no en forma recurrente sino incidir en ciclos polianuales. La quema parece presentarse más bien como un factor inducido por influencia humana, dado que la lentitud de descomposición de las hojas muertas adheridas a las macollas y el estrecho contacto entre los "cúmulos" previenen un material altamente inflamable.

### Características generales del Pajonal

La formación Pajonal Paramero en el Andino de Venezuela se presenta de tres formas distintas:

1. *Pajonales puros*: el estrato más alto (entre 50 a 80 cm de altura, estado vegetativo) está dominado exclusivamente por gramíneas en macolla de porte robusto.
2. *Pajonal-Rosetal*: las gramíneas en macolla continúan siendo los elementos dominantes, pero se introducen en el primer estrato rosetas pertenecientes a los géneros *Espeletia*, *Puya* y *Lomaria*.
3. *Pajonal-Arbustal*: en la matriz herbácea dominante del Pajonal se introducen arbustos pertenecientes a diversos taxos.

La dominancia del primer estrato es notable, su cobertura oscila entre 80 y 100%, la casi totalidad de la biomasa está dada por gramíneas en tanto que las rosetas y arbustos contribuyen sólo secundariamente. En su "stock" florístico las gramíneas en macolla pertenecen a los gé-

neros: *Cortaderia*, *Calamagrostis*, *Danthonia*, *Agrostis*, *Stipa*; otras formas de distinta arquitectura y porte son especies de *Poa*, *Helleria*, *Agrostis*, etc. Las rosetas son especies de *Espeletia*, *Puya*, *Lomaria*; los arbustos de *Hypericum*, *Arcytophyllum*, *Vaccinium*, *Senecio*, *Hintherubera*, *Draba*, etc.

El segundo estrato varía en función del primero, cuando las gramíneas tienen una alta densidad (valores de cobertura cercanos al 100%) las macollas de los distintos individuos se tocan imposibilitando la presencia de otro estrato más bajo. Cuando el primero se abre, aparece un estrato entre 3 y 20 cm de altura, en el cual se encuentran formas de escaso porte: pequeñas rosetas acaules, cojines, semi-arbustos rastreros, herbáceas, que pertenecen a los géneros: *Hypochaeris*, *Oritrophium*, *Paepalanthus*, *Calandrinia*, *Aciachne*, *Gnaphalium*, *Pernetia*, *Draba*, *Hintherubera*, etc.

Se ha pretendido homologar el Pajonal Paramero con las formaciones de estepa de la Puna o de las zonas extratropicales. Aunque existen algunos rasgos comunes, ambas formaciones tienen diferencias fundamentales, una de ellas es su grado de cobertura: el Pajonal se presenta como una formación cerrada, densa, la Estepa es de escasa cobertura, existiendo siempre espacios vacíos entre cada individuo.

El Pajonal tiene de común con la Estepa el que en ambas formaciones domina la misma forma de vida (gramíneas en macolla de hábito xerofítico), sus hojas microfílas son muy angostas (2 a 4 mm por 30 o 40 cm), de forma involuta; texturalmente son muy escleromorfas hasta hacerse cortantes.

Las gramíneas del Pajonal se diferencian fundamentalmente de las de la Estepa por su ritmo de crecimiento; en el Pajonal presentan crecimiento vegetativo continuo, aunque con tasas variables según las épocas del año, Monasterio (datos no publicados); el follaje es muy denso, las hojas vivas se presentan erguidas, a medida que se van marchitando se tornan más y más decumbentes. La descomposición de las hojas es también continua a lo largo del tiempo, aunque al igual que la formación de los vástagos puede

presentar distintas tasas según las estaciones hídricas. La estrategia fenológica es similar a la de las formas en roseta del páramo (*Espeletia*, *Puya*, *Lomaria*); crecimiento y descomposición continua, reproducción estacional, con patrones reproductivos asincrónicos para las diversas especies, distribuidos en diversas épocas del año. En la Estepa en cambio el crecimiento vegetativo y reproductivo es netamente estacional.

La forma gramínea en macolla puede por lo tanto considerarse un tipo de "roseta particular", su funcionamiento en el ambiente del páramo es similar al de las rosetas típicas. La producción y mortalidad, continua de las hojas nos permite observar a lo largo del tiempo en cada individuo todos los estados en la formación y descomposición del follaje. Los valores de cobertura y biomasa no sufren cambios significativos en el tiempo. El patrón de distribución de la biomasa a nivel individual es semejante al de las rosetas típicas, predomina el follaje muerto y en descomposición, el número de hojas verdes y activas es relativamente pequeño, la mayor parte de la biomasa en pie se encuentra como necromasa.

El impacto del fuego altera momentáneamente la "estabilidad" de la biomasa del Pajonal destruyendo violentamente toda la materia seca, la que se reconstituye después del fuego a un ritmo circunstancialmente "acelerado". El fuego es un factor ecológico importante en la dinámica del ciclo de vida de las gramíneas del Pajonal; los fuegos aperiódicos que actúan en ciclos de frecuencia variable, son un factor de aceleración del proceso de descomposición e incorporación de minerales al suelo, pudiendo constituir un inductor en la tasa de crecimiento. Por lo tanto después del fuego se reconstituye el Pajonal, lo contrario sucede cuando el fuego ataca las rosetas leñosas, ya que después de un incendio se observa gran mortandad entre las mismas, lo que favorece en su detrimento a las gramíneas en macolla.

### Principales asociaciones del Pajonal Paramero

En todos los páramos de Venezuela, en que aparece esta formación la matriz herbácea presenta una gran homogeneidad en sus caracteres

estructurales y su composición florística. Podemos decir que los Pajonales puros constituyen una sola asociación, la fragmentación en diversas asociaciones sólo viene dada por la introducción de especies pertenecientes a otras formas de vida, como son las rosetas y los arbustos. Comenzaremos describiendo el Pajonal puro para seguir luego con los Pajonales-Rosetales y Pajonales-Arbustales.

#### 1. Asociación de *Calamagrostis pittieri-Cortaderia nitida*

La mayor parte de la cobertura del primer estrato está dada por *Calamagrostis pittieri* y *Cortaderia nitida*, pero en ciertos habitats una de ellas puede hacerse dominante casi absoluta. Como especies acompañantes con distintos valores de importancia se encuentran, entre las más frecuentes, *Calamagrostis longiaristata*, *Calamagrostis bogotensis*, *Hierochloa mexicana*, *Cortaderia bifida*, *Stipa mucronata*, *Danthonia secundiflora*, *Poa trachyphylla*, *Agrostis trichoides*, *Agrostis spp.* En el caso de que el primer estrato se abra aparece como ya vimos un estrato más bajo (entre 3 a 20 cm), encontrándose como especies más frecuentes: *Aciachne pulvinata*, *Oritrophium blepharophyllum*, *Gnaphalium moritzianum*, *Hypochoeris setosus*, *Paepalanthus columbensis*, *Rizocephalum candollei*, *Gnaphalium badillanum*, *Oritrophium blepharophyllum*, etc.

*Cortaderia nitida* puede cobrar una importancia absoluta y el Pajonal aparece dominado por ella, tal comportamiento se presenta en dos habitats al parecer opuestos: sobre rocas no fracturadas y en extremos húmedos sobre cañadas y áreas semipantanosas.

#### 2. Pajonal-Rosetal de *Espeletia pannosa*

Se encuentra en el entorno de los 4.000 m, casi en el límite superior del Andino formando mosaicos con el Pajonal puro descrito anteriormente, *Espeletia pannosa* es una roseta baja (40 a 60 cm), con hojas de tamaño micrófilo a mesófilo, pubescentes por ambas caras. La cobertura de esta especie oscila entre 5 al 10%. En el límite superior de esta asociación pueden presentarse otras especies en roseta, como *Espe-*

*letia angustifolia*, y *Espeletia spicata*, esta última elemento del Páramo Desértico.

Con respecto a su distribución ocupa los faldeos y derrumbios de sedimentos finos en la Sierra Nevada de Mérida (Loma Redonda a 4.065 m) y en La Culata (Páramo de los Conejos a la misma altura). El impacto del fuego no afecta a las rosetas bajas, pero sí las de mayor altura como *Espeletia spicata*, cuyo tronco erecto revestido por hojas muertas es fácil presa del fuego.

### 3. Pajonal-Rosetal de *Espeletia artropurpurea*

Esta asociación se localiza en los mismos páramos que la anterior pero ocupando un nivel altitudinal más bajo, una franja entre 3.300 y 3.800 m, aunque tiene su óptimo a 3.500 m. *Espeletia artropurpurea* posee hojas mesófilas y tiene la particularidad de que son glabras en la cara adaxial. En esta asociación pueden encontrarse también *Espeletia schultzii*, *Ortosanthus chimboracensis*, *Puya aristiquieta*.

### 4. Pajonal-Rosetal de *Espeletia moritziana*

En suelos muy húmedos como cañadas estacionales y pantanos, en el Pajonal domina *Cortaderia nitida* y las rosetas son fundamentalmente de *Espeletia moritziana* elemento florístico de los extremos secos o húmedos. Esta asociación es frecuente a los 4.000 m en la Sierra de La Culata.

### 5. Pajonal-Rosetal de *Espeletia jahnii* y *Puya venezuelensis*

Se presenta en el Páramo del Zumbador (Estado Táchira) entre 3.400 a 3.700 m, sobre rocas sedimentarias calcáreas con suelos muy hidromorfos y de gran contenido en materia orgánica. *Espeletia jahnii* es una roseta de tronco reducido, cuya altura es del orden de 50 cm; sus hojas microfilas, casi glabras en la cara adaxial, son rígido-coriáceas y fuertemente involutas; *Puya venezuelensis*, roseta también baja, tiene hojas mesófilas, rígidas, fuertemente escleromorfas; ambas especies muestran una estrategia monocárpica y se encuentran en el extremo más seco del clima del Pajonal donde hay una tendencia a una cierta estacionalidad. El se-

gundo estrato posee *Paepalanthus meridensis*, *Oritrophium peruvianum*, *Niphogetum Kaebreyeri*, etc.

El Pajonal-Arbustal se encuentra fundamentalmente en la Sierra de La Culata (Páramo de los Conejos) y con menor importancia en la Sierra Nevada de Mérida, sobre morrenas con intensa hidromorfía. En la Sierra Nevada los arbustos que caracterizan este tipo fisonómico son *Hypericum laricifolium* y *Arcytophyllum caracasenum*. En la Sierra de La Culata, el Pajonal arbustificado presenta una mayor diversificación, sus habitats son los derrumbios de bloques fracturados o los afloramientos rocosos en cumbres que han sufrido un proceso de intenso fracturamiento *in situ*, sobre diversas geologías (granitos, areniscas calcáreas, etc.). En el Páramo de los Conejos se encuentran estas asociaciones ya sea en ecotono con los Bosques de *Polylepis* sobre bloques fracturados de menor tamaño y más rodados, o en posición de cumbre sobre rocas agrietadas, en cambio en las rocas sin fracturar se encuentra el Pajonal puro. El Pajonal de *Arcytophyllum caracasenum-Hintherubera laseguei* está preferentemente sobre granitos y el de *Vacinium floribundum-Seneccio floculidensis-Draba lindenii* sobre areniscas.

## PAJONALES SECOS

Entre 2.800 y 3.000 m, en páramos con escasas precipitaciones o situaciones ecológicas locales más secas, se encuentra un tipo de Pajonal más "estépico" (Mueuchíes, Páramo de San José, La Cristalina, Páramo La Negra, etc.). Las macollas de las gramíneas durante la época de escasas precipitaciones se desecan casi completamente, estando la proporción de hojas verdes y la producción de vástagos en un nivel mínimo.

Donde se localizan los Pajonales secos al clima semiárido se superpone el uso intensivo de la tierra, pues estos páramos han sido sometidos a la mayor influencia humana y mayor densidad de población tanto en la época pre-colombina, como colonial y actual (a los cultivos indígenas

se sumaron los cereales exóticos y recientemente la horticultura con riego y ganadería) explotando los valles fértiles de estos páramos secos.

En el Pajonal seco la gramínea en macolla dominante es *Stipa ichu*, secundariamente *Calamagrostis effusa* y *Pittochaetium panicoides*. Se presentan también elementos florísticos de linaje tropical cálido y cálido-templado pertenecientes a la tribu de las *Andropogoneas* como: *Andropogon condensatus*, *A. saccharoides*, *A. selloanus*, etc.; arbustos como *Dodonea viscosa*, rosetas como *Fourcroya humboldtiana* y cactáceas como *Opuntia elatior* (elemento carnoso que puede ser importante en la cobertura del Pajonal). Como este Pajonal se encuentra en áreas tan disturbadas es difícil inferir sobre su origen, pareciendo una asociación de carácter secundario. En todo caso no tiene casi relación con los Pajonales descritos anteriormente.

## PASTIZAL PARAMERO

En el Pastizal Paramero podemos distinguir las asociaciones localizadas en los valles y las que se encuentran sobre otras situaciones topográficas como faldeos, depósitos coluviales, etc. Las consideraremos separada y sucesivamente.

### A. — Pastizales en los valles

En los valles fluvio-glaciales situados entre 3.500 y 3.800 m pueden existir varios niveles de terrazas o depósitos recientes, caracterizados por una profundidad creciente de nivel freático desde el fondo del valle hasta el faldeo, tal es el caso del valle fluvio-glacial de Mucubají. En las terrazas más altas, que corresponden a los suelos mejor drenados, se instala el *Pastizal de hoja ancha* formando la asociación que describiremos a continuación.

#### 1. Asociación de *Bromus pitensis*-*Agrostis hankana*

Consta de 2 estratos, el más alto (30 a 50 cm) dominado por *Bromus pitensis* con *Calamagrostis spp*, *Hierochloa mexicana*, etc., cubriendo entre 30 y 60%; el segundo estrato de 15 cm, con *Agrostis hankana* como especie principal; los 2 estratos totalizan una cobertura del 100%. Las gramíneas principales poseen hojas anchas, planas y de texturas finas, siendo el ritmo de crecimiento vegetativo continuo. Las gramíneas de esta asociación parecen ser más palatables y están sometidas siempre a pastoreo (Figura 52).



FIGURA 52: Pastizal de hoja ancha en las terrazas del valle de Mucubají. En la fotografía puede observarse en el primer estrato a *Bromus pitensis*, en el segundo la especie más importante es *Agrostis hankana*. Foto Fariñas.

En el fondo de los valles, en sitios sometidos a encharcamiento e inundación estacional se encuentran los *Pastizales húmedos*. El pastizal húmedo consta de dos estratos, el más alto entre 25 y 50 cm de altura, es de cobertura casi continua, presenta una dominancia local de especies que cambia según un gradiente de microhabitats correlacionado con las condiciones del drenaje, unas especies reemplazan a otras en importancia, formándose agrupaciones monoespecíficas. Tal es el caso de *Carex bomplandii*, *Carex acutata*, *Agrostis trichodes*-*Sysirinchium bogotense*-*Sysirinchium tintorum*, etc.; a veces se entremezclan arbustos bajos de *Hypericum brathys*. El segundo estrato, cuando existe, es un estrato muscinal dominado por musgos y algunas monocotiledóneas como *Altensteinia palacea* (Figuras 53 y 54).

Otras agrupaciones se encuentran en el fondo de los valles, distribuidas en micromosaicos, tal es el caso de los cojines de *Plantago rígida*, los manchones de *Werneria pigmaea* o las turberas de *Isoetes lechleri* e *I. triquerta*. Es de hacer notar la vegetación flotante en pequeñas lagunas estacionales que se encuentran en el fondo de los valles, con *Ranunculus limoselloides*, etc.

Otros sistemas fluviales dentro del Andino no presentan distintos niveles de depósitos, sino que han desarrollado una extensa vega; tal parece ser el caso de las vertientes más secas desde el punto de vista de su paleoecología. Un ejemplo concreto se encuentra en las vegas del Chama, entre 3.700 y 4.000 m, río que tiene su nacimiento en la porción Nororiental de La Culata (donde ya hemos discutido su clima glacial y actual más seco). En las vegas se instala un pastizal bajo, siempreverde, que puede homologarse fisonómicamente con los prados alpinos, pero el pastizal de vega o "prado andino" tiene una actividad vegetativa continua, a diferencia de los netamente estacionales o alpinos.

Los pastizales de las vegas tienen 2 estratos, el más alto no sobrepasa los 15 cm, con una cobertura del 40%, el segundo alcanza 5 cm y cubre aproximadamente 60%. Las especies más importantes son: *Agrostis trichodes*, *Agrostis*



FIGURA 53: Pastizal Húmedo con *Agrostis trichodes* y *Calandrinia acaulis* en el valle de Muecubají. Foto Fariñas.

*hankeana*, *Aciachne pulvinata*, *Agrostis breviculmis*, *Calamagrostis coartata*, *Poa annua*, *Pitochaetium panicoides*, *Trisetum foliosus*. Este pastizal está sometido a pastoreo todo el año.

Las asociaciones mencionadas se encuentran principalmente en los valles fluvio-glaciales de las Sierras de La Culata, Santo Domingo y Sierra Nevada. El Pastizal húmedo y de hoja ancha por debajo de los 3.800 m, los pastizales bajos o "prados" situados en las vegas, alcanzan mayor altitud, lo mismo que la vegetación de turberas y lagunitas estacionales.



FIGURA 54: Ecotono abrupto entre el Rosetal de *Espeletia schultzei* sobre una morrena y el Pastizal húmedo en el fondo del valle de Mucubají. Aquí el Pastizal se encuentra en uno de los sitios más húmedos y está caracterizado por: *Carex acutata*, *Agrostis trichodes*, etc. Foto Farifias.

## B. — Pastizales en los faldeos

Los pastizales situados fuera de los valles, en otras situaciones ambientales, difieren esencialmente de los ya descritos, los que estaban controlados por el balance hídrico, más que por el clima local.

Seguidamente analizaremos los Pastizales que se encuentran más relacionados con los climas locales, sobre diferentes topografías pero fundamentalmente en faldeos de distinta pendiente. Estos pastizales ocupan preferentemente el rango altitudinal entre 3.000 y 3.500 m, se presentan bajo diversos tipos fisonómicos desde el *pastizal puro* dominado exclusivamente por gramíneas, el *pastizal-rosetal*, *pastizal-arbustal*, y el *pastizal con árboles*. En los diversos tipos fisonómicos el elemento herbáceo es la matriz dominante, las otras formas son complementarias. Las diversas fisonomías se correlacionan con una serie de asociaciones, de las cuales haremos una breve enumeración.

### 1. Asociación de *Swallenochloa spencei*

Es la asociación más importante en extensión, constituyendo un pastizal puro en lo que respecta a su primer estrato, el que está dominado por *Swallenochloa spencei*, gramínea de hojas relativamente anchas. Tiene una altura de 0,50 a 1 m y su rango de cobertura oscila entre 80 y 100%. El segundo estrato, si existe, es bajo (5 a 15 cm), su cobertura está en función del grado de abertura del más alto, y está integrado por pequeñas rosetas acaules, herbáceas y cojines: *Pitochaetium panicoides*, *Paepalanthus meridensis*, *Eryngium humilis*, *Paepalanthus columbensis*, *Sisyrinchium sp.*, *Hypochoeris setosus*, *Monochaetum bonplandii*, *Azorella julianii*, *Bidens humile*, *Carex amicta*, *Carex acutata*, *Gnaphalium meridensis*, *Gentiana nevadensis*, *Halenia viridis*, etc.

En los pastizales-rosetales el elemento pastizal es el mismo y las rosetas pertenecen a los géneros *Espeletia*, *Puya*, *Lomaria*, su presencia distingue distintas asociaciones:

## 2. Pastizal-Rosetal de *Puya aristiquieta*

*Puya aristiquieta* se encuentra como individuos aislados dentro del pastizal de *Swallenochloa* o en agrupaciones a manera de cojines densos, entonces en habitats semipantanosos. Esta asociación es frecuente en los páramos de los Conejos y El Zumbador.

## 3. Pastizal-Rosetal de *Espeletia spp.*

Diversas especies de *Espeletia* integran este tipo, cada una característica de un páramo concreto. Así en el Páramo del Zumbador es *Espeletia jahnii*, en Cendé *E. jabonensis*, en

Tamá el Pastizal-Rosetal de *Espeletia brassicoidea* cobra gran importancia en extensión, dominando los grandes afloramientos planos a manera de Tepuys de arenisca calcárea donde se presenta con *Puya killippi* (Figuras 55 y 56). En la Sierra Nevada de Mérida y en La Culata (Páramo de los Conejos) se encuentra el Pastizal-Rosetal de *E. artropurpurea*, con *Ortosanthus chimboracensis*.

## 4. Pastizal-Rosetal de *Lomaria hirsuta*

Esta asociación es muy frecuente, aunque de poca extensión areal, y se encuentra principalmente entre 3.200 y 3.500 m en la Sierra Nevada de Mérida, La Culata, Zumbador, Tamá y Cendé.



FIGURA 55: Pastizal-Rosetal de *Espeletia brassicoidea* en el Páramo de Tamá sobre afloramientos de areniscas calcáreas a 3.500 m. Foto Fariñas.

Los Pastizales arbustales tienen como arbustos más característicos a *Hypericum laricifolium*, *Hypericum brathys*, *Hypericum caracasanaum*, *Gynoxis meridanus*, etc.

Por último analizaremos los pastizales arbolados:

##### 5. Pastizal arbolado de *Senecio rigidifolium*-*Espeletia liscanoana*

Este tipo sólo lo hemos encontrado en el Páramo de Cendé y Las Resas (Edo. Trujillo), en el extremo Norte de los páramos de Venezuela y a su vez extremo seco (600 mm), que presenta también la más fuerte variación inter-anual en el régimen hídrico. Ocupa una franja entre 3.200 y 3.400 m por arriba de los besques parameros o "woodlands". El pastizal de *Swallenochloa* presenta árboles ramificados dispersos de *Senecio rigidifolium* y *Espeletia liscanoana*, convergiendo esta fisonomía con la de una sabana arbolada de las tierras bajas tropicales. Esta convergencia se acentúa por las características morfoecológicas de *Senecio rigidifolium*, que posee un tronco con ritidoma de corcho y hojas extremadamente escleromorfas, semejantes en alto grado a los árboles sabaneros. Esta asociación en los páramos de Trujillo está sometida a incendios recurrentes; el fuego puede actuar en los Pastizales de *Swallenochloa* en ciclos anuales como en Cendé o en forma más espaciada en los otros páramos más húmedos. Debemos por último aclarar que los pastizales de *Swallenochloa* con todas sus asociaciones y variantes fisonómico-florísticas no son de gran importancia en extensión y en los páramos donde se encuentran forman pequeños mosaicos con otros tipos de vegetación. En Venezuela su mayor importancia se encuentra en los páramos sobre rocas sedimentarias: areniscas y calizas. Sin embargo es de hacer notar que esta gramínea monocárpica *Swallenochloa* es el elemento más importante en los páramos de Costa Rica y también se encuentra en los "páramos extratropicales" de Sudamérica, en el piso superior de los Andes australes, lo que Mann (1966) denominó páramo templado.



FIGURA 56: *Puya* sp es un elemento característico del Pastizal Rosetal en el Páramo de Tamá. Foto Fariñas.

##### Encadenamiento en secuencias altitudinales entre el Pajonal y el Pastizal Paramero

Las asociaciones de Pajonal y Pastizal que ocupan áreas discontinuas en diversos páramos, se enlazan sin embargo en encadenamientos altitudinales y aunque a veces no haya un contacto espacial directo, sus diversas asociaciones se disponen en rangos altitudinales precisos. Es así como el Pajonal seco de *Stipa ichu* se encuentra en los páramos más bajos entre 2.800 y 3.000 m, el Pastizal de *Swallenochloa* de 3.200-3.400 m; los pastizales de hoja ancha de *Bromus pitensis* entre 3.500 y 3.700 m, las praderas en las vegas de 3.700 a 4.000 m.

El Pajonal-Rosetal de *Espeletia artropurpurea* aparece a los 3.400 m, siendo reemplazado por el Pajonal Rosetal de *Espeletia pannosa* a partir de los 3.800 m, pero en el entorno de los 4.000 m es reemplazado por el Pajonal puro.

Por lo tanto las asociaciones herbáceas parecen reemplazarse unas a otras a lo largo de un continuum altitudinal explotando habitats muy precisos en los diferentes niveles. En algunos páramos (Sierra de La Culata) a partir de los 4.000 m el Pajonal puro de *Calamagrostis-Cortaderia* se presenta en su óptimo ecológico (más rico en estructura y composición florística), más agresivo en su ocupación del terreno; este hecho sólo ocurre en Venezuela en áreas muy limitadas dentro del páramo, climáticamente húmedas y sobre rocas sedimentarias, cuyas cumbres no sobrepasan mucho los 4.000 m y donde el Páramo Desértico no llega a instalarse. Recordaremos sin embargo que el Pajonal es la vegetación más importante en los páramos húmedos y volcánicos del Ecuador.

## BOSQUES PARAMEROS

Por último trataremos brevemente los Bosques Parameros que se encuentran en las partes más bajas del Páramo y no tienen relación con el Bosque Altiandino de *Polylepis sericeae*.

Tres tipos principales de formaciones forestales se encuentran en los páramos más bajos: El bosque de *Espeletia nerifolia*, los "bosquecillos" de *Aragoa cupressina* y el Bosque de *Alnus spp.* Estas formaciones no tienen ninguna relación entre sí, ni florística ni estructural, y representan ecologías muy contrastantes.

### 1. Bosque de *Espeletia nerifolia*

Se presenta en los niveles más bajos de los páramos entre 2.700 y 3.200 m, sin embargo *Espeletia nerifolia* como especie aislada baja hasta los 2.000 m integrándose a los arbustales del prepáramo.

El bosque de *Espeletia nerifolia* es un bosque bajo y abierto tipo "woodland", el primer estrato alcanza entre 2 y 6 m y tiene una cobertura desde el 30 al 70%. Su principal componente florístico es *Espeletia nerifolia*, árbol ramificado de tronco desnudo, de follaje perennifolio, pero a diferencia de los árboles monocaules de *Espeletia* sus hojas presentan el fenómeno de la abeisión. Otras especies de *Espeletia* de la serie de árboles ramificados también pueden estar presentes como *E. humbertii*, *E. hanburiana*, etc. *Weinania multiyuga*, *W. fagaroides*, *W. karsteniana*, *Persea Mutisii*, *Roupala jahnaei*, etc., son otros componentes del primer estrato.

En el segundo estrato hay una serie de arbustos: *Hypericum laricifolium*, *Hypericum caracasenum*, *Arcytophyllum caracasenum*, *Gualtheria cordiflora*, *Vaccinium alaternoides*, *Bejaria aestuans*, *Drimys granadensis*, *Lagenophora andina*.

Con respecto a su ritmo y aspecto tiene las características de un bosque perennifolio de las series siempreverdes secas analizadas por Sarmiento et al. 1971.

El "woodland" paramero de *Espeletia nerifolia* se presenta en el límite inferior de numerosos páramos, especialmente en los más estacionales: Las Coloradas, Quirorá, San José, (en la porción oeste de la Sierra Nevada de Mérida). Tuñame, Cendé (Edo Trujillo), teniendo su apogeo sobre afloramientos sedimentarios de lutitas y areniscas. Es además la única asociación de *Espeletia* que se extiende por la Cordillera de la Costa.

Se presenta en general en mosaico con la Selva Nublada Montana Alta (ya empobrecida florísticamente en su límite superior) y con la Selva Siempreverde Seca montana alta, formaciones que constituyen el límite inferior abrupto de algunos páramos.

Es difícil discernir si los bosques bajos de *Espeletia nerifolia* son formaciones de Páramo o de Prepáramo, ya que tanto el "woodland" como la Selva Nublada se interdigitan en mosaicos con las formaciones de páramo en su límite inferior (Figura 57).



FIGURA 57: Bosque de *Espeletia nerifolia* a 3.200 m en el Páramo de Cendé (Edo. Trujillo), Foto de S. Reyes.

### 2. Bosquecillos de *Aragoa cupressina*

Esta formación tiene muy escasa representación en los páramos, en Mucubají *Aragoa cupressina* forma pequeñas agrupaciones de árboles, bosquetes aislados situados en los depósitos de morrenas, rodeados por el Rosetal de *Espeletia schultzei*.

### 3. Bosque siempreverde de *Alnus spp*

En los Andes de Venezuela el Bosque de *Alnus* tiene un rango altitudinal entre 2.200 y 3.300 m. En su porción paramera se encuentra

fundamentalmente en las galerías de los ríos, donde como dominante absoluto del estrato más alto (7 a 12 m) se encuentra *Alnus jorullensis*. Esta especie boreal caducifolia, en condiciones de alta montaña tropical se comporta como siempreverde. *Alnus mirbellii* se encuentra en otro habitat, en pequeñas quebradas y sobre colinas donde estos bosques han sido destruídos en la mayor parte de su área, sólo se conserva en grandes extensiones sobre las colinas Terciarias del Páramo de Tuñame. El bosque en galería de *Alnus jorullensis* se encuentra fundamentalmente en los páramos de las cuencas del Chama, Mocotíes así como en el Páramo San José.

## BIBLIOGRAFIA

- AZOCAR, A. y MONASTERIO, M. 1980a. Caracterización Ecológica del Clima en el Páramo de Mucubají. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- AZOCAR, A. y MONASTERIO, M. 1980b. Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el Páramo de Mucubají. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- FARIÑAS, M. y MONASTERIO M. 1980. La vegetación del Páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- FERNANDEZ, J. 1970. *Polylepis tomentella* y Orogenia Reciente. *Bol. Soc. Arg. de Botánica*, Vol. 13: 14-30.
- GRISEBACH, A.H.R. 1972. *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung*. Engelmann, Leipzig.
- HASTENRATH, S. 1971. Beobachtungen zur klimamorphologischen Höhenstufung del Cordillera Real (Boliven). *Erdkunde* 25: 102-108, Bonn.
- HUECK, K. 1960. Los bosques de *Polylepis sericeae* en los Andes Venezolanos, *Bol. IFLA* 6: 1-33.
- JAHN, A. 1925. Observaciones glaciológicas en los Andes venezolanos: *Cultura Venezolana*, No. 64: 265-280.
- JAHN, A. 1931. El deshielo de la Sierra Nevada de Mérida y sus causas, *Cultura Venezolana*. 110; 5-15.
- KERNER, A. 1863. *Der Pflanzenleben der Donauländer*, Innsbruck.
- MANN, G.F. 1966. *Bases Ecológicas de la Explotación Agropecuaria en la América Latina*. OEA.
- MONASTERIO, M. 1980a. Los Páramos Andinos como Región Natural. Características Biogeográficas Generales y Afinidades con otras Regiones Andinas. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, M. 1980b. Poblamiento Humano y Uso de la Tierra en los Altos Andes de Venezuela. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, M. y REYES, S. 1980. Diversidad Ambiental y Variación de la Vegetación en los Páramos de los Andes Venezolanos. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- SALGADO-LABOURIAU, M. 1980. Paleoeología de los Páramos Venezolanos. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- SARMIENTO, G., MONASTERIO, M., AZOCAR, A., CASTELLANO, E. y SILVA, J. 1971. *Vegetación Natural*. Estudio Integral de la Cuenca de los Ríos Chama y Capazón. Sub-Proyecto No. III. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- SCHIMPER, A.F.W. 1898. *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Fischer, Jena.
- SCHUBERT, C. 1971. Observaciones geomorfológicas y glaciales en el área de Pico Bolívar, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. *Bol. Inf. Asoc. Ven. Geol. Min. y Petról.* 14: 193-216.
- SCHUBERT, C. 1974. Late Pleistocene Mérida Glaciation, Venezuelan Andes. *Boreas* 3: 147-152.
- SCHUBERT, C. 1976. Glaciación y morfología periglacial en los Andes Venezolanos noroccidentales. *Bol. Soc. Ven. Cien. Nat.* Tomo 32, No. 132/133, p. 149-178.
- SCHUBERT, C. 1980. Aspectos geológicos de los Andes Venezolanos: Historia, Breve síntesis. El Cuaternario y Bibliografía. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- SIEVERS, W. 1888. Die Kordillere von Mérida nebst Bemerkungen über das karibische Gebirge. *Geog. Abhandl* (Penck), v. 3, 238 p.
- SIEVERES, W. 1908. Zur Vergletscherung der Cordilleren des tropischen Südamerika. *Zcit. f. Gletscherk.*, v. 2, p. 271-284.
- SIEVERS, W. 1911. Die heutige und frühere Vergletscherung Südamerikas. *Samml. Wissensch. Vorträge*, Leipzig, F. C. W. Vogel, Heft, 5 p. 1-24.
- TRICART, J. 1970. *Geomorphology of cold environments*. Macmillan, London.
- VAN DER HAMMEN, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1: 3-26.
- VAN DER HAMMEN, T., WERNER, J. H. y VAN DOMMELEN. 1973. Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: a study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its High-Andean biota. *Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeoecol.* 16: 1-24.
- VAN GEEL, B. & VAN DER HAMMEN. 1973. Upper Quaternary vegetational and climate sequence of the Fuquene area (Eastern Cordillera, Colombia). *Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeoecol.* 15: 9-92.
- VARESCHI, V. 1956. Algunos aspectos de la ecología vegetal de la zona más alta de la Sierra Nevada de Mérida, Mérida.
- VEILLON, J. P. 1955. *Bosques Andinos de Venezuela*. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.