

RECORRIENDO EL PAISAJE VEGETAL DE VENEZUELA

**Ernesto Medina
Otto Huber
Jafet M. Nassar
Pamela Navarro**
Editores



Ediciones IVIC

Consejo Directivo

Instituto Venezolano de
Investigaciones Científicas (IVIC)

Director

Eloy Sira

Subdirector

Alexander Briceño

**Representantes del Ministerio
del Poder Popular para Ciencia,
Tecnología e Innovación**

Guillermo Barreto
Juan Luis Cabrera

**Representante del Ministerio del
Poder Popular para la Educación
Universitaria**

Prudencio Chacón

Directores Laborales

José Garzaro
Víctor Peña
William Espinoza (Suplente)
Sirvia Ávila (Suplente)

Gerencia General

Lira Parra

Comisión Editorial

Coordinador
Eloy Sira

Lucía Antillano
Horacio Biord
Jesús Eloy Conde
María Teresa Curcio
Rafael Gassón
Pamela Navarro
Héctor Suárez
Erika Wagner

© Ediciones IVIC

Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC)

Rif G-20004206-6

Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela

Ernesto Medina, Otto Huber, Jafet M. Nassar y Pamela Navarro
Editores

Coordinación editorial: Pamela Navarro

Diseño y arte final: Pascual Estrada

Ilustración de la portada y contraportada: Acuarelas realizadas por Volkmar Vareschi en una de sus excursiones al sur de Venezuela, que muestra plantas características de la vegetación tepuyana. Reproducción autorizada por Peter Vareschi en representación de la familia.

Mapa página 271: Grisel Velásquez, Unidad de Sistemas de Información Geográfica (UniSIG-IVIC)

Impresión: Grupo Intenso

Depósito legal: If66020135812780

ISBN: 978-980-261-147-8

Caracas, Venezuela

2013

Cita recomendada

Para la obra completa:

Medina E, Huber O, Nassar JM & P Navarro (Eds.) (2013) *Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela*. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. 320 pp.

Para un artículo:

Ataroff M & C García-Núñez (2013) Selvas y bosques nublados de Venezuela. En: Medina E, Huber O, Nassar JM & P Navarro (Eds.) *Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela*. Ediciones IVIC, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela. Pp. 125-155.

Recorriendo el paisaje vegetal de Venezuela

Homenaje a Volkmar Vareschi

Ernesto Medina

Otto Huber

Jafet M. Nassar

Pamela Navarro

Editores

Índice

- 7 **Prefacio**
- 9 **Semblanza de Volkmar Vareschi: el ecólogo de campo y humanista**
Federico Pannier
- 21 **Volkmar Vareschi como docente en la Escuela de Biología de la Universidad Central de Venezuela**
Helga Lindorf
- 43 **Contribuciones científicas de Volkmar Vareschi a la Ecología Vegetal**
Ernesto Medina
- 57 **Aspectos de la diversidad y conservación de los bosques húmedos macrotérmicos de Venezuela (desde Volkmar Vareschi al presente)**
Gerardo A. Aymard C.
- 79 **Los matorrales de pantano de *Chrysobalanus icaco* del delta del Orinoco**
Valois González
- 97 **Las cactáceas como elementos de caracterización de ambientes áridos y semiáridos en Venezuela**
Jafet M. Nassar, Grisel Velásquez, Julio César Romero-Briceño y Ernesto Medina
- 125 **Selvas y bosques nublados de Venezuela**
Michele Ataroff y Carlos García-Núñez
- 157 **El fuego y los árboles de las sabanas**
Juan F. Silva
- 173 **La evolución de la investigación ecológica en los páramos de Venezuela: múltiples visiones de un ecosistema único**
Luis D. Llambí, Lina Sarmiento y Fermín Rada
- 211 **Recuperación natural de la vegetación después de derrumbes en la cordillera de la Costa, estado Vargas, Venezuela**
Winfried Meier
- 231 **Cambios en la sabana de la Estación Biológica de los Llanos «Francisco Tamayo», Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Calabozo, Venezuela**
Mario R. Fariñas
- 249 **Los helechos de Volkmar Vareschi, pensamiento y legado**
Julián Mostacero G.
- 265 **Volkmar Vareschi y su extraordinaria contribución a la liquenología en Venezuela**
Efraín Moreno y Jesús Hernández
- 279 **De los Alpes a los Tepuyes: las experiencias de ecología montana de Volkmar Vareschi en la Guayana**
Otto Huber
- 293 **Los líquenes en el estudio de la contaminación atmosférica en la ciudad de Caracas, Venezuela**
Raiza Fernández, Federico Galarraga, Jesús Hernández, Roschman González y Zully Benzo
- 305 **Bibliografía cronológica de Volkmar Vareschi (1951-2001)**
- 315 **Bionotas de los autores**

Prefacio

El desarrollo formal de las ciencias ecológicas en Venezuela, tanto en sus aspectos formativos como de investigación teórica y experimental, se produce durante los últimos 50 y tantos años. La necesidad de integrar el manejo de los recursos naturales con el entendimiento del funcionamiento de ecosistemas como fundamento del crecimiento del país, aparece como elemento esencial desde el inicio de las actividades universitarias en facultades de ciencias, ingeniería forestal y agronomía. El impulso inicial de este proceso requirió de la convergencia de circunstancias económicas y políticas y de la participación de un importante número de científicos, venezolanos y extranjeros, cuya obra no ha sido siempre valorada en su justa dimensión.

Actualmente, las ciencias ecológicas disfrutan de un auge notable en el país, expresado en la intensa actividad de instituciones públicas y privadas. Esta circunstancia revela que la siembra de conceptos ecológicos por parte de los pioneros en nuestras universidades ha fructificado hasta niveles significativos. Basta considerar que el IX Congreso Venezolano de Ecología, realizado en el año 2011 en el Edo. Nueva Esparta, a pesar de las dificultades de infraestructura y transporte, constituyó un evento de proporciones sorprendentes. En un evento que incluyó 10 conferencias magistrales, 12 simposios especializados, y presentación de trabajos agrupados en 22 disciplinas, desde ecología forestal hasta paleoecología, y desde ecología molecular hasta legislación ambiental, se presentaron un total de 677 trabajos, la gran mayoría bajo la autoría de estudiantes de pre y posgrado.

Entre las deliberaciones informales durante el Congreso, se discutió una iniciativa formulada por varios colegas en el Centro Internacional de Ecología Tropical (CIET) de hacer un reconocimiento a uno de los pioneros de la investigación de ecosistemas tropicales en Venezuela, el Dr. Volkmar Vareschi. Con este fin, convocamos a una serie de profesores e investigadores de diversas instituciones nacionales, quienes conocían a Vareschi por haber trabajado con él, haber sido sus estudiantes, o por estar desarrollando investigación de alto nivel en campos que fueron influenciados por sus iniciativas científicas. La convocatoria estaba dirigida a la realización de un simposio para la presentación de trabajos que discutieran, entre otros temas, el inicio formal de los estudios de ecología en la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela (UCV), análisis de las contribuciones científicas de Vareschi, y las perspectivas actuales del conocimiento de los ecosistemas más extensos en Venezuela, y sobre los cuales Vareschi desarrolló estudios pioneros. Se incluyeron por lo tanto bosques tropicales de zonas bajas y montanos, la vegetación anegadiza del delta del Orinoco, y vegetación altimontana, los páramos de los Andes y los tepuyes de la formación Roraima. Entre los aspectos ecológicos considerados, se incluyó también el análisis de la recuperación de la cubierta vegetal después de deslaves extensos en la

cordillera de la Costa. Finalmente, no podían dejar de contemplarse aspectos taxonómicos en los cuales Vareschi hizo contribuciones notables en Venezuela, como son el estudio de los líquenes y su aplicación como biomonitores de contaminación del aire, y su monografía sobre las pteridofitas de Venezuela.

El simposio contó con una numerosa participación, tanto de especialistas como de estudiantes de pre y posgrado, por lo que el intercambio de ideas, y la viva discusión sobre temas de la actualidad ecológica dentro y fuera de las presentaciones formales, revela el marcado interés existente en las disciplinas ecológicas. Consideramos que el simposio cumplió su función de reconocimiento y estímulo, de revisión del pasado y de formulación de perspectivas para el futuro. El presente volumen queda como constancia impresa de esta conclusión.

La realización del simposio no hubiese sido posible sin el apoyo efectivo del Centro Internacional de Ecología Tropical (CIET), el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), la Fundación Instituto Botánico de Venezuela «Dr. Tobías Lasser» (FIBV), la Fundación Mercantil y Total Oil and Gas Venezuela B.V., y la contribución organizativa y de trabajo de Ana María Pérez, Héctor Suárez, Ana Marta Francisco, María Teresa Curcio y su equipo de la Oficina de Comunicaciones y Medios del IVIC, el personal de la Oficina de Informática, y un gran número de voluntarios del Centro de Ecología del IVIC y de la FIBV, que con mucha mística y deseos de ayudar contribuyeron al éxito alcanzado en el simposio.

La publicación del presente volumen ha sido posible por la contribución del IVIC a través de Ediciones IVIC. Deseamos expresar un reconocimiento especial a Pascual Estrada por su valiosa contribución al diseño, diagramación y presentación final del libro.

Ernesto Medina

Otto Huber

Jafet M. Nassar

Pamela Navarro

Semblanza de Volkmar Vareschi: el ecólogo de campo y humanista

Federico Pannier

Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Caracas, Venezuela.

Resumen

Considero un honor el haber sido invitado por el Comité Organizador de este simposio en homenaje póstumo al maestro y profesor, Dr. Volkmar Vareschi, considerado mundialmente como pionero en el campo de la Ecología de la Vegetación Tropical. Vareschi consagró gran parte de su vida transcurrida en nuestro país a fomentar el conocimiento de la ecología como importante ciencia integradora del ambiente, para entonces apenas conocida localmente. Su constante dedicación a la enseñanza de la ecología en nuestra ilustre Universidad Central de Venezuela (UCV), sumada a las numerosas investigaciones de campo que realizó en todo el territorio nacional, así como también por la perseverancia de sus alumnos hoy reunidos aquí para continuar su obra, logró establecer esta área del conocimiento definitivamente en Venezuela. Es menester mencionar, que la inquietud intelectual de Volkmar Vareschi no se orientó exclusivamente a la ciencia, sino también hacia la creación artística y literaria, en lo que contribuyó con gran efectividad a la difusión de interesantes aspectos de importancia cultural para el mundo y para nuestro país.

La formación científica de un pensador autodidacta

Volkmar Vareschi nace el 25 de mayo de 1906 en Innsbruck (Austria). Realiza sus estudios de primaria y parte de secundaria en esta ciudad, para finalizar esta última etapa en el liceo de la cercana ciudad de Dornbirn. Todavía indeciso en la escogencia de la carrera universitaria a seguir, la humanística o la científica, ocurre un evento que como él mismo relata, determina su decisión. Muere el profesor de Botánica de su liceo, a quien tenía gran cariño, y le dispensa una visita de pésame a su familia. Aquí el hijo, amigo de clase, le insta a que se lleve un libro de la biblioteca de su padre como recuerdo, y Vareschi escoge al azar la obra fundamental del botánico danés Eugenio Warming, hoy considerado el fundador de la Ecología Vegetal. La lectura de este libro titulado *Ökologische Pflanzengeographie* determina definitivamente su orientación hacia el estudio científico, y en particular, a la novedosa rama de la Ecología. Es totalmente absorbido por la idea expresada por Warming que la vegetación, o sea, la capa o cubierta vegetal de cualquier parte del mundo, debía estar estructurada en alguna forma y a semejanza de la sociedad humana en unidades, dígame sociedades vegetales o asociaciones vegetales, cuya composición específica dependía a su vez de los factores ambientales a los cuales estaban expuestas. Comprobar experimentalmente esta idea, fue el *leitmotiv* de Vareschi durante toda su vida. Decide entonces, al terminar la secundaria, inscribirse en la Universidad de Innsbruck para estudiar aquellas materias que le permitieran comprobar esta idea. Sin embargo, esta universidad estaba aún lejos de impartir cursos experimentales que pudieran realizarse en el campo, pues apenas habían transcurrido pocos años de la muerte de Warming, y aún no existía docencia en Ecología. Por esta razón, Volkmar le propone al profesor titular de la cátedra de Botánica,

después del primer semestre de su ingreso a la universidad, que le permita comenzar de inmediato su trabajo doctoral, con una temática de su propia escogencia entre las contenidas en el libro de Warming, y aceptando la responsabilidad de trabajar solo, ya que no podía contar en la universidad con un tutor experimentado en ecología. El profesor sorprendido ante esta insólita propuesta, accedió y lo eximió de la presencia obligatoria en las clases para que se dedicara a la experimentación en el campo, pero con la condición de que no descuidara el estudio de las materias obligatorias señaladas en el *pensum* universitario.

Después de cuatro años de investigación ecológica de la vegetación en un área solitaria y poco alterada por la influencia humana, ubicada en una cuenca hidrográfica de los Alpes tiroleses, presenta los resultados obtenidos en forma de una tesis de carácter fitosociológico, entendida ésta, como un estudio de las interacciones existentes entre los factores ambientales y las agrupaciones de las especies de plantas características del lugar, definidas como comunidades vegetales. Con la aprobación de esta tesis por parte del profesor Helmuth Gams, quien mientras tanto había ingresado a la universidad para dictar la materia de Ecología, Vareschi obtiene en 1931 el título de Doctor en Filosofía, grado que, en aquel tiempo, solía concederse en los países de habla alemana a los estudiosos de las Ciencias Naturales (Vareschi 1931). Este título le permitió optar al cargo de asistente científico, ofrecido por el Instituto Geobotánico de Zürich (Suiza), donde comienza a trabajar bajo la dirección del ecólogo suizo Eduard Rübel, director vitalicio de este instituto de carácter privado. Rübel había sido también jefe y tutor de Josías Braun-Blanquet, considerado hoy día el fundador de la famosa «Escuela fitosociológica francesa de Montpellier». Así como Braun-Blanquet adquirió fama mundial por desarrollar su original método de cuantificación sociológica de la vegetación aplicable en regiones frías y templadas del planeta, Vareschi tuvo igualmente la oportunidad de desarrollar durante los cinco años de su permanencia en el instituto de Rübel, con el amplio apoyo de equipo científico disponible, una novedosa metodología paleoecológica para el estudio del movimiento de glaciares. El objetivo era corroborar alguna de las 80 diferentes hipótesis existentes desde los tiempos de Humboldt, que intentaban explicar el mecanismo de desplazamiento de una gigantesca masa de hielo representada por las prolongadas lenguas de los glaciares, que durante su recorrido descendente desde el alto de la montaña, van modelando las características de los paisajes montañosos.

Pensando en cómo resolver ese problema Vareschi tiene una idea genial. En analogía al método palinológico que se utilizaba corrientemente para determinar los cambios de la vegetación ocurridos en el transcurso del tiempo geológico, con base en los diferentes tipos de granos de polen presentes en suelos orgánicos pantanosos conocidos como turberas, Vareschi se preguntó: ¿Podrían encontrarse granos de polen dentro de la masa de hielo de un glaciar, y en caso positivo, utilizarse para determinar la verdadera dinámica del flujo del propio hielo, y con ello acabar definitivamente con las grandes controversias que existían al respecto? Después de ocho años de permanente dedicación a este problema, que el mismo Vareschi relata como «el trabajo más difícil, extenuante y peligroso que jamás haya emprendido en su vida, ni siquiera en las selvas tropicales», logra esclarecer el problema, y entra con ello a ser uno de los pioneros que contribuyeron a la exploración de los glaciares del continente antártico, mediante la metodología desarrollada en sus mediciones en los glaciares de Suiza y Austria. La metodología ideada por Vareschi para comprobar el movimiento del hielo glaciológico, indujo indudablemente el desarrollo de nuevas y sofisticadas metodologías emplea-

das actualmente en diferentes campos de la ciencia glaciológica, para medir el cambio climático global ocurrido en nuestro planeta.

En el año 1937, después de haber trabajado durante cinco largos años en Suiza como investigador en un instituto de carácter privado, que obviamente funcionaba con eficiencia gracias a un sistema de control de actividades y de directivas que en cierto grado restringían la libertad del individuo, Vareschi decide aceptar la propuesta de trabajar como ayudante científico adscrito al Jardín Botánico de Munich y luego en calidad de docente libre, es decir, sin sueldo de profesor pagado por el Estado, sino percibiendo como salario la matrícula que pagaban los estudiantes que se inscribían en la materia que dictaba. Su amplio y profundo conocimiento de las especies de plantas alpinas, adquirido durante sus trabajos fitosociológicos en las altas montañas de Austria y Suiza, impresionaron en tal grado al director del jardín, que pronto le encomienda la recolección de especies de plantas vivas traídas de su hábitat natural en los Alpes bávaros para conformar un área especialmente acondicionada del Jardín Botánico, que bajo el nombre de *Alpinum*, se convirtió gradualmente en un sector de atracción preferencial del público visitante. En estos viajes de recolección, Vareschi siempre iba acompañado por Ernst Krause, experimentado fotógrafo del Instituto Botánico, quien tomaba fotos de las plantas en su hábitat natural antes que éstas fueran trasladadas. En estas frecuentes excursiones por las escarpadas pendientes de las montañas en búsqueda de las plantas más «escurridizas» y difíciles de recolectar, Krause introdujo a Vareschi al arte de la fotografía, mientras que Vareschi convirtió a Krause en maestro de la escalada alpina. Posteriormente, ambos decidieron publicar un libro titulado *Der Berg blüht* (*Cuando florece la montaña*), en el cual Vareschi escribiría un texto adecuado para cada especie fotografiada por Krause. Este libro, publicado en el año 1937, fue un *best seller* de la época, y continuó su éxito considerando que durante los treinta años siguientes a su primera aparición, hasta 1968, habían sido impresas ocho ediciones para un total de 46.000 ejemplares vendidos. Además de las tareas relacionadas con su trabajo en el Jardín Botánico de Munich, Volkmar aprovechó su tiempo, antes del comienzo de la Segunda Guerra Mundial, para reunir y completar los datos obtenidos en sus trabajos realizados en Suiza con el fin de presentarlos en forma de una tesis, la cual después de ser examinada y aprobada por un jurado de profesores universitarios pertenecientes al área especial de investigación, relacionada con la temática de su trabajo, un proceso riguroso conocido con el nombre de «habilitación», permite al aspirante ejercer la docencia en cualquier universidad alemana.

En 1939, al comenzar la Segunda Guerra Mundial y ya ingresado a la universidad de Munich como profesor regular, Vareschi debe acudir a inscribirse, ahora como ciudadano alemán (recuérdese la anexión de Austria al imperio alemán ocurrida en 1938), en el servicio militar obligatorio que se había instalado en Innsbruck. Allí es adiestrado en el uso de las armas y en estrategias bélicas de campo (a pesar de su permanente resistencia ya que se declaraba pacifista), para formar parte de una unidad militar especial llamada «cazadores montañoses» (*Gebirgsjäger*). Como curioso interludio de este proce-



so de militarización, es llamado temporalmente por el Instituto Botánico de Munich para tomar el examen sobre identificación e utilización de plantas medicinales, a los cuales estaban obligados los centenares de estudiantes de Medicina inscritos en el Servicio Militar. Finalmente, es embarcado como soldado raso, pues declinaba cualquier otro grado militar superior que le correspondía como académico, en un tren que le condujo desde Innsbruck al frente de Stalingrado. En una de las innumerables paradas, es llamado por altoparlante a salir del tren, para ser informado que debía presentarse en las oficinas que ocupaba la policía política SS en Munich. Se le informa que, por órdenes de un tal Dr. Ernst Schäfer, director del Instituto de Investigación Científica para la Región Asiática, debía trasladarse al Castillo de Lannach, cercano a la ciudad de Graz, acondicionado para estudios de Genética. Allí debía trabajar, en calidad de botánico, en la adaptación climática a regiones de alta montaña alpina de semillas de cebada traídas del Tíbet por la famosa expedición alemana auspiciada por el comandante supremo de la SS Heinrich Himmler. Aquí estuvo trabajando Vareschi, junto con geneticistas alemanes e ingleses, estos últimos prisioneros de guerra, hasta el fin del conflicto, cuando él mismo pasa a ser prisionero de guerra de los americanos. Después de una larga permanencia en el campo de prisioneros e innumerables interrogatorios por parte del Servicio de Inteligencia Militar estadounidense, renuente a desligarlo de la increíble historia de su designación como investigador para un proyecto científico auspiciado por la SS, se logró averiguar que Ernst Krause, su amigo fotógrafo y coautor del libro sobre la flora de montañas, era el verdadero responsable de su traslado. Krause fue el fotógrafo del equipo expedicionario al Tíbet y le propuso a Schäfer, jefe de la expedición, con gran prestigio en el alto mando de la SS, para que destinara a Vareschi a trabajar en un oficio pacífico en su tierra natal.

Se cerró entonces la parte que faltaba del círculo de acontecimientos reales acaecidos y Vareschi fue puesto en libertad. Regresa a la Universidad de Innsbruck a dedicarse a la docencia durante los siguientes tres años (1947-1950) hasta recibir, con gran sorpresa, una oferta de trabajo proveniente de un lejano país llamado Venezuela, que tan sólo conocía a través de la lectura de los relatos del viaje de Alejandro de Humboldt que había leído con avidez durante sus años de adolescencia. Eufórico por tener la oportunidad de conocer la vegetación tropical-ecuatorial, acepta de inmediato la propuesta enviada por el Dr. Tobías Lasser, sucesor del recién fallecido Henri Pittier, quien habiendo sido director del Herbario de la División de Botánica del Ministerio de Agricultura y Cría, también estaba encargado de la administración de la Estación Biológica de Rancho Grande (estado Aragua, Venezuela), ubicada en el primer Parque Nacional que se establece en Venezuela y que lleva hoy su nombre. Pero uno se pregunta: ¿Cómo llegó Lasser a identificar la existencia de Vareschi en Europa?

Y aquí vuelve a repetirse la casualidad que parece acompañar en todo momento el destino de Vareschi. Da el caso, que el Dr. Ernst Schäfer, antiguo jefe superior de Vareschi en el Instituto de Mejoramiento Genético Vegetal, después de haber sido absuelto por el tribunal de Nüremberg de toda culpabilidad y habersele comprobado su ayuda en calidad de investigador científico intachable, había ocupado un prominente cargo directivo en el Museo Senckenberg de Ciencias Naturales en Frankfurt (a.M.). Schäfer como reconocido especialista en el campo de la ornitología, logró durante los primeros años de posguerra ampliar y organizar con sus aportes personales, la ya mundialmente famosa colección de aves de este museo. Sus recorridos por el mundo tropical lo llevaron a la Estación Biológica de Rancho Grande, en donde permaneció por un período de dos años recolectando y estudiando la biología de la rica avifauna del Parque Nacional. Según me contó don

Tobías Lasser, durante uno de los recorridos que hacíamos con cierta frecuencia en horas tempranas de la mañana por los senderos del Jardín Botánico, Schäfer le había solicitado la ayuda de un botánico para que identificara las especies vegetales con que se alimentaban los pájaros que recolectaban en el Parque de Rancho Grande, proponiéndole el nombre de Volkmar Vareschi, quien creía había regresado a trabajar al Instituto Botánico de Munich. Lasser estuvo de acuerdo y envió la propuesta de contrato a la dirección indicada, pero como mencionamos antes, Vareschi había retornado al finalizar la guerra a la Universidad de Innsbruck, y por lo tanto, la carta estaba a punto de ser regresada a Venezuela, si el amigo y compañero de montaña Ernst Krause, quien continuaba sus labores como fotógrafo del instituto, no hubiera revisado la correspondencia del personal, descubriéndola y haciéndola llegar a su destinatario ¿Otra casualidad, después de un hecho acaecido 18 años atrás, en el cual intervinieron exactamente los mismos actores? Cabe preguntarse si Vareschi estaba predestinado a venir a Venezuela y quedarse en nuestro país.

La llegada al puerto de La Guaira de Vareschi el 2 de julio de 1950 y su misteriosa desaparición después de varios días antes de llegar a nuestra casa en Caracas, está descrita en forma particularmente amena en la autobiografía de su esposa Lieselotte Zettler de Vareschi (2011). Fue aquí en donde lo conocí, estableciéndose una amistad que perduró hasta el final de su vida. Recuerdos personales están reseñados en algunos de mis escritos (Pannier 2008, 2011), así como, en una amplia correspondencia sostenida durante mi etapa de formación profesional, pero que no equiparan la semblanza del maestro que pretendo ofrecer.

Volkmar Vareschi: inicios de su investigación ecológica en un ambiente tropical

En una entrevista concedida a una revista austríaca dedicada a la divulgación de los logros obtenidos por los más destacados científicos de ese país, Vareschi revela las razones por las cuales considera es apreciado en el mundo científico. Con sus propias palabras transcritas al español expresa:

«Si fui capaz de hacer año tras año nuevos descubrimientos botánicos, no fue por privilegio mío, sino del país... Venezuela, en el cual... a mi llegada... simplemente casi no se había hecho nada», y prosigue: «Mi capacidad esencial para trabajar reside en el arte aparentemente pasado de moda de observar. Para ello me siento capacitado... pues... esto le falta a veces al investigador actual que cada vez más prefiere trabajar encerrado dentro de un laboratorio». Prosigue: «Si es el caso de merecer una gratitud, sería por haber fundado la Ecología en Venezuela y haber introducido en la práctica la investigación de campo así como la realizada a través de expediciones programadas de acuerdo a objetivos específicos».

Compréndase entonces la impresión de Vareschi a su llegada a nuestro país, reconociendo la sobrecogedora exuberancia de la vegetación tropical y la enorme diversidad de formas de vida y de especies de una flora escasamente representada en los viveros calefaccionados de la zona templada. Se diría ¿Por dónde y cómo empezar?

Las visitas preliminares para conocer la vegetación del Parque de Rancho Grande, hoy Parque Nacional «Henri Pittier», se extendieron luego progresivamente hacia otras regiones de Venezuela, al principio casi siempre en mi compañía como ayudante de faena e intérprete, pues Volkmar desconocía totalmente el idioma castellano y también le era difícil

expresarse en inglés. Durante el tiempo que mediaba entre viaje y viaje, se dedicaba con asombroso ahínco a revisar todos los armarios, uno por uno, del Herbario, ubicado en aquel entonces en una vieja casa colonial situada entre las esquinas de Llaguno y Cuartel Viejo, en la parroquia de La Pastora. Utilizaba las primeras horas de cada mañana para hacer los dibujos y las anotaciones en su, cada vez más voluminosa, colección de agendas de las características especiales observadas en los especímenes secos de herbario, con el fin de reconocer rápidamente las especies vivas observadas *in situ* durante los recorridos de campo. Esta extenuante tarea para reconocer e identificar por su nombre y posición sistemática las numerosas familias y géneros de plantas tropicales, la llevó a término a los dos primeros años de su llegada al país, con el firme propósito de desarrollar una metodología fitosociológica que permitiera entender los principios que rigen la distribución geográfica de las plantas terrestres silvestres confinadas en áreas consideradas tropicales. Muy pronto, se daría cuenta que para la comparación entre sí de unidades asociativas, tales como por ejemplo las macro-asociaciones vegetales, o mejor dicho, las grandes formaciones vegetales tropicales representadas por las selvas ecuatoriales, no era indispensable convertirse en un experto taxónomo, sino que había que desarrollar nuevas metodologías basadas en observaciones de campo. Sin embargo, el conocimiento taxonómico adquirido le sirvió para escribir varias contribuciones fundamentales para el conocimiento de la flora de nuestro país, y en especial, de sus grupos favoritos: los helechos y los líquenes.

Prosigo en la descripción del inicio del proceso de conversión de Vareschi, a lo que él mismo con orgullo denomina «ser un auténtico botánico tropical». A principios del año 1952, Vareschi es destacado oficialmente ante las autoridades de la Universidad de Los Andes (ULA), como botánico al servicio de la División Botánica de Caracas para recolectar plantas destinadas al herbario, así como también, para establecer el primer herbario regional en la Facultad de Farmacia de dicha universidad.

La recolección de las plantas se extendió durante tres meses en diversas zonas del estado Mérida, coincidiendo con la construcción de la Carretera Panamericana, que en ese momento se encontraba avanzando a través de la tupida selva tropical situada al sur del lago de Maracaibo en un lugar cercano a un caserío de primitivos ranchos llamado El Vigía (hoy populosa ciudad con propio aeropuerto internacional). El avance de los tractores en medio del intenso calor, el polvo y los insectos, derribando enormes árboles para despejar camino a través de la selva, nos brindaba la oportunidad de recolectar las flores, los frutos y las hojas necesarias para la identificación de los árboles, así como también la gran diversidad de especies de plantas que crecían sobre las ramas de sus copas.

La recolección de especies en la región de los páramos, en cambio, era menos fatigante, y le permitió a Vareschi aplicar por primera vez en una montaña andina tropical la metodología que había empleado en las montañas alpinas para caracterizar y cuantificar asociaciones vegetales, pero la cual no le dio resultados aceptables. Sólo con la experiencia y después de muchos años dedicados a perfeccionar el método de análisis fitosociológico, logró cumplir satisfactoriamente el objetivo que buscaba: comparar cuantitativamente asociaciones vegetales de diferente composición florística de acuerdo a su posición dentro de gradientes climáticos y altitudinales. Otro objetivo que sí logró realizar a breve plazo después de esta primera visita a los páramos andinos venezolanos, fue la publicación de su libro titulado *Flora de los páramos de Venezuela*, obra de referencia muy utilizada hasta el presente para la identificación rápida de las plantas más vistosas y representativas de esta zona.

Después de esta prolongada permanencia en Mérida, la cual también le permitió establecer contacto con los profesores, muchos de ellos provenientes de países europeos que estaban involucrados en la gestión de creación de la Facultad Forestal de la ULA, Vareschi comenzó poco a poco a incursionar en la experimentación de campo en lugares cercanos y accesibles desde el herbario en donde trabajaba en pleno centro de Caracas.

El primer experimento en campo abierto lo situó en un terreno aún inhabitado dentro del área asignada a la

Universidad Central para la futura construcción de la Ciudad Universitaria, y que hoy ocupa el Jardín Botánico. Quizás por influencia de las conversaciones sostenidas con sus colegas forestales en la primera visita a Mérida, Vareschi escoge un tema muy apropiado en aquel tiempo en donde se iniciaban grandes proyectos urbanísticos y de vialidad, titulándolo: «La economía de agua de árboles que están siendo utilizados para la reforestación de regiones deforestadas de Venezuela». Sirviéndose de una metodología que hoy sería considerada bastante primitiva, pero unida a un procedimiento evaluativo muy conciso, Vareschi logra agrupar en orden preferencial la capacidad de 12 especies arbóreas para repoblar ambientes alterados por actividades humanas. El carácter que motiva el desarrollo de este trabajo es netamente utilitario, no solamente por su título, sino por haber sido publicado en una revista editada por el Instituto Estatal de Fitosociología Aplicada de la ciudad austríaca de Klagenfurt.

El segundo experimento en campo abierto lo sitúa Vareschi en terrenos, hoy conocidos como Reserva o Jardín Ecológico El Volcán, cerca de la población de El Hatillo y la urbanización Los Guayabitos, en los alrededores de Caracas. Este experimento involucra un carácter que actualmente llamaríamos ecofisiológico, entendido como la respuesta fisiológica de una planta a las condiciones fluctuantes del medio ambiente. El tema escogido versaba sobre la capacidad de aprovechamiento de agua de una planta semiparásita tropical (huésped) creciendo y extrayendo el agua de un árbol frondoso de tamaño intermedio (hospedero), que sirviéndole de soporte y como fuente de suministro de agua, establece un sistema de equilibrio hídrico interno entre los dos, pero que es regulado por el proceso fisiológico de apertura estomática del huésped y por la fluctuación de los factores ambientales a los cuales responden ambas plantas. En este experimento tomé parte activa en su laboriosa ejecución, efectuando bajo la supervisión inicial y luego ocasional del maestro, las mediciones simultáneas de los diversos factores ambientales y trepándome cada hora a la copa del árbol parasitado para recolectar las hojas de ambos, huésped y hospedero, requeridas para el examen de la transpiración y de la regulación estomática. Vareschi, en vista de mi responsabilidad y seriedad demostrada, se permitía alejarse ocasionalmente del sitio para dedicarse a otras urgentes labores, dejándome solo haciendo las mediciones, por lo cual me confirió el gran honor de figurar como coautor del trabajo publicado.



Vareschi durante la colocación del busto de Bolívar en la cumbre del Auyantepui (Expedición Escuela de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, 1956).

No es mi intención continuar relatando la cronología y el significado de las investigaciones publicadas por Vareschi, parte ésta que corresponderá a las contribuciones incluidas en el presente volumen, pero quiero demostrar a raíz de mencionar estos dos primeros trabajos de campo realizados después de su llegada a Venezuela, la problemática que enfrentaba para decidir la línea que debía proseguir su investigación ecológica. Para ello transcribo textualmente lo que dijo en determinada ocasión:

«Mi campo de trabajo es la vegetación natural y nada relacionado con las ciencias forestales, agrícolas u hortícolas. Todo lo que ha sido influenciado por el hombre no me interesa. Considero que mi misión consiste en estudiar la vegetación natural, sean selvas, sabanas, manglares, desiertos, en fin, todo lo que por naturaleza está ahí» .

Se comprende entonces su decisión de abandonar las pautas señaladas por su primer experimento de campo relacionado con los árboles utilizados para la reforestación. En cambio, la idea de proseguir en la línea ecofisiológica señalada por el segundo experimento de campo no le atraía por el momento, en vista de las exigencias impuestas por el manejo de instrumental y de la complejidad de la logística requerida para la experimentación, lo cual representaba para él una pérdida de valioso tiempo que necesitaba para dedicarse a la observación e interpretación de lo que verdaderamente le interesaba.

El tercer experimento en campo abierto, que sí ha tenido proyección permanente, se inició en la cumbre del pico Naiguatá, a 2.765 msnm, a partir de la circunstancia casual de haber pernoctado con la tienda de campaña sobre un suelo de turbera. La pericia de Vareschi adquirida en las montañas de los Alpes europeos reconoció de inmediato el posible tesoro que encerraba el trozo de suelo extraído con navaja de bolsillo que llevamos al herbario en Caracas para el examen microscópico. La muestra contenía efectivamente, una riqueza en diversidad de tipos de esporas y de granos de polen de la cual sólo una escasa minoría era fácilmente identificable. Así que la tarea a la que Vareschi en ese tiempo se dedicaba con fervor para llegar a conocer, a lo menos, las características fisionómicas visibles de las familias y géneros de las plantas fanerógamas tropicales, fue inmediatamente ampliada con la toma de muestras de polen de las flores de estas mismas plantas secas preservadas en el herbario, con el fin de obtener patrones de comparación estructural que permitieran la identificación de los granos de polen desconocidos.

Los numerosos ascensos que seguimos haciendo al Naiguatá y a la Silla de Caracas, (un total de siete) para tomar perfiles de polen y recoger informaciones adicionales sobre las condiciones climáticas geológicas y topográficas, así como el estudio de la sucesión de las comunidades vegetales que cubren las faldas de estas montañas en el sentido del gradiente altitudinal, al cual se sumó el descubrimiento de relictos fósiles y de individuos vivos del pino venezolano conocido como *Podocarpus* y del frailejón andino conocido como *Espeletia*, condujeron a Vareschi, no sólo al diseño del primer mapa geobotánico de un sector, aunque reducido, de la cordillera de la Costa, sino también a considerar la hipótesis de una continuidad de una vegetación de páramo que se estableció durante el período geológico Terciario entre la cordilleras de la Costa y la cordillera de los Andes, la cual quedó interrumpida por causas aún no completamente esclarecidas.

El trabajo que se inició en el año 1952 se publicó en 1955 con el título principal de *Monografías geobotánicas de Venezuela 1*, lo cual hizo esperar la publicación una serie de

monografías que sintetizaran las investigaciones ecológicas que se irían ejecutando en los diversos ecosistemas regionales de Venezuela. Sin embargo, esto no ocurrió, pues la prolífica investigación de novedosos problemas ecológicos realizada por Vareschi en sus numerosas expediciones científicas organizadas en territorio venezolano (más de 16 a la cuenca del Orinoco), así como también en sus viajes a los continentes de África y de Asia para comparar características resaltantes de la vegetación selvática tropical, fue sintetizada tan sólo 30 años después en su libro titulado *La ecología de la vegetación tropical* (1980 en alemán y 1992 en español). Este libro constituye un hito significativo en la evolución conceptual de todas las disciplinas que engloba el campo de la ecología de los trópicos, está lleno de propuestas sobre nuevas líneas de investigación necesarias para comprender la importancia que tiene el bioma tropical para garantizar la supervivencia de la humanidad en el futuro.

Volkmar Vareschi: el hombre global

Nada más propicio para iniciar el esbozo que pretendo hacer de otras fases menos conocidas del ingenio creativo de Vareschi, es el siguiente párrafo que le dediqué en el obituario que redacté a raíz de su fallecimiento en Caracas (Pannier 2011):

«El vivir día a día, junto al Gran Maestro como ayudante personal en los quehaceres de la investigación científica, fue también para mí una oportunidad de conocer otros rasgos e inquietudes de Volkmar Vareschi. Su excepcional sensibilidad expresada a través de sus diversas manifestaciones como filósofo, novelista, antropólogo, pintor y acuarelista, así como de excelso fotógrafo, era considerada por algunos de sus colegas científicos súper-especializados como un aspecto paradójico y hasta contraproducente para su evolución como científico. No obstante, para la mayoría de las personas que lo conocieron, este amplio espectro de intereses y conocimientos que desplegaba, lo convertía en un verdadero humanista de corte «goethiano», o en términos actuales, diría yo, en un hombre global.»

El interés o la necesidad de escribir como lo relata el propio Vareschi recordando su juventud, se le despierta cuando tiene que decidir el tema del trabajo que está obligado a presentar para optar al título de Bachiller. Sus lecturas previas de obras de escritores de la época romántica lo estimulan a decidirse por un análisis de la correspondencia que sostuvieron Schiller y Goethe, que demostrara las razones por las cuales el intercambio establecido entre estos dos grandes poetas es considerado ejemplo de sólida y permanente amistad. El jurado examinador, muy estricto, consideró el trabajo como una novela y no como un ensayo como había exigido, y a pesar de estar excelentemente redactado, no lo consideró digno de darle el mérito que le correspondía. Sin embargo, la posterior revisión de los trabajos presentados por los candidatos por parte de lo que llamaríamos oficina regional del distrito educativo correspondiente, le mejoró la puntuación para situarlo en el primer lugar, haciéndole llegar una felicitación por escrito. Durante los siguientes veinte años publicó una serie de poesías y tres libros; uno de ellos el ya mencionado *best seller* titulado: *Cuando la montaña florece*, seguido por una novela titulada *Heidemartina y sus pequeñas historias*, y otro llamado: *Y después apareció el hombre*, este último, un conjunto de historias noveladas que se ubican en el tiempo en que se inició la humanidad.



Troncos de árboles muertos en un humedal en la costa del estado Falcón (Palma Sola) (Dibujo de Vareschi).

Vareschi pensaba ilustrar este libro con dibujos de su propia elaboración, lo que al parecer no logró, probablemente por el elevado costo de impresión que implicaría para el editor. Sin embargo, siendo yo estudiante en Alemania, me pidió el favor de trasladarlos desde su antigua residencia en Austria para hacer entrega personal de éstos en una dirección que me indicó en Munich. Quedé tan impresionado de la maravillosa calidad de los dibujos, que le rogué me enviara uno

que representara un motivo típico de la naturaleza tropical venezolana para que me calmara la nostalgia que tenía por mi país, lo que efectivamente cumplió. Había tenido ciertamente el presentimiento de la particular destreza de Vareschi por este arte, al observar la rapidez y precisión por medio de la cual esquematizaba los rasgos esenciales de una flor, de una hoja, de una raíz, o de un árbol en su agenda de campo que siempre le acompañaba, ¡pero nunca sospechaba tal grado de maestría!

Recordaba en esos momentos la gran admiración que tenía Vareschi por las pinturas de Alberto Durero, el más famoso pintor del renacimiento alemán, y en especial, por un cuadro denominado *Apuntes de césped*, en que las diversas plantas de un pequeño sector de un campo silvestre estaban representadas con asombrosa precisión. Muchos años más tarde, en uno de los libros divulgativos más hermosos de Vareschi, ilustrado por él mismo y titulado *Plantas entre mar y tierra*, encuentro en el texto que acompaña el dibujo de unas plantitas frágiles de gramíneas comunes que usualmente cubren los bordes de las playas, la siguiente reflexión, muy representativa de su pensamiento filosófico: «Alberto Durero dibujó minuciosamente algunas gramíneas de Nüremberg en su cuadro Trozo de grama» (se refiere al cuadro en cuestión que oficialmente se llama *Apuntes de césped*). Tanto empeño se puede reducir a la sencilla fórmula que reza:

«El artista aprehende la apariencia de las cosas». Pues bien, también se puede [...] pensar lo inverso... cuando en los dibujos a pincel japoneses aparece constantemente el tema de la gramínea, sea en forma de una rama de bambú, de una caña, de una maraña de lianas. Uno comienza a preguntarse ¿qué fue lo que les llamó tanto la atención a los pintores del lejano oriente en estas plantas tan humildes que no ofrecen ni hojas de formas originales, ni flores extraordinarias?»

Prosigue Vareschi:

«Cuando uno hojea el manual de Pintura de bambúes de 4 volúmenes se descubre qué era lo que les interesaba a estos pintores; las pocas pinceladas maestras que sobre el papel

de arroz plasmaban lo esencial, o sea, la idea general de las hierbas del bambú, de la caña. No se busca la materia prima de la apariencia, no la especie singular, ni el minucioso retrato de la hierba de Durer, sino lo que les es común a todas: la infinita gracia de las láminas que se cruzan sin orden aparente, el libre juego del azar, aquellas misteriosas estructuras que abarcan todas las gramíneas que hemos conocido en nuestro paso por la tierra, todas juntas, todas al mismo tiempo. La fórmula es pues, ‘el artista aprehende la idea de las cosas’»



Vareschi en el Alto Orinoco en compañía del padre Cocco

Pero como me consta, Volkmar con su sensibilidad de artista que expresa estas palabras, fue aún más allá en la aplicación de esta fórmula, cuando me apercibí que a partir de un momento de su vida había dejado la costumbre de pintar y fotografiar las maravillas de la naturaleza. Aprovechando la ocasión propicia le pregunté con curiosidad la razón de ello, y fue esto lo que me contestó:

«Reproducir imágenes de lo que ven los ojos sea con aparatos, lápiz o pincel sirve sólo para cumplir propósitos; en cambio, imprimir imágenes en el cerebro por medio de la contemplación directa de algo que te guste, además del goce espiritual que produce, tiene la ventaja de que siempre las puedes portar contigo».

El problema del origen del hombre, que desde sus tiempos como estudiante universitario discutía acaloradamente cuando se trataba del tema del Darwinismo, le ayudó a tomar la decisión de formar parte de una expedición antropológica que al poco tiempo de haber llegado a Venezuela se dirigía a encontrar y estudiar una tribu legendaria de indígenas de estatura enana que habitaba en un valle selvático de la accidentada sierra de Perijá. Esta expedición decididamente le abrió el interés por la antropología, la cual a través de las numerosas expediciones al delta y al Alto Orinoco que le siguieron, contribuyó a enriquecer el conocimiento que se tenía sobre aspectos específicos de la vida de las diferentes tribus indígenas venezolanas. Merecen destacarse en este sentido dos publicaciones notables: *Signos: semántica del dibujo primitivo* (1974) y *Altindianisches, ergraben und ergrübelt* (1972) (título particularmente difícil de traducir del alemán al castellano por constituir un típico juego de palabras, podría sonar como *Trastos viejos de indígenas desenterrados y pensados*).

¿Sabían ustedes de la devoción que tenía Vareschi por la música del barroco? En ciertas ocasiones, interpretaba en su flauta dulce (tipo tenor) breves piezas de sus autores preferidos: Heinrich Schütz, Telemann y Bach. ¡Hasta me regaló una flauta para que aprendiera a acompañarlo, apreciada pieza de recuerdo que pasó a manos de una de mis hijas, que continuó honrándola con exquisitas interpretaciones!

¿Qué más puedo añadir para completar la semblanza de este profundo pensador y gran maestro que fue Volkmar Vareschi que sirva de orientación a los jóvenes que deseen trillar el campo de la ecología tropical?

Se me ocurre enunciar algunos de sus consejos extraídos de la correspondencia que sosteníamos cuando yo era estudiante en el lejano país alemán:

- 1) Vivir, en lo posible, en permanente contacto con la naturaleza.
- 2) Observar conscientemente los seres y fenómenos que se presentan en ella, tratando siempre de encontrar significados e interrelaciones.
- 3) Jamás perderse en las profundidades desmedidas de una determinada especialidad científica, so pena de perder el contacto con la realidad.
- 4) Reconocer que todo esfuerzo intelectual es sólo una aproximación a la realidad.

Para finalizar, citemos el profundo pensamiento con el cual Volkmar Vareschi invita al lector a iniciar la lectura de su prodigioso libro *Cuando florece la montaña*:

*Nirgends
offenbart sich die tragische Schönheit des Daseins
so ergreifend deutlich und dem Geist gegenwärtig
wie in einer aus dem Leben
frei in den Tod hinüberblühenden Blume*

lo cual en mi modesto intento de traducirlo literalmente al castellano sonaría así:

*En ningún otro momento
se revela la trágica belleza de la existencia
en forma más conmovedora y consciente al espíritu
como en el momento en que se inicia la transición
de una flor en plenitud encaminada
hacia el ineludible curso de la muerte.*

Tratemos de entender el mensaje que contienen estas palabras que dirige Volkmar Vareschi a todos los que amamos la botánica en el sentido más profundo.

Bibliografía

- Pannier F (1992) Recordando a un gran Maestro: Volkmar Vareschi. *Natura* 94:32-33.
- Pannier F (2008) Tobías Lasser, *In memoriam*. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales de Venezuela*. LXVIII (2):73-77.
- Pannier F (2011) Vivir entre montañas. En: *Pensar a Mérida*. Universidad de los Andes. Talleres Gráficos. Mérida, Venezuela. Pp. 287-309.
- Vareschi V (1931) *Die Gehölztypen des obersten Isartales*. Dissertation Universität Innsbruck.
- Zettler de Vareschi L (2011) *Ahora escribo con pluma de loro*. Edición del autor. Caracas. 250 pp.

Volkmar Vareschi como docente en la Escuela de Biología de la Universidad Central de Venezuela

Helga Lindorf

Centro de Botánica Tropical, Instituto de Biología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela.

Resumen

Volkmar Vareschi llegó a Venezuela en 1950 contratado como ecólogo por el Instituto Botánico. Lo respaldaba una experiencia de veinte años en investigación científica, con 30 obras publicadas y casi dos lustros dedicados a la docencia en instituciones universitarias suizas, alemanas y austríacas. En 1951 fue requerido por la Universidad Central de Venezuela para que se hiciera cargo de varias materias de índole botánica pertenecientes al *pensum* de la Escuela de Ciencias, adscrita desde 1947 a la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas (actualmente Facultad de Ingeniería). A partir de ese momento, comienza una ajetreada vida profesional y académica, combinando sus obligaciones en el Instituto Botánico con el dictado de clases, inicialmente a tiempo convencional y luego a medio tiempo. Vareschi tuvo un papel fundamental en los comienzos de la Escuela de Ciencias al ser el responsable de las cátedras de Ecología Vegetal, Morfología Vegetal, Fisiología Vegetal y también de Sistemática de Criptógamas y Sociología Vegetal, entre las optativas. Una vez fundada la Facultad de Ciencias (1958), pasó a dedicación exclusiva desempeñando la jefatura de la cátedra de Morfología Vegetal por dos años más, y continuó con el dictado de los cursos de Ecología Vegetal y varias electivas hasta su jubilación en 1973. Impartió estas dos asignaturas con un enfoque integrado, incluyendo aspectos referentes a adaptaciones ecológicas en las prácticas de Morfología Vegetal y observaciones morfológicas en las de Ecología Vegetal. En este trabajo se expone la significación histórica de la meritoria actividad docente de Volkmar Vareschi en Venezuela.

Introducción

En Venezuela, durante las primeras dos décadas del siglo XX, no existían instituciones educativas formadoras de científicos y centros de investigación en ciencias naturales. Sólo pocas personas tenían interés en la disciplina biológica, labor que se limitaba casi exclusivamente al reconocimiento de la biodiversidad (Lindorf, en prensa).¹

1 En el siglo XIX se realizaron dos intentos por incluir las ciencias naturales en las carreras universitarias. El primero de ellos en 1827 por José María Vargas, siendo rector de la Universidad Central de Venezuela, al proponer la inclusión de una cátedra de Botánica asociada a la carrera de Medicina. La materia finalmente no llegó a impartirse por falta de profesores especializados. Un nuevo intento de implementación de cursos en ciencias naturales tuvo una culminación exitosa en 1874, cuando se fundó en la universidad la primera cátedra de Historia Natural, a cargo del naturalista alemán Adolfo Ernst. Lamentablemente, luego de su muerte en 1899, la cátedra fue declinando hasta su desaparición (Lindorf 2008).

Esta situación comienza a revertirse en 1921 al ser creado por el botánico suizo Henri Pittier el Herbario Nacional de Venezuela, la primera institución venezolana dedicada a las ciencias naturales (Texera 2006).²

Algo más de un cuarto de siglo después, en 1947, se fundó en la Universidad Central de Venezuela (UCV) la Escuela de Ciencias por iniciativa del botánico y médico Tobías Lasser, iniciándose así, en el país, la formación profesional de biólogos y de especialistas en las ramas de esta disciplina, entre ellas, la Botánica.³

Despuntando la primera mitad del siglo XX, tanto la Escuela de Ciencias como el Instituto Botánico, del cual dependía el Herbario Nacional, inician planes para el desarrollo de la ecología vegetal que contemplaban la contratación de un especialista. La designación en ambos casos recayó en el ecólogo austriaco Volkmar Vareschi, quien comienza así una perseverante labor que conduce al establecimiento en Venezuela de la Ecología Vegetal como disciplina científica y a la introducción de su enseñanza a nivel universitario.

Antecedentes de la investigación ecológica en Venezuela

Henri Pittier, pionero del buen manejo de los recursos naturales y su conservación, incluyó también la ecología entre las muchas disciplinas profesionales que abordó. En 1917 fue contratado por el gobierno venezolano para asesorar en la realización de un censo de las tierras baldías de la república, que incluía hacer su análisis en relación con la productividad y como parte de este trabajo inició la representación cartográfica de nuestros ecosistemas que culminó en el primer mapa ecológico de Venezuela, publicado en 1920 (Medina & Lindorf 2011).

A finales de la década de los cuarenta se estaban efectuando o habían finalizado varias investigaciones de carácter zoológico en Venezuela que involucraban observaciones acerca de la vegetación y la ecología vegetal. Entre 1945 y 1946 William Beebe hizo estudios de las características físicas y biológicas de la selva nublada de Rancho Grande, considerando las condiciones ecológicas generales y observaciones sobre la fauna y la flora (Beebe & Crane 1948). En 1948 Giorgio Marcuzzi, zoólogo italiano contratado por la Escuela de Ciencias, analizó una zona cercana al aeropuerto de Maiquetía tomando en cuenta el clima, la geografía, los suelos y la ecología vegetal como base para un estudio detallado de la fauna, desde el punto de vista ecológico (Marcuzzi 1950).⁴

2 El Herbario Nacional de Venezuela se inició en el Museo Comercial, una dependencia del Ministerio de Relaciones Exteriores dirigida por Pittier, y acoplada a los estudios sobre las riquezas naturales del país y sus potencialidades que le habían sido encomendados por el gobierno. Pittier (1857-1950) era doctor *honoris causa* en Ciencias Naturales de la Universidad de Lausana, Suiza (1927), graduado (Baccalauréat) en la Facultad de Ciencias Naturales de la misma universidad (1877) y reconocido por su actuación relevante en diversos campos de la ciencia, particularmente en la botánica.

3 Tobías Lasser (1911-2006). Médico con maestría en botánica de la Universidad de Michigan, doctor *honoris causa* de la Facultad de Ciencias. Fue fundador de la Escuela de Ciencias y del Jardín Botánico de Caracas y principal promotor de la creación de la Facultad de Ciencias.

4 William Beebe ubicó su centro de operaciones en el antiguo hotel que luego se acondicionó para la Estación Biológica de Rancho Grande (1950); sus expediciones fueron auspiciadas por el gobierno venezolano y la Creole Petroleum Corporation. Giorgio Marcuzzi era especialista en coléopteros y dictaba la materia Biología en la Escuela de Ciencias; hizo observaciones ecológicas también en las penínsulas de Paraguaná y La Guajira, y en la isla de Margarita (Lindorf 2008).

Alrededor de esa misma época se comenzaron a desarrollar estudios dirigidos al establecimiento de las bases ecológicas para el manejo de bosques tropicales con la llegada de los expertos forestales Jean Pierre Veillon y Hans Lamprecht, contratados por la Oficina Técnica Forestal del Ministerio de Agricultura y Cría –que funcionaba bajo la supervisión de Henri Pittier– y por la Escuela de Ingeniería Forestal de la Universidad de los Andes (ULA)⁵.

Comienzos en el Instituto Botánico

Volkmar Vareschi llegó a Venezuela el 2 de julio de 1950 para trabajar como ecólogo en el Instituto Botánico, una dependencia del Ministerio de Agricultura y Cría (MAC), que remontaba su origen al Servicio Botánico, oficina de ese mismo ministerio fundada en 1936 y regentada hasta 1949 por Henri Pittier.⁶

El Instituto Botánico había comenzado a funcionar en 1950 y como director fue designado Tobías Lasser, quien desde 1937 laboraba en el Servicio Botánico como taxónomo. Al asumir su cargo, Lasser impulsó la contratación de especialistas para desarrollar distintos campos de la botánica, incluyendo particularmente a la ecología.

«Como fundador que fui de la Cátedra de Ecología en la Escuela de Ciencias de nuestra Universidad Central, me di cuenta de la necesidad de las investigaciones ecológicas para contribuir con éxito en la solución de los problemas forestales, agrícolas y de conservación de los recursos naturales renovables del país. Así trajimos con la venia del Dr. Rangel, al Dr. Volkmar Vareschi, que podemos conceptuar como el botánico de conocimientos más sólidos y amplios que haya trabajado en el país, como lo demuestran sus variadas y numerosas contribuciones científicas que van desde libros con 800 páginas hasta folletos sobre diversos aspectos de nuestra vegetación». (Lasser 1971).⁷

Casi simultáneamente con la fundación del Instituto Botánico ocurrió la de la Estación Biológica Rancho Grande en el Parque Nacional Aragua (creado en 1937 y denominado Parque Nacional Henri Pittier a partir de 1954), para cuya puesta en funcionamiento fue contratado a comienzos de 1950 el biólogo alemán Ernst Schäfer (Lasser 1951). El Instituto Botánico supervisaba actividades de la estación, por lo que era corriente que Lasser y Schäfer se comunicaran con frecuencia, y fue así como este último recomendó para el cargo de ecólogo a Volkmar Vareschi, a quien conocía desde hacía varios años por haber trabajado juntos en Austria (Zettler de Vareschi 2011).⁸

5 La Escuela de Ingeniería Forestal de la Universidad de los Andes fue creada en 1948 (Lugo-Luna & Marcano-Berti 2011).

6 La sección botánica del Museo Comercial fue adscrita en 1936 al Ministerio de Agricultura y Cría y comenzó a llamarse Servicio Botánico.

7 La contratación de Vareschi fue propuesta al ministro de Agricultura y Cría Amenodoro Rangel Lamus.

8 Ernst Schäfer (1910-1992). Zoólogo egresado de la Universidad de Göttingen, Alemania, doctor de la Universidad de München (1942). Investigador en el Instituto Sven Hedín, donde conoció a Vareschi. Fue director de la Estación Biológica de Rancho Grande entre 1950 y 1954.

Ingresó pues, Vareschi, al Instituto Botánico en julio de 1950 y comenzó a realizar exploraciones y viajes de estudios a través de Venezuela. En 1952 formó parte de la Expedición Limnológica Alemana por la costa central y el islote Las Aves, el lago de Valencia, los Llanos, los Andes, el lago de Maracaibo, alcanzando el delta del Orinoco (Vareschi 1956). Con algunos de sus colegas del instituto recorrió asimismo varias regiones venezolanas como parte de un proyecto a realizar a lo largo de la escala ecológica de los ambientes del país, que comenzaría en las comunidades vegetales de los ambientes más extremos o peculiares (Lasser & Vareschi 1957, 1959).⁹

La Universidad Central de Venezuela solicita un ecólogo

En 1951 Vareschi fue requerido por la Universidad Central de Venezuela para que se hiciera cargo de tres materias botánicas (Ecología Vegetal, Fisiología de Plantas y Morfología de Plantas), pertenecientes al *pensum* de la Escuela de Ciencias –la futura Escuela de Biología–, que estaba adscrita a la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas (actualmente Facultad de Ingeniería).¹⁰

Las dos últimas asignaturas habían venido siendo dictadas por dos profesores que se retiraron por tener otros compromisos. Ecología Vegetal no se había iniciado todavía pues aunque Lasser dictó antes una materia ecológica, se trataba de un curso electivo, enfocado como seminario teórico.¹¹

Vareschi traía una experiencia de veinte años en investigación científica, con 30 obras publicadas, y casi dos lustros de docencia en universidades de Austria, Suiza y Alemania. Había tenido vinculación como alumno o asistente con varios de los «pesos pesados» de la ecología vegetal como, por ejemplo, Carl Schroeter, Josias Braun-Blanquet, Werner Lüdi y Helmut Gams.¹²

La enseñanza en la Escuela de Ciencias estaba orientada a introducir a los estudiantes al empleo del método científico, y para ello se procuró que las materias fueran dictadas por investigadores entrenados, pero puesto que los estudios en varias de las disciplinas que contenía el *pensum* no se habían iniciado todavía en Venezuela, fue necesario traer expertos del extranjero. Es en ese contexto que ocurre la contratación de Vareschi, para quien comienza a partir de ese momento una ajetreada vida profesional y académica combinando sus obligaciones en el Instituto Botánico con el dictado de tres materias obligatorias y algunas electivas en la universidad.

9 Entre las regiones con ambientes peculiares examinadas estaban los médanos de Coro, el lago de asfalto de Guanoco y algunas cuevas andinas (Vareschi 1958). Con Leandro Aristeguieta hizo un trabajo en Yaracuy, aparentemente no publicado, que incluía un mapa ecológico-fitogeográfico del estado (Aristeguieta & Vareschi 1955).

10 La Escuela de Ciencias fue adscrita junto con la Escuela de Ingeniería y la Escuela de Arquitectura a la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, designada por este hecho más adelante como Facultad de Ciencias Matemáticas y Naturales, y finalmente, como Facultad de Ingeniería. La Escuela de Ciencias comenzó a ser llamada Escuela de Biología a partir de 1956.

11 Según información de Leandro Aristeguieta, quien tomó el curso que se dictó sólo una vez en el año lectivo 1948-1949.

12 Volkmar Vareschi (1906-1991). Dr. Phil. Universidad de Innsbruck, Austria (1931). Dr. Phil. Habil. Universidad de Munich, Alemania (1938). Autor de numerosos trabajos en ecología vegetal, fitogeografía, sistemática, palinología, glaciares. Radicado en Venezuela hasta su fallecimiento.

Su contrato con la Universidad Central de Venezuela comenzó el 1^o de octubre de 1951 como profesor asistente. En 1958 ascendió a titular y el 31 de diciembre de 1973 se acogió a la jubilación.

De la Escuela de Ciencias a la Facultad de Ciencias

La actividad docente de Volkmar Vareschi en Venezuela se divide en dos etapas. La primera fase abarca siete años –desde 1951 hasta 1958– y transcurre en la Escuela de Ciencias, precursora de la actual Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias, en la que comenzó como profesor a tiempo convencional y más adelante a medio tiempo, cuando esa misma escuela apenas iniciaba sus pasos. Vareschi fue el iniciador de la cátedra de Ecología Vegetal y su papel fue además, en buena parte, fundamental para la continuidad de la Escuela de Ciencias, al hacerse cargo de tres asignaturas básicas en el campo botánico, lo que representaba el dictado de casi la mitad (tres de siete) de las materias obligatorias de esta especialidad en la carrera.

Al ser creada la Facultad de Ciencias en 1958, la Escuela de Biología fue incorporada como una de sus integrantes y Vareschi continuó en ella como profesor. Se inicia aquí la segunda etapa de su actividad que se hace más intensa en las asignaturas ecológicas, al pasar a dedicación exclusiva en 1960 y haber sido relevado por dos colegas de sus obligaciones en las otras materias. En este período, que se extendió por 15 años hasta su jubilación en 1973, dirigió cinco trabajos de grado, participó en comisiones y asistió como conferencista a eventos internacionales. Durante este lapso organizó y tomó parte en importantes expediciones y viajes de estudio, que dieron como resultado un elevado número de publicaciones (Tabla 1).¹³

Actividad docente de Volkmar Vareschi en la Escuela de Ciencias

La Escuela de Ciencias/Escuela de Biología dependía de la Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas (actualmente Facultad de Ingeniería).¹⁴ Originalmente, fue planificada para englobar carreras en las distintas ramas de las ciencias naturales pero prácticamente estuvo dedicada solamente a la biológica. En 1956 recibió el nombre más apropiado de Escuela de Biología (Lindorf 2008).

Los estudios duraban cuatro años, como era lo usual para la mayoría de las carreras universitarias en aquella época, pero se cursaban en semestres siguiendo el régimen de unidades, lo cual era totalmente novedoso. El título obtenido era el de Licenciado en Ciencias Naturales, denominación que se cambió en 1954 a la de Licenciado en Ciencias Biológicas.

El primer plan de estudios de la carrera de Biología trataba materias básicas durante los dos primeros años (Física, Química, Matemáticas e Idiomas, además de Bo-

13 Los tesis de Vareschi son: Justiniano Velásquez, Valois González, Mario Fariñas, Zdravko Baruch y Eddy Hernández.

14 En 1946, como respuesta a los esfuerzos que venía haciendo Tobías Lasser por crear en la Universidad Central de Venezuela una institución dedicada al estudio y la investigación en ciencias básicas, se estructuró un pequeño departamento de Ciencias Naturales que funcionó por un período muy corto en la Facultad de Filosofía y Letras (Lindorf 2008).

Tabla 1
Ficha resumida de la actividad profesional de Volkmar Vareschi
(basada en información existente en el Archivo Histórico de la Facultad de Ciencias)

1931-1936	Profesor asistente en el Instituto Geobotánico Rübél (dependiente de la Universidad Técnica de Suiza), Zürich, Suiza.
1939-1942	Profesor en la Universidad de Munich, Alemania (cursos de ecología).
1946-1950	Profesor de la Universidad de Innsbruck y director del Instituto de Cultivo de Simientes de Radstadt, Austria.
1950	Llega a Venezuela contratado como ecólogo por el Instituto Botánico (2-7-1950).
1951	Contratado por la Universidad Central de Venezuela (Escuela de Ciencias/Escuela de Biología) como profesor asistente a tiempo convencional (1-10-1951).
1952	Viaje a través de Venezuela como miembro de la expedición limnológica alemana.
1955	Nacionalizado venezolano (24-12-1955). Investigación en el herbario de la Universidad de Munich (21-3 al 13-5).
1956	Participa en la I Expedición Universitaria a la meseta Auyán-tepui (11-4 al 28-4).
1958	Ascenso a Profesor Titular (11-6-1958) - Miembro del primer Consejo de Facultad. Realiza la Expedición Conmemorativa de Humboldt.
1959	Ofrecimiento de la Universidad de Innsbruck para ingresar como profesor titular de botánica (no aceptó). Participante en los actos de conmemoración del Primer Centenario de la muerte de Humboldt en las universidades de Harvard, Berlín y Viena (1-5 al 20-7).
1960	Integrante del grupo asesor de la Unesco para constituir el Comité Consultivo de Investigación sobre la Zona Tropical Húmeda. Integrante de la comisión nombrada para estudiar la posibilidad de ofrecer cursos de doctorado en la Escuela de Biología. Pasa de medio tiempo a dedicación exclusiva (8-11-1960) y renuncia a su empleo en el Instituto Botánico.
1962	Jefe de la Cátedra de Ecología Vegetal (12-7-1962).
1963	Integrante de la comisión redactora del proyecto de reglamento para el funcionamiento del Jardín Botánico (junto con T. Lasser y L. Aristeguieta).
1965	Viaje al Asia del Sur para realizar estudios ecológicos del paleo-trópico, con financiamiento del CDCH (marzo-noviembre).
1965-1967	Jefe del Departamento de Ecología de la Escuela de Biología.
1967	Ofrecimiento del Instituto Geobotánico de Zurich y de la Universidad de Zurich para los cargos de director y profesor (no aceptó).
1971	Año sabático: viaje a Europa para realizar trabajos liquenológicos, pteridológicos y ecológicos.
1972	Conferencista en el Primer Congreso Latinoamericano de Botánica (México) como ponente de «El problema de la vegetación óptima» y coordinador del simposio «Estudios sinecológicos en Latinoamérica».
1973	Profesor Jubilado (31-12-1973).

tánica y Zoología), mientras que en los dos últimos se dictaban asignaturas más especializadas, tales como: Geología General, Genética, Embriología de Vertebrados, Morfología de Plantas, Bacteriología y Bioquímica. Entre el segundo y el cuarto año podían tomarse electivas pero varias de estas materias optativas, como Fisiología de Plantas y Ecología Vegetal, pasaron a ser obligatorias a partir de 1951, precisamente el año que fue contratado Volkmar Vareschi.¹⁵

Durante toda esa época el número de alumnos fue muy bajo. En el año inicial fue de apenas diez, de los cuales la mayoría eran profesores egresados del Instituto Pedagógico Nacional interesados en ampliar sus conocimientos biológicos y en realizar investi-

15 Fisiología de Plantas había estado a cargo del botánico Ludwig Schnee, quien luego pasó a la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela.

gación científica. En los períodos lectivos siguientes aumentó un poco el número de estudiantes pero generalmente el promedio global fluctuaba entre 25 y 30. Las autoridades consideraban normal este comportamiento, debido a la naturaleza científica que tenía la carrera y a la falta de futuro económico que se vislumbraba para los egresados.

Las clases prácticas de los cursos botánicos se veían en el Servicio Botánico, ubicado originalmente en una vieja casona del centro de Caracas, de Llaguno a Cuartel Viejo, y luego en una quinta en la Urbanización Las Palmas; también se hacían observaciones en el Jardín Botánico, todavía no concluido.

Para algunos de los cursos se habían acondicionado aulas temporales en el viejo trapiche de la hacienda Ibarra y en locales ubicados en las colinas que rodeaban a la ciudad universitaria en construcción. El laboratorio de biología funcionaba en uno de estos locales y parecía estar relativamente bien dotado, si se considera el número pequeño de sus usuarios (en comparación con los cursos de física y química, obligatorios también para los inscritos en la Escuela de Ingeniería).

Las aulas temporales se mantuvieron en funcionamiento entre 1947 y 1954, pasando progresivamente el dictado de las clases a los edificios definitivos de la Facultad de Ingeniería a partir de 1952. En 1954 fue finalizada la edificación para Petróleo, Química y Geología, y en 1956 pasó allí la Escuela de Biología de manera provisional hasta la terminación del edificio que le había sido asignado, el cual ocupó a partir de 1958, una vez creada la Facultad de Ciencias.¹⁶

El curso de Morfología Vegetal

La primera asignatura que Vareschi dictó en la Escuela de Ciencias fue Morfología de Plantas. La cátedra había sido inaugurada en 1950 por el palinólogo norteamericano Robert Tschudy, quien laboraba para la Creole Petroleum Corporation y la dictaba *ad honorem* por las tardes. Este primer curso estaba enfocado taxonómicamente y cubría todo el reino vegetal, incluyendo temas de paleobotánica en consonancia con la especialización de Tschudy.¹⁷ Era una materia obligatoria que se impartía en el quinto semestre y valía 3 créditos.

Robert Tschudy terminó sus funciones en Venezuela en 1950 y regresó a los Estados Unidos de Norteamérica. Para su dictado se gestionó entonces la contratación de Volkmar Vareschi y se realizaron algunos cambios aumentando el número de horas y los créditos (3 horas semanales para la teoría y 6 para el laboratorio; 5 créditos). A partir de 1954 se le asignó a la materia el nombre de Morfología Vegetal (Lindorf 2005a).

Estaba contemplado que Vareschi iniciara el curso a partir de 1951; sin embargo, la universidad estuvo cerrada durante más de un año por motivos políticos y las clases

16 Cuando la Escuela de Ciencias comenzó a funcionar todavía no se había completado la construcción de la Ciudad Universitaria de Caracas en los terrenos de la antigua hacienda Ibarra. A finales de los años cincuenta el edificio mencionado albergaba a la Escuela de Biología y la Facultad de Farmacia junto con los laboratorios de Petróleo, Química y Geología, pertenecientes a la Facultad de Ingeniería. Hoy en día funcionan allí: Ingeniería Química, Ingeniería de Petróleo y la Escuela de Geología y Minas, todos pertenecientes a la Facultad de Ingeniería (Lindorf 2008).

17 Robert Haydn Tschudy (7-5-1908-31-10-1986). Ph. D. en Botánica, Universidad de Washington. Palinólogo y profesor de botánica en varias universidades norteamericanas. Entre 1945 y 1950 permaneció en Venezuela contratado por la Creole Petroleum Corporation, donde desarrolló un laboratorio pionero en técnicas de estudio de polen para la exploración petrolera. Publicó numerosos trabajos sobre palinología y geología (Lindorf 2008).

PROGRAMA
DE
MORFOLOGIA DE PLANTAS

1.- La célula.-

Contenido vivo de la célula (Plasma, Núcleo, Cloroplastos, Leucoplastos, Cromoplastos). Contenido no vivo de la célula (Agua, Cristales, Almidón). Membranas de las células. La célula en las teorías y Leyes de la naturaleza. La célula en el trabajo práctico forestal y agronómico.

2.- Histología.-

Tejido y célula. El desarrollo de los tejidos (Meristemas, Parénquimas, etc.). Tejidos tegumentarios. Tejidos conductores. Tejidos secretorios. Tejidos mecánicos. Tejidos y órganos.

3.- Organografía.-

Organos vegetativos. (El talo de los talofitas, el corno de los cornofitas, la raíz, el tallo, la hoja, adaptación de los órganos vegetativos al medio ambiente). Organos de reproducción. (Esporas, Gametos, Fecundación y formación de los óvulos, cambio entre fase vegetal y sexual).

4.- Leyes y teorías de la descendencia y adaptaciones de los órganos.-

-o-o-o-o-o-o-o-o-

Copiado en abril 1.953
E.P.C.

Figura 1. Programa de la asignatura Morfología de Plantas (Escuela de Ciencias, 1953).

comparación de las diversas estructuras en otros grupos taxonómicos (Figura 1).

Las prácticas se realizaban en laboratorios bien equipados. Un informe del año 1950 señala que el alumnado de la Escuela de Ciencias disponía de 25 microscopios de las marcas Leitz y Reichert, 22 microscopios de disección, mesas de laboratorio para las prácticas, balanzas, incubadora y horno, un proyector Bausch & Lomb para diapositivas y un surtido de productos químicos, biológicos y frascos de vidrio. El material didáctico general para la Escuela comprendía más de 500 preparaciones microscópicas, unos modelos anatómicos, un juego de cartas biológicas cedidas por el Departamento de Estado de los Estados Unidos, y unos interesantes montajes en plástico, así como muchos ejemplares preservados (González Molina 1950).

18 Durante 1951 hubo muchas protestas estudiantiles en contra de la Junta de Gobierno por decisiones lesivas para la autonomía universitaria. En respuesta, la universidad fue ocupada policialmente y se decretó su cierre, sustituyendo las autoridades por un Consejo de Reforma. La universidad se reabrió progresivamente, en octubre de 1952 para los últimos años y, en marzo de 1953, para los primeros.

sólo se reanudaron a mediados de 1952.¹⁸

El total de inscritos en la Escuela de Ciencias en 1951 fue de 36, mientras que el número de cursantes del tercer año, donde se ubicaba Morfología de Plantas, llegaba sólo a cinco. Es muy posible que al reanudarse las clases en 1952 este número fuera aún menor, pues muchos estudiantes se habían retirado para continuar sus estudios en otros países.

En la asignatura Morfología de Plantas se hacía un estudio detallado de la célula, tejidos y órganos vegetales. El programa estaba dividido en tres partes (célula, histología y organografía), reflejando los niveles de complejidad estructural, y comprendía un tema final que se dedicaba a las leyes y teorías de la descendencia y adaptaciones de los órganos. Se enfocaba principalmente en las plantas superiores, aunque incluía también una

Los cursos de Ecología Vegetal y Ecología Vegetal Avanzada

El curso de Ecología Vegetal impartido en la Escuela de Ciencias por Volkmar Vareschi fue el primero que se ofreció en Venezuela. La asignatura contemplaba tanto lecciones teóricas como excursiones al campo, en las que usaba instrumentos y equipos de su propiedad. Se cursaba en el penúltimo semestre (7^o), de modo paralelo con Fisiología de Plantas, y valía tres unidades. Las prácticas se realizaban en el Jardín Botánico y los alrededores de Caracas.

El primer programa de Ecología Vegetal (1951) introducía al estudio de las zonas climáticas del país y los mapas ecológicos. Distinguía además entre los métodos florísticos y sociológicos para el estudio de la vegetación y subrayaba la importancia práctica de las asociaciones como indicadores (Figura 2). Vareschi dictó esta materia durante cuatro años, hasta 1957, y entre los primeros alumnos figuraba Gilberto Rodríguez, fundador del Centro de Ecología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) en 1964.

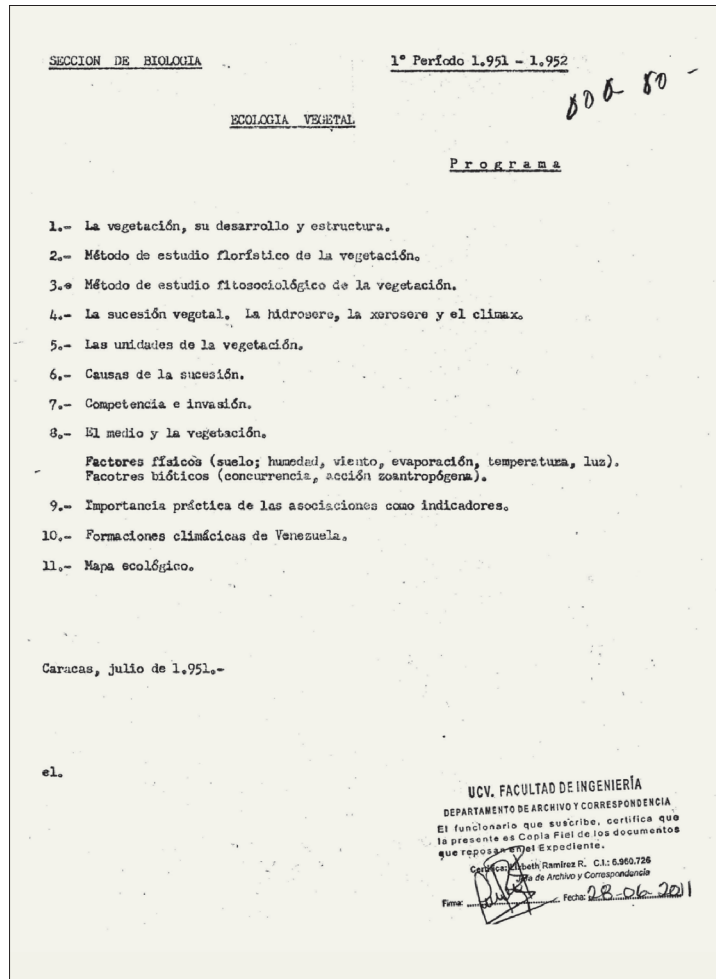


Figura 2. Programa de la asignatura Ecología Vegetal (Escuela de Ciencias, 1951).

En Venezuela la ecología vegetal está en trámite

Así describía Volkmar Vareschi el estado de la ecología vegetal en Venezuela a mediados de los años cincuenta, todavía ligada a las ideas establecidas para esa disciplina en la zona templada, las cuales a su parecer fracasaban en los trópicos o eran insuficientes para explicar y resolver los problemas del ambiente tropical.

«Se han desarrollado los métodos y doctrinas de la ecología vegetal en la zona templada del mundo. A pesar de esta uniformidad de los lugares de su desarrollo los resultados de nuestra ciencia ecológica no llegan a una conformidad satisfactoria. Por eso hoy en día te-

nemos cinco escuelas más o menos equivalentes y competicientes (sic): 1. la escuela alpina (Sendtner, Schroeter, Rübel), 2. la escuela nórdica (Warming, Nordhagen, Du Rietz), 3. la Escuela de Montpellier (Braun-Blanquet, Tüxen), 4. la escuela estadounidense (Clements, Cooper, Lüdi) y 5. la escuela rusa (Keller, Sukatschav, Gams)» [...] «es una tarea urgentísima elegir los métodos y resultados aptos para el uso en el país. Pero en Venezuela la ecología vegetal está en trámite. Las ideas científicas establecidas en la zona templada del mundo fracasan o son insuficientes para nosotros» (Carta sin fecha enviada a Diego Texera, director de la Escuela de Ciencias, Archivo de la Facultad de Ingeniería).¹⁹

Según su criterio, estas dificultades de la ecología vegetal no podían ser tema de enseñanza para los estudiantes del curso general, quienes necesitaban de un sistema dogmático y sencillo, pero sí debían ser analizadas a un nivel más alto de preparación para que los propios cursantes contribuyeran a la formación de esta rama científica en el país y a su progreso.

Ecología Vegetal Avanzada

Vareschi tuvo la oportunidad de hacer realidad su planteamiento en 1955 mediante Ecología Vegetal Avanzada, una asignatura que ofreció para el postgrado de la Escuela de Ciencias, que estaba próximo a iniciarse.

La apertura del postgrado en la Escuela de Ciencias respondía al acuerdo aprobado el 9 de marzo de 1955 por el Consejo Universitario de la Universidad Central de Venezuela promulgando la creación de cursos de cuarto nivel en todas sus facultades. En ese marco se ofreció el doctorado en Ciencias Biológicas y cinco cursos de especialización u opciones: Bioquímica, Microbiología, Botánica Sistemática y Ecología Vegetal, Zoología Sistemática, Entomología. Los planes de estudio de estos cursos comprendían 3 ó 4 materias y un seminario, que totalizaban en conjunto 30 unidades.

Las asignaturas contempladas en la opción Botánica Sistemática y Ecología Vegetal eran Sistemática Avanzada de Criptógamas o de Fanerógamas, Fitogeografía y Ecología Vegetal Avanzada, dictada por Vareschi.

La materia Ecología Vegetal Avanzada se diferenciaba de la dictada en la licenciatura en que ésta quedaba limitada a los conceptos ya establecidos de la ecología eliminando estrictamente los resultados discutibles. Según Vareschi, en el curso básico era posible transmitir la información sobre la materia por medio de los métodos acostumbrados:

«[...] es decir, el profesor da sus conferencias y prácticas, y los alumnos aprenden los hechos y métodos. Trabajo científico espontáneo del estudiante no es necesario. Además la materia dada queda limitada a los resultados ya fijos de la ecología eliminando estrictamente los resultados discutibles. El profesor se refiere entonces a las doctrinas fundamentales y académicamente legítimas en todo el mundo[...].» (ibídem).

¹⁹ La carta forma parte de expedientes de los años 1955 y 1956 relacionados con el posgrado de la Escuela de Ciencias.

El curso avanzado, por el contrario, tenía el propósito de facilitar a los alumnos la adquisición de ideas independientes sobre ecología vegetal, revisando los conceptos básicos y examinando cada uno de sus métodos en relación con su aplicabilidad en los trópicos.

Durante la primera hora semanal de teoría Vareschi hacía una introducción profunda en alguno de los problemas tratados y distribuía la correspondiente bibliografía con los planteamientos de las diferentes escuelas. En las otras dos horas teóricas los estudiantes discutían el tema asignado. Las prácticas se realizaban dos veces por semana en sabanas, selvas y cardonales de las cercanías de Caracas (Figura 3).

El dictado del curso avanzado no estaba exento de dificultades por la escasez de equipos, que obligaba a utilizar los de propiedad particular de Vareschi, como termómetros de máxima y mínima, un psicrómetro de Lambrecht, y por la falta de viáticos, que limitaba la realización de las salidas de campo.

Leandro Aristeguieta y Zoraida Luces de Febres, dos de los primeros egresados de la Escuela de Ciencias (1950), fueron estudiantes del doctorado en Ciencias Biológicas y cursaron Ecología Vegetal Avanzada entre 1956 y 1957, junto con Ernesto Foldats quien se había graduado en 1954 en la segunda promoción de la licenciatura (Figura 4).

Posteriormente el doctorado en Ciencias Biológicas dejó de funcionar. Fue después de varios años de desarrollo de la Facultad de Ciencias, al implementarse nuevamente los postgrados, que se iniciaron los de biología precisamente con el de ecología en 1980 (Medina & Lindorf 2011). Aparentemente la materia Ecología Vegetal Avanzada sólo se dictó una vez en el postgrado de la Escuela de Ciencias pero en la Facultad de Ciencias pasó a ser un curso principal y luego la electiva Fitosociología, que dictaba también Vareschi.

<u>ECOLOGIA VEGETAL AVANZADA</u>	
Programa del curso. Dr. Volkmarr V A R E S C H I	
<u>I. INTRODUCCION:</u>	Ciencias clásicas y estadísticas Aplicación del Cálculo de las Probabilidades a la Fitosociología La Fitosociología como parte de la Ecología en general Idea y carácter de la biocenosis
<u>II. FITOSOCIOLOGIA:</u>	<ol style="list-style-type: none"> 1) Papel de la observación y medición en el trabajo de campo. 2) Idea de la comunidad vegetal. 3) Relación entre flora y vegetación. 4) Elementos de la vegetación: <ol style="list-style-type: none"> a) Individuos Vegetales b) Especies c) Bióticos 5) Idea del biotipo y reseña de los bióticos de Venezuela. 6) Evidencia de la comunidad vegetal en la Historia de la Ciencia 7) Precursores de la Fitosociología 8) Formación de escuelas; discusión sobre las ideas contradictorias de éstas y sostenimiento de nuestros criterios determinados por el ambiente tropical. 9) Características analíticas de la vegetación: <ol style="list-style-type: none"> a) El rodal b) Lista y número de especies c) Lista y número de las formas biológicas d) Cobertura, espacio, peso y superficie e) Microdistribución y sociabilidad f) Frecuencia y Homogeneidad g) Las sinusias h) Estratificación i) Vitalidad j) Periodicidad 10) Caracteres sintéticos de la vegetación: <ol style="list-style-type: none"> a) Constancia b) Fidelidad c) Indicadores cingénéticos 11) El problema de la sucesión 12) Productividad de la vegetación: consumidores, reducentes y productores y su equilibrio dentro de la biocenosis 13) La Ecología Vegetal y el Hombre: Equilibrio natural y cultura humana
<u>III. PRACTICA:</u>	<ol style="list-style-type: none"> 1) Análisis de sabanas, selvas y cardonales en las cercanías de Caracas 2) (En caso de que los viáticos sean concedidos) estudio de la vegetación de los Páramos, para introducir al alumnado igualmente en el trabajo fitosociológico fuera de la zona macrotérmica 3) Estudios y mediciones para introducir al alumnado en la morfología ecológica, en el Jardín Botánico de la UCV 4) Estudios prácticos sobre bióticos de plantas del Jardín Botánico de la UCV

Figura 3. Programa de la asignatura Ecología Vegetal Avanzada (Escuela de Ciencias, sin fecha).

Actividad docente de Volkmar Vareschi en la Facultad de Ciencias

Desde épocas tempranas se habían tenido planes de elevar la Escuela de Ciencias a facultad incluyendo las otras ramas de la ciencia, sin embargo, esta idea sólo pudo concretarse algo más de una década después de su creación, el 3 de marzo de 1958.²⁰ El primer Consejo de Facultad se instaló en junio de ese año y Vareschi fue uno de sus miembros principales.

El ascenso a facultad obligó a una reestructuración de los planes de estudio y al cambio de programas, entre otras modificaciones académicas. La duración de las carreras aumentó de cuatro a cinco años y se incluyeron nuevas materias tanto obligatorias como electivas para permitir una mayor flexibilidad y orientaciones diversas en el estudio. Se comenzó también a contratar nuevo personal docente.

Luego de la creación de la facultad la Escuela de Biología contó con un edificio, sin embargo, pronto resultó ser insuficiente ya que el alumnado se incrementó drásticamente debido fundamentalmente a la apertura de los cursos nocturnos que comenzaron ya desde el primer año y atraieron a estudiantes de otras profesiones, especialmente bioanalistas y profesores de secundaria.

En 1957 el total de estudiantes fue de 57 pero al iniciarse la facultad al año siguiente aumentó hasta 122, por lo que al poco tiempo se hizo necesario dictar muchas de las clases teóricas en otras dependencias de la universidad. El Instituto Botánico fue uno de estos lugares, donde además funcionaban oficinas y laboratorios para algunos

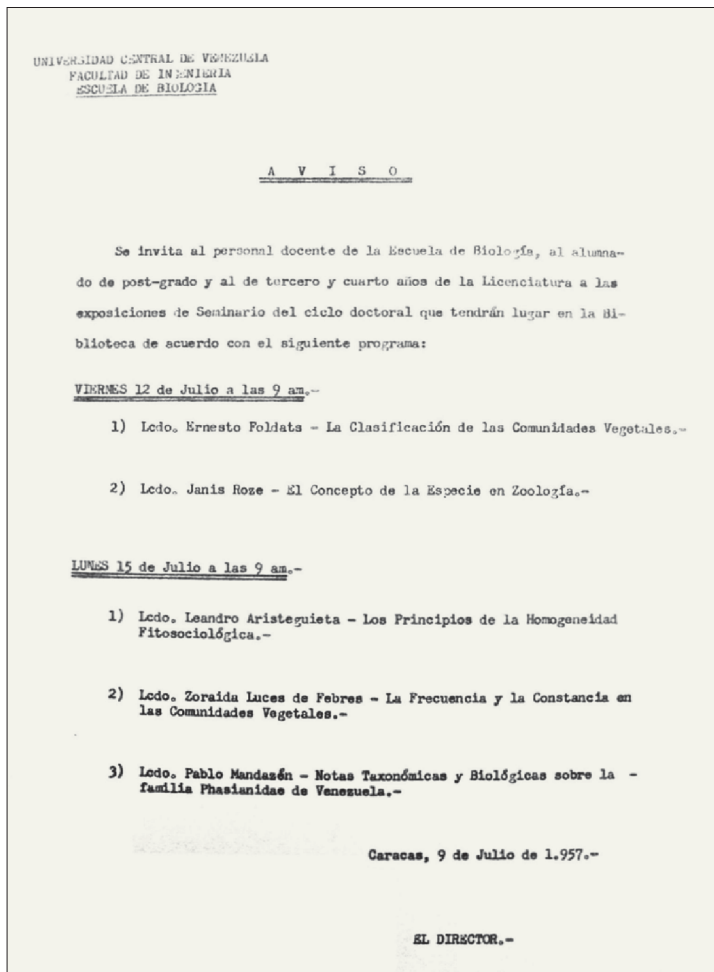


Figura 4. Aviso referente a la presentación de los seminarios doctorales de Ecología Vegetal Avanzada y otras materias (Escuela de Biología 1957).

²⁰ Desde 1956 se venía planificando institucionalmente la estructuración de la futura facultad bajo la administración del rector Emilio Spósito Jiménez (1956-1958) en el marco del plan de reforma universitaria. Las nuevas autoridades que asumieron la dirección de la universidad a partir de 1958 le dieron celeridad a estos planes y finalmente le correspondió al doctor Francisco De Venanzi firmar el «ejecútese» para la creación de la Facultad de Ciencias (Lindorf 2008).

profesores de la facultad, entre ellos Volkmar Vareschi, quien continuó en los mismos espacios que ocupaba desde 1950.²¹

Morfología Vegetal pasa a otras manos

Al fundarse la Facultad de Ciencias Vareschi continuó a cargo de la cátedra de Morfología Vegetal durante tres años más hasta 1961. Ernesto Medina fue uno de los primeros alumnos y luego preparador:

«Vareschi hacía hincapié en la necesidad de preparar cortes a mano suelta y enseñaba, por ejemplo, cómo utilizar la médula de algunas especies de compuestas para ayudarse en la elaboración de los cortes. Ponía también mucho énfasis en el aspecto del dibujo. Para él era muy importante que se trasladaran con precisión al papel las estructuras que se observaban en el microscopio. Recuerdo que me hablaba de sus experiencias como profesor en Alemania y Venezuela. Decía literalmente que los estudiantes venezolanos poseían una inteligencia privilegiada caracterizada por la rapidez en el razonamiento y en la captación de conceptos, pero no sabían dibujar» (Ernesto Medina, com. pers. 2005).

En 1961 el número de inscritos llegó casi a 70 y entre los alumnos estaban Aída González, Tatiana Mérida, Ángel Hernández y Justiniano Velásquez, futuros profesores de la Escuela de Biología, quienes fueron preparadores en el curso de 1962 cuando la materia comenzó a ser impartida por Ingrid Roth.

Al dejar la responsabilidad de Morfología Vegetal en Ingrid Roth y estar igualmente liberado del dictado de Fisiología de Plantas por haberla asumido Federico Pannier, Vareschi se concentró entonces en el dictado de Ecología Vegetal y varias electivas, y por supuesto en sus proyectos de investigación.²²

La ecología vegetal se consolida en la Facultad de Ciencias

Durante los primeros años de existencia de la facultad la materia Ecología Vegetal tuvo una posición variable en el *pensum*. Entre 1958 y 1963 era un curso obligatorio que se dictaba en el décimo semestre (Ecología Animal se cursaba en el noveno) y tenía cinco unidades, tres horas de teoría y seis de prácticas; los requisitos eran Sistemática de Espermatofitas y Fisiología Vegetal.

En 1962 el programa contemplaba cuatro grandes temas: 1. Concepto sintético y dinámico de los diversos aspectos de la botánica: la forma vegetal como expresión del ambiente (morfología ecológica), 2. El estudio de los factores ambientales: clima y microclima, el suelo, el ser vivo como factor ambiental (competencia), 3. La

21 Mediante un convenio firmado se había establecido que la universidad -como propietaria del edificio- lo pondría a disposición del ministerio de Agricultura y Cría, ente al que estaba adscrito el Instituto Botánico, junto con el mobiliario y demás equipo del que estaba dotado para ubicar allí al Herbario Nacional, los laboratorios y la biblioteca. Según el acuerdo el personal docente y de investigación de la UCV tendría permanentemente acceso amplio y libre al Jardín Botánico y a sus instalaciones, a los fines de las actividades universitarias. Otros profesores que tuvieron sus oficinas y laboratorios allí fueron Ernesto Foldats, Ingrid Roth, Tatiana Mérida y Helga Lindorf.

22 Federico Pannier Pocatererra. Doctor en Ciencias de la Universidad de München. Profesor jubilado de la Escuela de Biología. Primer jefe del Departamento de Fisiología. Responsable del desarrollo de las líneas de investigación en fisiología vegetal y cultivo de tejidos vegetales.

sociología vegetal y las leyes que rigen la convivencia de las plantas, 4. La influencia del hombre sobre la vegetación.

La orientación principal era el estudio de la fitosociología y geobotánica según la escuela de Braun-Blanquet, en boga a mediados del siglo XX en Europa. Con el tiempo los cursos llegaron a tener una introducción de ecología fisiológica de acuerdo a Schimper en su «Fitogeografía sobre bases fisiológicas» (Ernesto Medina, com. pers.).

Las prácticas se hacían en el Jardín Botánico, los alrededores de Caracas (Los Guayabitos, El Junquito) y en Arrecifes. También se hacían excursiones y viajes de estudio a los Llanos y los Andes.

En 1964 Ecología Vegetal figuraba entre las electivas y tenía como prelación a Ecología General, una asignatura constituida por un componente botánico y otro zoológico que se dictaba en el 4º semestre y valía 5 unidades (ver más adelante, en Departamento de Ecología). En 1965 se inició el ciclo básico en toda la facultad y el *pensum* de Biología se reorganizó previendo la apertura de diferentes opciones, una de ellas, la de ecología. Ecología General continuaba como obligatoria y debía escogerse entre Ecología Vegetal o Ecología Animal para ser cursada también como materia obligatoria, cada una con 5 unidades.

Ecología General trataba los siguientes temas en 1966: 1. Introducción a la ecología. 1ª. parte: Ecología Vegetal, 2ª. parte: Ecología Animal; 2. Clima y suelo y sus efectos; 3. El papel del individuo, de la especie y del biotipo en la naturaleza (con ejemplos del país); 4. Relaciones entre ambiente y ser viviente, entre planta y planta, planta y animal, planta y hombre y animal y hombre; 5. Preparación para los cursos avanzados sobre la comunidad biótica y los ecosistemas del país y del mundo. Tenía como requisitos Botánica General y Zoología General y se cursaba en el 4º semestre con 2 horas de teoría y cinco de prácticas por semana.

En el período 1958-1967 Vareschi dictó Ecología Vegetal y tuvo a su cargo la parte botánica de Ecología General desde 1964 a 1967. También impartía Fitosociología, cuyo programa era equivalente al de Ecología Vegetal Avanzada. Algunos de los preparadores en esas materias fueron: Eva de García, Mary Luz Prieto, Mario Fariñas y Juan Mollejas.

A partir de 1968, luego del proceso de renovación académica las dos materias ecológicas volvieron a tener carácter obligatorio y pasaron a llamarse Ecología I (Vegetal) dictada en el sexto semestre, y Ecología II (Animal) en el séptimo, cada una con 3 unidades. Se eliminó la Ecología General y se crearon cursos prácticos separados que valían 2 unidades cada uno: Laboratorio de Ecología I y Laboratorio de Ecología II, respectivamente. Desde ese año aparecen sus primeros tesis, Justiniano Velásquez y Valois González, formando parte del cuerpo profesoral de la materia. Los restantes tres tesis: Mario Fariñas, Zdravko Baruch y Eddy Hernández se incorporaron igualmente a la actividad ecológica en otras instituciones. Se cumplía así una de las metas de Vareschi, formar profesionales... *graduados jóvenes prometedores interesados en la ecología.*

La Morfología y la Ecología Vegetal se complementan

Vareschi fue un gran promotor de los estudios morfo-ecológicos y en sus cursos trataba con un enfoque integrado estas dos disciplinas destacando la interrelación entre la estructura y el ambiente, uno de sus principales temas de interés (Vareschi 1953a,

1966, 1968c, 1992). En el primer programa de Ecología Vegetal (1951) no se menciona explícitamente la morfología ecológica; sin embargo, este tema se trataba –como adaptación de los órganos vegetativos al medio ambiente– en la materia Morfología de Plantas/Morfología Vegetal, dictada también por Vareschi. Según Ernesto Medina, quien fue preparador de Morfología Vegetal con Vareschi, «se trataba más bien de una especie de anatomía ecológica y se enseñaba en especial la anatomía de hojas y tallos fotosintéticos».

En el curso de ecología de 1962 ya se consideraba un tema de morfología ecológica, *la forma vegetal como expresión del ambiente*, y se hacían estudios comparativos y mediciones en el Jardín Botánico. La investigación conjunta de estas dos disciplinas –y asimismo de la anatomía ecológica– comenzó a la llegada de la profesora Ingrid Roth para hacerse cargo de la Morfología Vegetal en la Escuela de Biología.²³

El primer trabajo con esa orientación fue la tesis de grado de Tatiana Mérida, quien había sido alumna y preparadora de Morfología Vegetal con Vareschi, y en ella se hacía una comparación eco-anatómica y morfológica de las hojas de plantas de una selva nublada (Rancho Grande) con las de una zona árida costera (Playa Grande). Fue dirigida por Ingrid Roth y se enmarcaba dentro de un proyecto en el que tomaron parte sus primeras discípulas: Tatiana Mérida y Helga Lindorf, profesoras luego de la asignatura.

Al producirse la conformación de este núcleo de anatomistas comienzan a realizarse regularmente investigaciones eco-anatómicas en la Escuela de Biología. Los primeros estudios con esta orientación se hicieron en hojas de plantas de bosques húmedos y se extendieron luego a hojas de diferentes ambientes y a otros órganos de la planta de acuerdo al interés particular de las investigadoras (Lindorf 2005a).

Entre los temas del programa de la asignatura Morfología Vegetal (luego llamada Morfología y Anatomía Vegetal), comenzaron a incluirse estas investigaciones y también en los planes de estudio de los doctorados de la Facultad de Agronomía de la Universidad Central de Venezuela donde participaron como docentes Tatiana Mérida y Helga Lindorf (Lindorf 2005b). El enfoque eco-anatómico continúa siendo un tema frecuente de las tesis de grado y de otros trabajos de investigación en carreras biológicas de varias universidades nacionales.

Una obra que integra ambas disciplinas es el volumen editado en 1986 por Otto Huber sobre el Parque Nacional Henri Pittier, que recopila los conocimientos botánicos, ecológicos y anatómicos hasta entonces obtenidos en el análisis de los distintos ecosistemas del parque, con énfasis en la selva nublada (Huber 1986). Los estudios incluidos, correspondientes a diversos campos: suelos, palinología, climatología, ecología, anatomía se han convertido en referencias importantes para otros trabajos y pioneros en sus especialidades.²⁴

23 Ingrid Roth (1920). Dr. rer. nat. (Botánica), Universidad de München. Asistente científica en el Instituto Botánico de München (1944-1957). Llegó a Venezuela el 1-9-1961, contratada como profesora de la Cátedra de Morfología Vegetal. Radicada en Alemania desde su jubilación en 1981. Autora de numerosos trabajos sobre morfología y anatomía.

24 Considerando el número de especies y de tipos foliares presentes, Vareschi (1986) catalogó a Rancho Grande como el prototipo de selva óptima y describió la estructura de su vegetación partiendo de las formas biológicas. Roth, Mérida y Lindorf (1986) realizaron estudios en los diferentes estratos definidos por Vareschi y demostraron que en este bosque existe igualmente una estratificación anatómica dependiente de factores microclimáticos en las hojas de especies representativas de dicotiledóneas (Roth & Mérida 1971; Roth 1990) y monocotiledóneas (Lindorf 1980ab).

Departamento de Ecología

Las actividades en ecología, tanto las relativas a docencia como las de investigación, estuvieron durante largo tiempo a cargo del departamento de Botánica, aunque desde el inicio de la facultad, en 1958, se venían haciendo planes para crear el Departamento de Ecología, como se lee en los primeros informes (años 1958-1959 y 1959-1960).

«A los departamentos ya existentes de Botánica, Zoología y Biología Experimental se añadieron los de Microbiología, Tecnología de Alimentos, Conservación de Recursos Naturales y Ecología». Para este último se agrega:

«El Departamento de Ecología tiene a su cargo las labores docentes y de investigación de los problemas biológicos que se dan en la naturaleza y que son producto de las interrelaciones entre medio ambiente, flora y fauna; tal departamento viene a satisfacer la necesidad de interpretar cabalmente nuestra naturaleza para poder fijar las normas y procedimientos de su explotación racional». (Memoria de la Facultad de Ciencias, 1958-1959).

En las sucesivas memorias y en el folleto «XV aniversario de la Escuela de Biología», publicado en 1962, se sigue mencionando al departamento de Ecología; sin embargo, las noticias sobre sus actividades se continúan reseñando en el Departamento de Botánica. Es finalmente en la memoria correspondiente a 1963 donde se refiere la estructuración del Departamento de Ecología, con un componente botánico integrado únicamente por Vareschi, y uno zoológico, constituido por Janis Roze y Juhani Ojasti.²⁵

El Departamento de Ecología estaba a cargo del dictado de la materia Ecología General, que tuvo como primeros profesores a Vareschi en la parte botánica y a Ojasti en la zoológica.²⁶

A partir de 1960, los estudios ecológicos emprendidos por el Departamento de Ecología se vieron muy estimulados por la creación de la Estación Biológica de los Llanos, una dependencia experimental en los llanos centrales fundada por la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales en un terreno donado por la gobernación del estado Guárico. La estación fue abierta en febrero de ese año, y desde ese mismo momento Vareschi efectuó valiosos trabajos que abrieron horizontes para estudios ulteriores (Bonazzi 1960; Vareschi 1960abc, 1962). El experto en ecología de la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO, por sus siglas en inglés) John Blydenstein fue contratado como el primer científico residente de la estación, y durante el año de su contrato dictó algunos temas en la materia Ecología Vegetal y un curso de Manejo de Sabanas, como electiva del Departamento de Conservación de Recursos Naturales.

25 Los departamentos de la Escuela de Biología en 1963 eran nueve: Botánica, Bioquímica y Biofísica, Conservación de Recursos Naturales Renovables, Ecología, Fisiología, Hidrobiología, Microbiología y Parasitología, Tecnología de Alimentos, Zoología.

26 Juhani Ojasti. Zoólogo finlandés egresado de la Universidad de Helsinki. Doctor de la Universidad de Georgia. Ingresó a la Escuela de Biología en 1959. Fue jefe del Departamento de Ecología y responsable de los primeros cursos de Ecología Animal. Actualmente jubilado y residenciado en Finlandia.

Para algunas de las investigaciones el naciente Departamento de Ecología contaba con fondos aportados por la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales y el Ministerio de Agricultura y Cría, que hicieron posible la realización en la estación de las primeras tesis de grado dirigidas por Vareschi. Fueron las de Valois González y Justiniano Velásquez, y tuvieron como tema los efectos de la quema y algunos aspectos de sociología vegetal observados en la Estación Biológica de los Llanos (Velásquez 1965; González 1967).

Otra de las actividades del nuevo departamento fue la participación en el «Estudio de Caracas», proyecto multidisciplinario coordinado por la Universidad Central de Venezuela, donde intervino Vareschi con su trabajo de varios años acerca de las sabanas de Caracas. Valois González y Justiniano Velásquez colaboraron asimismo caracterizando la estructura y composición florística de algunos de los pastizales secundarios (Vareschi 1968a, 1969).

Un informe enviado en 1964 por la Escuela de Biología a la Fundación Ford pone de manifiesto las dificultades del nuevo departamento por la falta de personal, ya que durante algún tiempo el único responsable a tiempo completo fue Vareschi.

[...] para desarrollar este departamento a la altura como es debido, tenemos que entrenar más personal y efectuar muchas investigaciones. Tenemos que agregar que es prácticamente imposible importar personal calificado del exterior porque la ecología vegetal es todavía una rama en desarrollo y existen muy pocos científicos en el mundo que tengan conocimientos amplios en este campo. Tenemos varios graduados jóvenes prometedores interesados en la ecología y estamos en capacidad de desarrollar este campo en forma debida, siempre y cuando consigamos suficiente ayuda para realizar las investigaciones planificadas en el futuro» (Carta dirigida por la Facultad de Ciencias a la Fundación Ford solicitando una ayuda institucional, 1964).

Vareschi ejerció la jefatura del departamento entre 1965 y 1967. Luego del proceso de renovación académica se reorganizaron los departamentos de la Escuela de Biología y el de Ecología se separó para integrarse al Instituto de Zoología Tropical. En ese momento Vareschi regresó al Departamento de Botánica.²⁷

Electivas dictadas por Vareschi

Vareschi fue también pionero en Venezuela de otras disciplinas como la Taxonomía de helechos y de líquenes. Una de sus primeras electivas ofrecidas fue Sistemática de Criptógamas y también más adelante dictó Pteridología y Liquenología. Desde su llegada a Venezuela se propuso hacer colecciones de líquenes y helechos que abarcaran todo el país, las cuales llevó a cabo sistemáticamente culminando en la publicación de los resultados finales entre los años sesenta y setenta (Vareschi 1968b, 1973). La formación de jóvenes liquenólogos y la instalación de un laboratorio bioquímico liquenológico fue otro de sus proyectos, apoyado en las inves-

²⁷ Luego de la reorganización quedaron cuatro departamentos: Biología Celular, Botánica, Tecnología de Alimentos y Zoología. El Instituto de Zoología Tropical (ahora Instituto de Zoología y Ecología Tropical) se fundó en 1965 y su origen se remonta al Museo de la Escuela de Biología que funcionaba desde 1949.

tigaciones que había efectuado en Europa en 1936 acerca de la utilización de los líquenes como indicadores de la calidad del aire en las ciudades. En 1953 llevó a cabo observaciones equivalentes en Caracas, repitiendo los estudios veinte años después con la colaboración de Efraín Moreno, egresado de la Escuela de Biología (Vareschi 1953b; Vareschi & Moreno 1973).

El profesor Vareschi ofrecía también la asignatura Vegetación del Mundo, en la que explicaba las formaciones vegetales del planeta, muchas de las cuales conocía de primera mano por sus recorridos en la zona alpina y sus glaciares, los Andes de Venezuela y del Perú, las sabanas y selvas paleotropicales y venezolanas, los Llanos. Otra electiva era Ecología del valle de Caracas, en la que se estudiaban sus principales comunidades vegetales y cultivos, las condiciones ambientales y relaciones fitosociológicas. Al estudio de las sabanas de Caracas le dedicó especial interés y en su publicación sobre el tema citó como colaboradores a los cursantes de Ecología Vegetal durante el período 1952-1967 (Vareschi 1969).

Exploraciones y docencia

Las clases de ecología de Vareschi e igualmente las electivas se nutrían de los resultados de sus investigaciones en diferentes regiones del país y varios de sus recorridos aparecen mencionados en relación con solicitudes de permisos o la proposición de algún colega como suplente para el dictado de los cursos (Figura 5).

Como parte de su proyecto de estudio de la flora de los páramos hizo varios viajes a los Andes durante casi veinte años (Vareschi 1970), siendo en ocasiones sustituido en las clases por Tobías Lasser. En los años sesenta recorrió la zona paramera con el curso de Ecología Vegetal.

Desde su adolescencia se sintió atraído por la región del Orinoco (Vareschi 1959; Zettler de Vareschi 2011) y una vez en Venezuela recorrió la Guayana en más de quince viajes iniciados en los tiempos más tempranos de su llegada (Huber & Wurdack 1984). En 1956 fue uno de los exploradores en la I Expedición Universitaria al Auyán-tepui, organizada por la Escuela de Biología, gesta que emprendió nuevamente en 1975 y en 1987 con 81 años de edad (Lindorf 2006). Un recorrido muy significativo fue el de la expedición conmemorativa que realizó en 1958 al Alto Orinoco, siguiendo la misma ruta de Humboldt, que incluyó además retomar algunas de las investigaciones efectuadas durante el épico viaje de 1800 (Vareschi 1959, 1963).

En 1962 el Consejo de Facultad lo nombró en comisión por seis meses para analizar ecológicamente varias regiones del país, particularmente la Guayana, donde

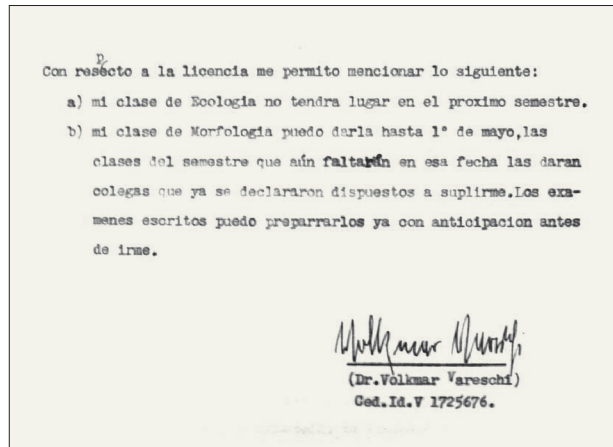


Figura 5. Cronograma y reorganización de clases (en solicitud de permiso enviada al director de la Escuela de Biología para participar en los actos de conmemoración del Primer Centenario de la muerte de Humboldt, 1959).

estudiaría las aguas negras y blancas y la botánica del Auyán-tepui. El documento, firmado por el decano Alonso Gamero, señalaba que las asignaturas correspondientes serían dictadas en el segundo semestre.

En 1965 partió en un recorrido de siete meses por Asia del Sur para realizar estudios ecológicos del paleo-trópico y sus clases de Ecología Vegetal fueron asumidas por su antiguo alumno y ahora colega Ernesto Medina.

Consideraciones finales

La actividad universitaria de Volkmar Vareschi en Venezuela ocupó casi la mitad de su vida, primeramente en la Escuela de Ciencias y luego en su sucesora, la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias. Con su labor contribuyó a mantener la continuidad y buen nivel de Morfología de Plantas y Fisiología de Plantas que habían sido iniciadas en los comienzos de la Escuela de Ciencias, y su papel fue fundamental para la organización y apertura del primer curso especializado de Ecología Vegetal dictado en el país. Una vez creada la Facultad de Ciencias, continuó haciendo los mayores esfuerzos para la consolidación de la ecología vegetal y la formación de profesionales en esta disciplina.

En dos oportunidades recibió ofertas de trabajo de reconocidas universidades europeas para cargos de importancia, pero prefirió permanecer en nuestra institución contribuyendo con sus obras al prestigio de esta casa de estudios y aportando su experiencia en la docencia y la investigación.

La Escuela de Biología tiene mucho que agradecer a este científico que tomó nuestro país como su segunda patria, con la que se ilusionaba desde su temprana juventud inspirado por la idea de repetir el recorrido de Humboldt por el Orinoco.

Archivos consultados

Archivo Histórico de la Universidad Central de Venezuela (AHUCV)

Archivo de la Facultad de Ingeniería, UCV

Archivo Histórico de la Facultad de Ciencias, UCV

Bibliografía

Beebe W & J Crane (1948) Ecología de Rancho Grande, una selva nublada subtropical en el norte de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 11 (73):217-256.

Bonazzi A (1960) Proyectos de la Estación Biológica de los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 21(96):99-106.

Facultad de Ciencias. Memoria 1958-1959. Mimeografiado. Caracas, Venezuela.

González V (1967) Efectos del fuego sobre la reproducción de algunas plantas de los llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 27(111):70-103.

González Molina T (1950) La Escuela de Ciencias. *Cultura Universitaria* (17-18):99-107.

- Huber O (1986) (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande. Parque Nacional Henri Pittier. El ambiente físico, ecología vegetal y anatomía vegetal*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana y Seguros Anaucó. Caracas. 288 pp.
- Huber O & JJ Wurdack (1984) History of botanical exploration in Territorio Federal Amazonas, Venezuela. *Smithsonian Contributions to Botany* 56:1-83.
- Lasser T (1951) La Estación Biológica de Rancho Grande. *Acta Científica Venezolana* 2 (1):7-8.
- Lasser T (1971) Breve reseña histórica de la botánica en Venezuela. *Primer Congreso Venezolano de Botánica*. Caracas, Venezuela.
- Lasser T & V Vareschi (1957) La vegetación de los médanos de Coro. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 17(87):223-272.
- Lasser T & V Vareschi (1959) La vegetación del lago de asfalto de Guanoco. *Acta Biologica Venezuelica* 2:407-452.
- Lindorf H (1980a) Estructura foliar de monocotiledóneas de sombra del bosque nublado de Rancho Grande. I. Bifaciales: Araceae, Marantaceae y Musaceae. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 40(113):19-71.
- Lindorf H (1980b) Estructura foliar de monocotiledóneas de sombra del bosque nublado de Rancho Grande. II. Equifaciales: Arecaceae (Palmae) y Cyclanthaceae. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 40(114):9-57.
- Lindorf H (2005a) Historia de la anatomía vegetal en la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 28(2):409-450.
- Lindorf H (2005b) Instituciones científicas y académicas de Venezuela con actividad en anatomía vegetal. *Acta Botanica Venezuelica* 28(2):451-460.
- Lindorf H (2006) La Expedición Universitaria a la Meseta Auyán-tepui. *Acta Botanica Venezuelica* 29(1):177-188.
- Lindorf H (2008) *Primeros tiempos de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela*. Fundación Amigos de la Facultad de Ciencias. Caracas. 160 pp.
- Lindorf H (en prensa) La búsqueda del conocimiento sobre la biodiversidad venezolana: breve recuento histórico. *Faraute*. Universidad de Carabobo.
- Luna-Lugo A & L Marcano-Berti (2011) Homenaje a Jean Pierre Veillon. *Biollania* Edic. Esp. 10:1-3.
- Marcuzzi G (1950) Contribución al estudio de la ecología del medio xerófilo venezolano. *Acta Científica Venezuelica* 1(3):94-104.
- Medina E & H Lindorf (2011) Desarrollo de la ecología en Venezuela: perspectiva desde el inicio hasta la consolidación de los estudios de postgrado. *Ecotropicos* 24(2):123-144.
- Mérida T (1964) *Comparación ecológica-anatómica y morfológica de las hojas de plantas de la selva nublada - Rancho Grande - y de la zona árida de la costa - Playa Grande*. Tesis. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 56 pp.
- Pittier H (1920) *Esbozo de las formaciones vegetales de Venezuela con una breve reseña de los productos naturales y agrícolas* [Complemento explicativo del mapa ecológico del mismo autor]. Litografía del Comercio, Caracas. 44 pp. + mapa.
- Roth I (1990) Leaf structure of a Venezuelan cloud forest in relation to the microclimate. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. XIV, 1. Borntraeger. Berlin, Stuttgart. 244 pp.
- Roth I & T Mérida de Bifano (1971) Morphological and anatomical studies of leaves of the plants of a Venezuelan cloud forest. I. Shape and size of the leaves. *Acta Biológica Venezuelica* 7(2):127-155.

- Roth I, Mérida T & H Lindorf (1986) Morfología y anatomía foliar de plantas de la selva nublada. En: Huber O, (Ed). *La selva nublada de Rancho Grande. Parque Nacional Henri Pittier. El ambiente físico, ecología vegetal y anatomía vegetal*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana y Seguros Anauco. Caracas. Pp. 205-251.
- Texera Y (2006) Henri Pittier y los inicios del Herbario Nacional de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 29(2):363-368.
- Vareschi V (1953a) Sobre las superficies de asimilación de las sociedades vegetales de cordilleras tropicales y extratropicales. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 14(79):121-173.
- Vareschi V (1953b) La influencia de los bosques y parques sobre el aire de la ciudad de Caracas. *Acta Científica Venezolana* 4(3):89-95.
- Vareschi V (1956) Pflanzengeographische Grundlagen des Expeditionsgebietes. En: Gessner F & V Vareschi, Ed. *Ergebnisse der deutschen limnologischen Venezuela-Expedition 1952*. Band 1. VEB Deutsche Verlag der Wissenschaften. Berlin. Pp. 23-56.
- Vareschi V (1958) Acerca de la ecología vegetal de unas cuevas andinas de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 2:271-289.
- Vareschi V (1959) *Orinoco arriba. A través de Venezuela siguiendo a Humboldt*. Lectura. Caracas, Venezuela. 202 pp.
- Vareschi V (1960a) La Estación Biológica de los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales y su tarea. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 21(96):107-117.
- Vareschi V (1960b) Efecto del viento en los llanos en la época de sequía. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 21(96):118-127.
- Vareschi V (1960c) Observaciones sobre la transpiración de árboles llaneros durante la época de sequía. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 21(96):128-134.
- Vareschi V (1962) La quema como factor ecológico en los llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 23(101):9-26.
- Vareschi V (1963) La bifurcación del Orinoco. Observaciones hidrográficas y ecológicas de la expedición conmemorativa de Humboldt del año 1958. *Acta Científica Venezolana* 14(4):98-106.
- Vareschi V (1966) Sobre las formas biológicas de la vegetación tropical. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 26(110):504-518.
- Vareschi V (1968a) Sabanas del valle de Caracas. En: *Estudio de Caracas*. Vol. 1. Ecología vegetal-Fauna. Universidad Central de Venezuela. Pp. 17-122.
- Vareschi V (1968b) Helechos. En: Lasser T (Ed.) *Flora de Venezuela* Vol. 1 (1,2). Instituto Botánico de Venezuela. Caracas. 1035 pp.
- Vareschi V (1968c) Comparación entre selvas paleotropicales y neotropicales en base a su espectro de biotipos. *Acta Botanica Venezuelica* 3(1-4):239-263.
- Vareschi V (1969) Las sabanas del valle de Caracas. *Acta Botanica Venezuelica* 4(1-4):426-522.
- Vareschi V (1970) *Flora de los páramos de Venezuela*. Universidad de los Andes. Ediciones del Rectorado. Mérida, Venezuela. 430 pp.
- Vareschi V (1973) Resultados liquenológicos de excursiones efectuadas en Venezuela 3. Catálogo de los líquenes de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 8(1-4):177-245.
- Vareschi V (1986) Cinco breves ensayos ecológicos acerca de la selva virgen de Rancho Grande. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande. Parque Nacional Henri Pittier. El ambiente físico, ecología vegetal y anatomía vegetal*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana y Seguros Anauco. Caracas. Pp. 171-187.

- Vareschi V (1992) *Ecología de la vegetación tropical*. Edición Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas, Venezuela. 306 pp. [*Vegetationsökologie der Tropen*. Ulmer Verlag. Stuttgart].
- Vareschi V & E Moreno (1973) La contaminación en Caracas en los años 1953 y 1973. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 30(127):387-444.
- Velásquez J (1965) Estudio fito-sociológico acerca de los pastizales de las sabanas de Calabozo, Estado Guárico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 26(109):59-101.
- Zettler de Vareschi L (2011) *Ahora escribo con pluma de loro*. Edición del autor. Caracas. 250 pp.

Contribuciones científicas de Volkmar Vareschi a la Ecología Vegetal

Ernesto Medina

Centro de Ecología. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC).

Resumen

Volkmar Vareschi inicia sus actividades científicas en Venezuela en 1950 dentro de un panorama científico bastante modesto. Las contribuciones de Vareschi se centraron en el estudio de comunidades vegetales en ambientes contrastantes en la región tropical, zonas semiáridas y bosques pluviales, sabanas hipertérmicas y páramos altoandinos. En estos estudios desarrolló un sistema de análisis ecológico de varios problemas centrales de la ecología vegetal moderna: la competencia inter e intraespecífica, el análisis de la diversidad vegetal y su evaluación cuantitativa, y la descripción de la estructura y composición de comunidades vegetales. En sus 40 años de labor científica como investigador del Instituto Botánico y profesor de la Facultad de Ciencias (UCV), Vareschi evolucionó como ecólogo desde la fitosociología, que analiza comunidades vegetales en función de su composición específica, hacia la de ecología funcional, que describe las comunidades en términos de las propiedades de los biotipos que las conforman. Esto último le permitió comparar comunidades vegetales en ambientes similares, pero de composición específica totalmente distinta. Los estudios ecológicos comparativos sobre tensión de competencia y desarrollo de la superficie asimilatoria de comunidades vegetales alpinas y tropicales contienen dos ideas fundamentales sobre el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. La primera es la relación entre dominancia y tensión de competencia; la segunda generaliza la capacidad de producción de materia orgánica alrededor del desarrollo de la superficie asimilatoria (índice de superficie foliar). Vareschi hizo también contribuciones pioneras en ecofisiología vegetal, con varios trabajos sobre balance hídrico de árboles y el impacto de plantas hemiparásitas (lorantáceas).

Introducción

Volkmar Vareschi (Innsbruck, Austria, 1906-1991) fue un ecólogo formado en la escuela clásica de la fitosociología centro-europea de la primera mitad del siglo XX. En 1950 vino a Venezuela contratado para trabajar como botánico en el Servicio Botánico del Ministerio de Agricultura y Cría. El panorama científico de Venezuela era en general bastante modesto, y el cultivo de la ecología como ciencia aún no existía en las universidades nacionales. Vareschi llega con una formación intelectual orientada hacia estudios de la relación de comunidades bióticas con su ambiente natural y las interacciones entre sus componentes. También estaba influenciado por el fuerte desarrollo de la ecología fisiológica en el ambiente académico alemán (Stocker 1947).

Los trabajos de Vareschi se centraron fundamentalmente en el estudio de comunidades vegetales en ambientes contrastantes en la región tropical, zonas semiáridas y bosques pluviales, sabanas hipertérmicas y páramos altoandinos. En estos estudios desarrolló de manera independiente, en un ambiente intelectual de aislamiento relativo, un sistema de análisis ecológico dirigido al análisis de problemas

centrales de la ecología vegetal moderna: a) la competencia interespecífica, b) el análisis de la diversidad vegetal y su evaluación cuantitativa y, c) la descripción de la estructura y composición de comunidades vegetales.

En sus 40 años de labor científica como investigador del Instituto Botánico y profesor de la Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela (UCV), Vareschi evolucionó como ecólogo desde la fitosociología clásica, que analiza comunidades vegetales en función de su composición específica y sus propiedades, tales como densidad y cobertura, hacia la de ecología funcional, que describe las comunidades en términos de las propiedades de los biotipos que la conforman. Esto último le permitió comparar comunidades vegetales en ambientes similares, pero de composición específica totalmente distinta en varios continentes.

En este artículo haré un análisis de las contribuciones de Vareschi que considero de especial relevancia para la Ecología Vegetal:

- 1) Estructura funcional de comunidades vegetales.
- 2) Balance hídrico de especies tropicales y sus implicaciones ecofisiológicas.
- 3) Biotipos de plantas tropicales.
- 4) Diversidad vegetal y el concepto de bosque «óptimo».
- 5) Geobotánica de la vegetación tropical.

Estructura funcional de comunidades vegetales

Vareschi llevó a cabo estudios ecológicos comparados sobre tensión de competencia y desarrollo de la superficie asimilatoria de comunidades vegetales alpinas y tropicales (Vareschi 1951ab). Estos estudios contienen ideas fundamentales sobre el funcionamiento de los ecosistemas terrestres que aún tienen vigencia.

Tensión de competencia

Para Vareschi la tensión de competencia es el factor determinante de la composición de las comunidades vegetales:

«La simple presencia de una especie en un hábitat indica que existen condiciones favorables para ella, y que de no ser dependiente de otras especies como parásita o como simbiote, tenderá a ocupar por sí sola ese hábitat. Entonces se enfrentará a la misma tendencia de todas aquellas especies para las cuales el hábitat es igualmente accesible y favorable» (Vareschi 1951a)

¿Cómo medir la tensión de competencia en ecosistemas naturales? Vareschi utiliza el concepto de competidor «fuerte», que se deriva de la observación en comunidades naturales de aquellas especies que alcanzan altos grados de dominancia. Para ello es necesario conocer el complemento de especies en una variedad de comunidades vegetales bajo un ambiente similar. En la lista de especies hay que identificar *a priori* cuáles de ellas son competidores fuertes, definidas como especies dominantes. El número que define la tensión de competencia (W en la notación de Vareschi) está dado por la expresión:

$$W = (K/n) \times 100,$$

donde K es el número de especies competidoras fuertes y n el número total de especies. Debe observarse que en este análisis Vareschi enfoca principalmente la competencia interespecífica, más relevante en ambientes relativamente favorables, donde el número de especies disponibles es elevado. Su definición es

«La tensión de competencia es mayor mientras menor sea el número total de especies de un rodal cerrado, y menor mientras más baja sea la proporción de especies competidoras fuertes» (Vareschi 1951a) (Figura 1).

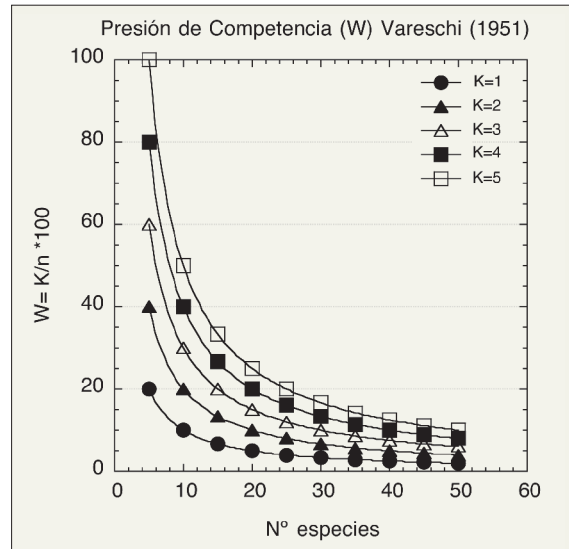


Figura 1. Concepto de presión de competencia (Vareschi 1951). El valor de la presión de competencia se calcula como el % de especies competidoras «fuertes» que ocurren en la comunidad.

En estos primeros estudios comparativos de comunidades de montañas tropicales y extratropicales Vareschi encuentra que los valores de tensión de competencia en los Alpes son superiores a los que encuentra en la cordillera de la Costa al norte de Caracas. En comunidades alpinas los valores de W varían entre 14 y 63, mientras que en la cordillera de la Costa varían de 5 a 16 (Tabla 1). Estas diferencias se deben a la mayor «permisividad» del ambiente tropical para contener mayor número de especies. Los ambientes altomontanos alpinos son más estresantes, con un período de vegetación más corto (período del ciclo anual durante el cual las plantas mantienen su capacidad productiva). De allí se deriva una observación general, que Vareschi anota en varios de sus trabajos: mientras mayor sea el nivel de estrés ambiental (por temperatura, agua, iluminación o nutrientes), mayor será la fracción de competidores fuertes y menores serán las interacciones bióticas con otros competidores, simplemente por la drástica reducción del número de especies en ambientes extremos.

Tabla 1
Tensión de competencia (W) en comunidades vegetales tropicales de la cordillera de la Costa.

(valores seleccionados de Vareschi 1951a).

Asociación	Especies	Especies	W
	Total	K	
<i>Paspaleetum humboldtiani</i> (sabana montana baja)	19	3	15,8
<i>Melinetum minutiflorae</i> (sabana montana alta)	16	2	12,5
<i>Guareetum fulgens</i> (bosque subtropical barranco)	53	3	5,7
<i>Clusietum mixtum</i> (bosque subtropical ladera)	37	2	5,4
<i>Espeletietum nerifolii</i> (bosquecillo subalpino)	22	3	13,6
<i>Chusqueetum spencei</i> (vegetación de riscos)	24	4	16,7

Tabla 2
Estimaciones del índice de superficie foliar (ISF, m² hojas/m² suelo)
de comunidades vegetales de la cordillera de la Costa.

(valores tomados de Vareschi 1951b).

Comunidad (especie característica)	Clima	Altitud m	ISF	Producción
Bosque nublado (<i>Gynerthera caribensis</i>)	B	1.000	1,918	107
Pastizal (<i>Panicum maximum</i>)	A	1.100	0,960	54
Sabana montana (<i>Paspalum humboldtianum</i>)	A	1.100	0,906	51
Bosque de quebrada (<i>Guarea fulgens</i>)	A	1.600	6,180	346
Bosquecillo de cresta (<i>Espeletia neriifolia</i>)	A	2.630	8,218	460

Capacidad de producción de materia orgánica

Vareschi percibió que a los atributos descriptivos de comunidades vegetales, tales como densidad, frecuencia y dominancia, deberían agregarse parámetros directamente asociados con su dinámica, de manera de comprender efectivamente su comportamiento temporal. En concordancia con los desarrollos de su tiempo, Vareschi afirma que una propiedad de alto valor como diferenciador de comunidades vegetales bajo diferentes condiciones ambientales es la expansión de su superficie asimilatoria (superficie fotosintéticamente activa). La capacidad productiva de las comunidades terrestres depende más de la superficie fotosintética que de la tasa absoluta de fotosíntesis por unidad de área (Boysen-Jensen 1932; Heath & Gregory 1938). Se estimaba para la época que la capacidad asimilatoria de una comunidad (expresada como asimilación neta por unidad de superficie foliar) medida en especies pertenecientes a 7 familias en 5 zonas climáticas distintas, es muy similar, alcanzando $56 \pm 15 \text{ g m}^{-2} \text{ semana}^{-1}$, a pesar de las diferencias en condiciones internas y externas (Vareschi 1951b). Esta concepción ecofisiológica sigue siendo fundamental para entender el funcionamiento de ecosistemas terrestres, pues hay una elevada correlación entre productividad aérea de ecosistemas terrestres y su índice de superficie foliar (Asner *et al.* 2003).

Para alcanzar una estimación cuantitativa más precisa de la productividad de una comunidad vegetal en base a su índice de superficie foliar, habría que agregar la duración foliar; es decir, por cuánto tiempo se mantiene activa esa superficie durante el período anual. En zonas climáticas templadas el período productivo es restringido por el invierno, mientras que en zonas tropicales de lluvias estacionales, esa productividad es restringida por el período de sequía. Vareschi conduce un segundo análisis comparativo entre las comunidades montanas alpinas y tropicales mencionadas y generaliza la capacidad de producción de materia orgánica de esos sistemas alrededor del desarrollo de la superficie asimilatoria (ISF = índice de superficie foliar). Mediante cosecha manual de superficies reducidas ($\approx 1 \text{ m}^2$ de suelo), Vareschi determinó el ISF en una serie de comunidades vegetales en los Alpes y en la cordillera de la Costa al norte de Venezuela. Sus resultados muestran diferencias marcadas en la distribución altitudinal de este parámetro. En montañas templadas el ISF decrece fuertemente con la altura, seguramente como consecuencia de la rápida disminución de la temperatura media anual. En los hábitats montanos tropicales la tendencia se invierte (Tabla 2). Los

bosques de coníferas y latifoliados en los Alpes tienen valores de ISF más de 5 veces superiores a los bosques nublados en la cordillera de la Costa. Vareschi (1951b) indica «el alto rendimiento de los pastizales alpinos y el bosque de *Alnus* es fuertemente limitado por el invierno, el prolongado período hasta alcanzar el desarrollo completo del follaje, y la reducción y caída del follaje durante el otoño [...]» La estimación de ISF para el bosque nublado de Rancho Grande es baja (< 2,0), y se encuentra cerca del límite inferior determinado para bosques tropicales (Asner *et al.* 2003). El error de medición señalado por Vareschi (1951b) es bastante alto ($\approx 20\%$) y debe destacarse que las mediciones manuales de ISF son muy difíciles en un bosque de las dimensiones del bosque nublado. La medición precisa y sistemática, con métodos directos o indirectos, de la magnitud y variaciones del ISF en bosques tropicales es una tarea aún no completada, no solo para Venezuela, sino para toda la región tropical.

Balance hídrico de especies tropicales y sus implicaciones ecofisiológicas

Selección de especies arbóreas para reforestación de áreas degradadas

Durante toda su vida en Venezuela, Vareschi mantuvo profundo interés y preocupación por la protección de la vegetación natural y por contrarrestar el efecto devastador de la deforestación sobre el paisaje. Estos efectos eran muy visibles en desarrollos urbanos sin planificación ecológica, con consecuencias a corto y mediano plazo sobre la calidad de vida de la población. Uno de los aspectos en los que Vareschi produjo información de alta aplicabilidad fue la evaluación de las especies arbóreas que se utilizaban en la época con fines de reforestación y recuperación de áreas degradadas (Vareschi 1954). En este tema Vareschi aplicó los conceptos ecofisiológicos sistematizados por Stocker (1947) sobre la evaluación de la resistencia a la sequía de árboles. En un conjunto de experimentos ejecutados con especies cultivadas en viveros con fines de reforestación, Vareschi evaluó cuantitativamente las siguientes propiedades:

- a) Resistencia a marchitamiento: rapidez de pérdida de turgor foliar por falta de riego.
- b) Transpiración total: pérdida diaria de agua por unidad de área foliar.
- c) Transpiración instantánea de hojas cortadas durante horas de mayor demanda evaporativa.
- d) Transpiración total en el sitio de destino (áreas a reforestar) en contraste con el área control.
- e) Transpiración relativa (Transpiración/Evaporación).
- f) Control dinámico de la transpiración: contraste entre la transpiración diaria *vs* transpiración instantánea (factor *R*)

$$R = (D/M) \times 100,$$

donde *D* es el promedio de transpiración total (días) y *M* es el promedio de transpiración momentánea (horas del mediodía). Mientras mayor es el valor de *R*, mayor es la capacidad de adaptación y la aptitud de las plantas para reforestación.

- g) Capacidad de refoliación: rapidez de recuperación del follaje perdido por sequía una vez que se restablece la disponibilidad de agua.

Este análisis determina el potencial de cada especie como elemento de reforestación, tanto por su respuesta fisiológica como por su respuesta en el campo (Figura 2). La mayoría de las especies evaluadas tuvieron en el campo pérdidas de agua superiores al control, con diferencias muy grandes en el caso de *Ficus urbaniana* y *Clusia minor*, o pequeñas en el caso de *Grevillea robusta* y *Persea caerulea*. Estas respuestas no son fáciles de interpretar en términos de valor para reforestación; sin embargo, el valor de R, que representa el control dinámico de la transpiración, ordena a las especies claramente en términos de la capacidad de regular su pérdida de agua en horas de máxima demanda evaporativa, pero también por su capacidad de mantener los estomas suficientemente abiertos como para no restringir la fotosíntesis durante las horas de menor demanda.

Al evaluar cada uno de estos parámetros en experiencias repetidas, las especies se ordenaron de acuerdo a su respuesta. La sumatoria de los números correspondientes a cada experimento constituye así una evaluación integral del valor de cada especie como elemento de reforestación en base a su tolerancia a la sequía y su eficiencia de uso de agua durante el crecimiento (Tabla 3).

Balance hídrico y hemiparásitas

Un estudio pionero sobre la ecofisiología de la transpiración fue el contraste del comportamiento estomático y la pérdida de agua por transpiración de plantas hemiparásitas (lorantáceas) y sus hospederos. Las plantas hemiparásitas son fotosintéticamente independientes, pero extraen agua y nutrientes minerales del xilema de las especies leñosas que parasitan mediante órganos especiales denominados haustorios. Vareschi mostró que las hemiparásitas transpiran mucho más que los árboles parasitados (Vareschi & Pannier 1953). Estos resultados demostraron que el impacto de las hemiparásitas no estriba exclusivamente en la extracción parcial de agua de la corriente transpiratoria de la especie hospedante, sino que puede intensificar su estrés hídrico durante períodos de sequía relativa. Estudios publicados a partir de la década de los ochenta en Venezuela y otros países han comprobado estos resultados mostrando que las hemiparásitas pueden afectar el balance hídrico en plantas cultivadas como café y árboles de sombreo (Montilla *et al.* 1989), y también afectan notablemente la capacidad fotosintética de especies tan tolerantes a estrés salino como los mangles (Goldstein *et al.* 1989; Orozco *et al.* 1990). La significación ecológica de estos resultados ha sido debatida ampliamente (Ehleringer & Marshall 1995), pero sus implicaciones ecológicas para la dinámica de comunidades arbóreas secundarias en el trópico aún no han sido determinadas debidamente.

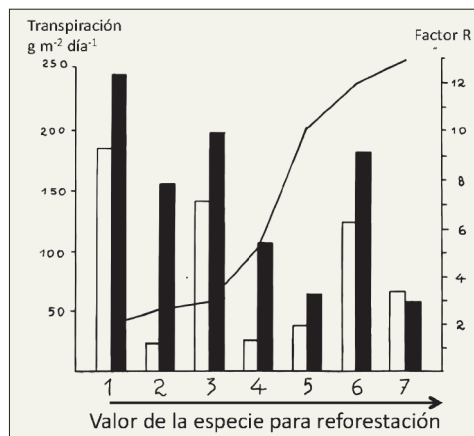


Figura 2. Diferencia entre valores fisiológicos (columnas vacías) y ecológicos (columnas llenas) de transpiración: 1. *Bravaisia integerrima*, 2. *Ficus urbaniana*, 3. *Enterolobium cyclocarpum*, 4. *Clusia minor*, 5. *Grevillea robusta*, 6. *Triplaris caracasana*, 7. *Persea caerulea*. La curva indica el valor de R, el grado de adaptación al período seco. Incremento del valor de las especies arbóreas para reforestación de izquierda a derecha (Vareschi 1954).

Tabla 3
Evaluación de árboles con fines de reforestación en su resistencia a la sequía, balance hídrico y capacidad de refoliación.

Los números en cada columna muestran el orden de respuesta con diferentes tratamientos de sequía, números mayores indican mejor respuesta. A,B,C son experimentos donde se mide la pérdida de agua por día al restringir el riego; D,E,F son experimentos donde se mide la transpiración momentánea durante el mediodía; G es la transpiración relativa (T/E); H es el índice de regulación dinámica de pérdida de agua (R); I es la capacidad de refoliación una vez restablecido el riego (detalles en el texto) (Modificado de Vareschi 1954).

	Transpiración diaria			Transpiración momentánea			G	H	I	Total
	A	B	C	D	E	F				
<i>Clusia minor</i>	12	7	8	12	12	12	12	18	6	104
<i>Grevillea robusta</i>	9	8	10	11	11	11	11	20	9	100
<i>Ficus urbaniana</i>	11	12	12	8	10	10	10	8	8	89
<i>Persea caerulea</i>	10	7	8	12	8	8	6	24	7	88
<i>Cassia moschata</i>	2	10	9	9	9	9	8	16	5	77
<i>Platymiscium pinnatum</i>	3	9	7	7	6	6	9	14	3	64
<i>Triplaris caracasana</i>	4	6	5	5	7	7	4	22	4	64
<i>Bontia daphnoides</i>	7	3	6	6	5	5	7	12	2	53
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	8	4	4	4	43	3	3	10	12	51
<i>Bravaisia integerrima</i>	6	2	3	3	2	2	1	2	11	32
<i>Jacaranda filicifolia</i>	5	1	1	2	1	1	2	4	10	27
<i>Cordia caracasana</i>	1	5	2	1	4	4	5	6	1	29

Freatofitas

Las sabanas tropicales han sido objeto de fuerte controversia entre ecólogos y biogeógrafos, por tratarse de un sistema donde coexisten gramíneas y árboles bajo condiciones estresantes de fuerte estacionalidad pluvial, impacto errático de quemadas estacionales y deficiencias nutricionales (Medina & Silva 1990). En las sabanas del norte de Suramérica el ciclo fenológico de los árboles que crecen dispersos entre la cubierta continua de gramíneas se caracteriza por una renovación del follaje durante la época de sequía, con poca o ninguna precipitación. Este comportamiento ha sido documentado ampliamente (Medina *et al.* 1969; Monasterio & Sarmiento 1976; Sarmiento *et al.* 1985) y parecía una contradicción ecológica que se producirían nuevas hojas durante el período de mayor demanda evaporativa de la atmósfera. La explicación de este fenómeno incluye, desde efectos fotoperiódicos, que sugieren que muchos de estos árboles se comportan como especies de día corto, hasta aspectos del estrés hídrico, que representaría la producción de hojas nuevas durante el período de sequía. La hipótesis más obvia es que debería haber agua disponible en el suelo para poder mantener la turgencia de las hojas nuevas. Vareschi midió la transpiración de dos especies arbóreas notables en las sabanas de la Estación Biológica de los Llanos en Calabozo, Edo. Guárico, *Curatella americana* y *Byrsonima crassifolia*. Para ello utilizó una metodología basada en la pérdida de agua de hojas cortadas, y obtuvo resultados inesperados (Figura 3). *Byrsonima crassifolia* presentó

un curso diario directamente asociado a los cambios de demanda evaporativa, indicando que los estomas permanecían abiertos durante el período de medición. En cambio la curva de transpiración de *C. americana* presentó una restricción de la pérdida de agua al mediodía, cuando la demanda evaporativa era mayor. Este comportamiento indicaba que la hoja podía regular activamente la pérdida de agua, muy probablemente por cambios en la conductancia (apertura) estomática. Con este trabajo Vareschi demuestra a) que estas especies de sabana tienen un adecuado suministro de agua durante la sequía debido a la cercanía del nivel freático (alrededor de 7 m en su período más bajo); es decir, se trata de plantas freatofitas, y b) que se pueden presentar diferencias interespecíficas notables en el control estomático de la transpiración.

El fenómeno del cierre estomático al mediodía fue observado posteriormente en otros ambientes, la mayoría de las veces predominantemente xéricos. La explicación del proceso no es sencilla. Muchos autores consideraron que se trataba de un efecto de potencial hídrico, el exceso de transpiración determinaba una disminución del potencial hídrico foliar lo cual inducía el cierre estomático (efecto de retroalimentación). Sin embargo, los trabajos de Lange y su grupo en zonas áridas del norte de África mostraron que se debía a un efecto de la sequedad del aire circundante, que determinaba el cierre estomático de manera directa; es decir, se induce un cierre estomático antes de que el potencial hídrico de la planta haya sido afectado significativamente (Lange *et al.* 1971).

Biotipos de plantas tropicales

Uno de los principales esfuerzos de síntesis ecológica de Vareschi se encuentra en sus investigaciones para comprender la estructura y diversidad de comunidades vegetales. Su argumentación se desarrolla alrededor del concepto de los factores limitantes para el establecimiento de plantas, en especial la «ley del mínimo de Liebig» (Vareschi 1972). Este principio indica que el crecimiento de una planta en un hábitat dado está determinado por el recurso más escaso. Cuando este se aplica al conjunto de factores ambientales, agua, temperatura, luz y nutrientes, se puede visualizar la complejidad de interacciones que intervienen en la determinación de la potencialidad de desarrollo y producción de comunidades bióticas en un sitio dado.

Vareschi reconoció tempranamente la dificultad de comparar funcionalmente comunidades vegetales de muy disímil composición específica en ambientes tropicales similares. Por ello desarrolló una clasificación de formas biológicas (biotipos) que se se-

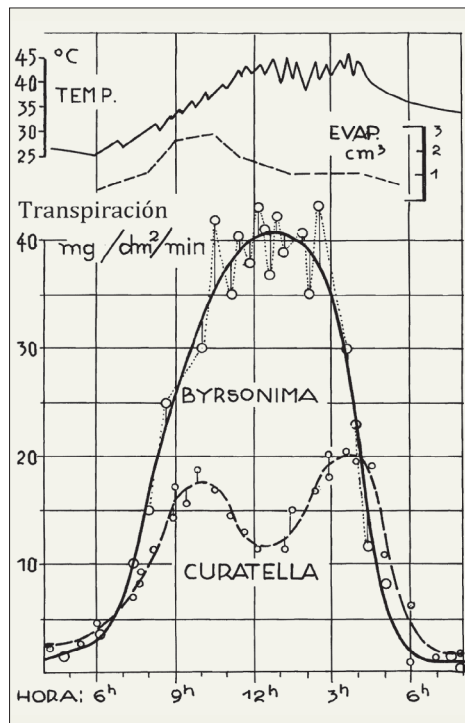


Figura 3. Curso diario de la pérdida de agua de hojas cortadas de especies arbóreas de sabana (Calabozo, Edo. Guárico). Mediciones realizadas con hojas producidas durante la época de sequía (Vareschi 1960).

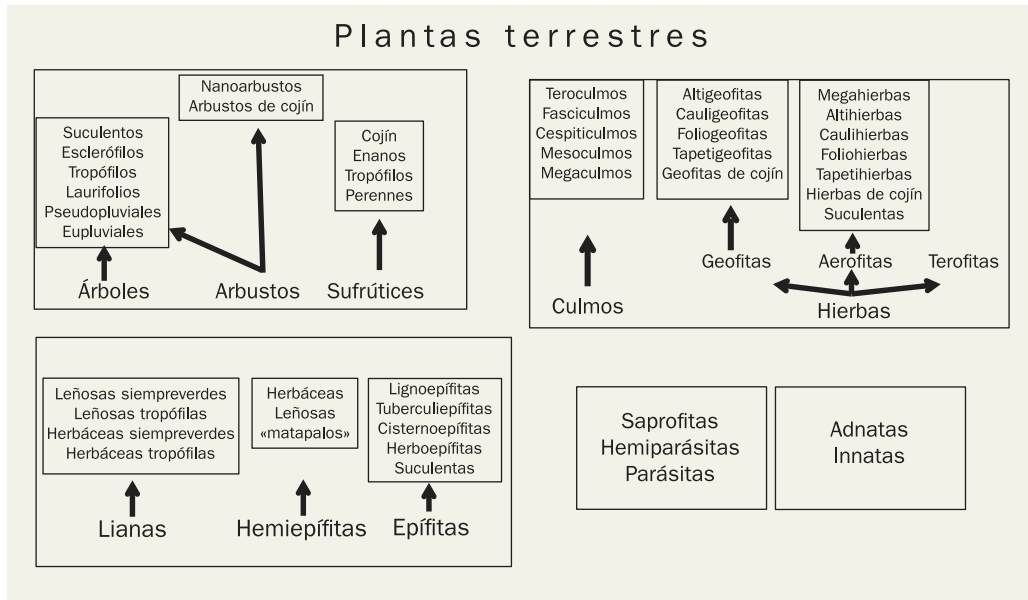


Figura 4. Esquema de formas biológicas de la vegetación tropical de acuerdo a Vareschi (simplificado de Vareschi 1966).

para profundamente de los criterios utilizados en las clasificaciones clásicas concebidas principalmente en áreas extratropicales (Vareschi 1966). En éstas es crucial el problema de la protección de los tejidos meristemáticos de plantas perennes durante el período invernal. En áreas tropicales no son bajas temperaturas, sino períodos de sequía, los que afectan la supervivencia de estos tejidos en áreas con lluvias marcadamente estacionales. Por otra parte, en áreas tropicales las plantas perennes permanecen hidratadas durante la sequía, frecuentemente sin hojas, y bajo regímenes térmicos que pueden ocasionar fuertes gastos respiratorios. La ecofisiología de la regulación respiratoria bajo estas condiciones es aún un campo de investigación poco explorado.

Los biotipos de plantas descritos por Vareschi incluyen varias formas ausentes en bosques extratropicales, tales como las epífitas vasculares, los «matapalos» y los megaculmos y megahierbas (Figura 4).

El objetivo principal de esta caracterización de biotipos de plantas tropicales era determinar los espectros de biotipos característicos de comunidades vegetales, en particular la comparación de comunidades óptimas en diferentes áreas tropicales (Vareschi 1968). Estas comparaciones mostraron, como era de esperarse, que bosques pluviales en diferentes continentes tienen alto nivel de convergencia en su composición de biotipos. El sistema de biotipos vegetales de Vareschi ha sido utilizado muy poco para caracterizar bosques en Venezuela u otras regiones tropicales.

Diversidad vegetal y el concepto del «óptimo»

La concepción de comunidades vegetales de Vareschi está enmarcada dentro de un esquema conformado por la riqueza de especies, la complejidad morfo-funcional y la estructura de la comunidad. En particular, Vareschi afirma que las comunidades vegetales pueden distribuirse a lo largo de un eje de óptimo a pésimo de acuerdo a la riqueza de especies y diversidad morfológica, expresada como biotipos, o algún

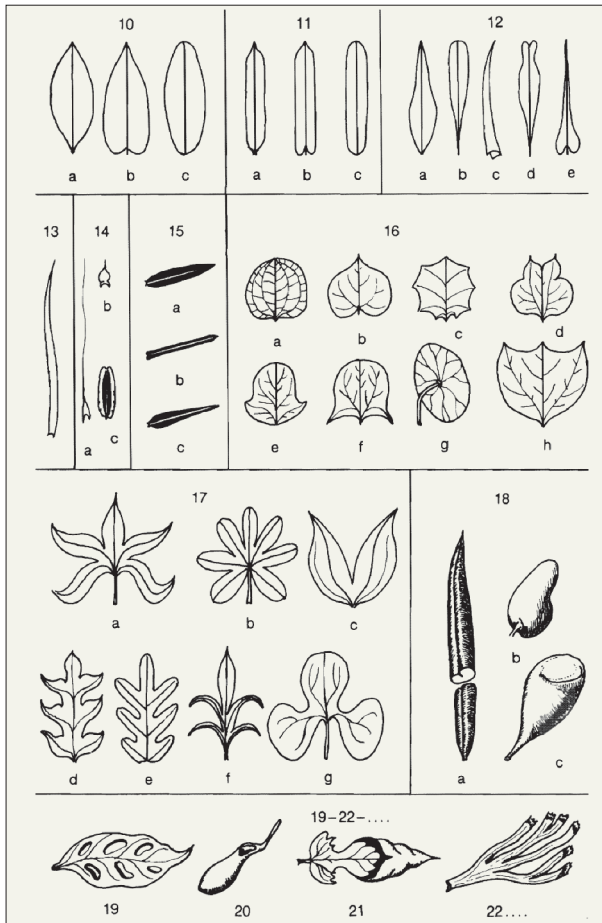


Figura 5. Categorías de tipos foliares descritas por Vareschi como base para el cálculo del índice de fitodiversidad de comunidades tropicales (tomado de Vareschi 1980).

Tamaño (cm²) 1. Megáfilas (> 1.500); 2. Macrófilas (1.500-180); 3. Mesófilas (180-20); 4. Micrófilas (20-2); 5. Nanófilas (2-0,2); 6. Leptófilas (< 0,2); 7. Áfilas (sin hojas).

Categorías de forma: 10. Normal; 11. De bosque pluvial; 12. Larga; 13. Gramínea; 14. Área minúscula; 15. Acicular; 16. Entera; 17. Partida; 18. Suculenta; 19 y siguientes. Formas especiales.

número de tipos foliares deben estar basados en el área mínima de la comunidad. Vareschi incluye 7 tipos foliares de acuerdo a la superficie foliar (cm²), esencialmente los tipos definidos en el sistema clásico de Raunkiaer (1934). Dentro de las categorías foliares se incluyen como carácter especial la presencia de ápices goteantes, 9 tipos frecuentes y varias formas especiales (Figura 5). En esencia, este índice resulta en una relación lineal a escala logarítmica entre el valor del índice y el número de tipos foliares, que se desplaza verticalmente de acuerdo al número de especies de la comunidad (Figura 6). Por ello, este índice informa sobre la riqueza de formas y sobre la capacidad del sistema analizado para albergar fitodiversidad. El sistema de clasificación foliar es complejo, y requiere entrenamiento para su aplicación efectiva. Además, no dispone de infraestructura estadística para comparación de comunidades.

Con este sistema de clasificación de fitodiversidad Vareschi hizo múltiples análisis de comunidades tropicales en diversas partes del mundo. Sobre estos análisis Vareschi fun-

otro carácter morfológico con valor funcional, como es la diferenciación por tamaño y forma de hojas (Vareschi 1968, 1972).

La definición de Vareschi de un hábitat óptimo es simple: «Un hábitat igualmente apropiado para muchas especies de plantas, se le designa como hábitat óptimo».

El desarrollo óptimo de la comunidad vegetal, definido por los parámetros mencionados arriba, se relaciona por supuesto con la constelación de factores ambientales asociados al área de crecimiento. En palabras de Vareschi: «La diversidad de especies y estructuras se amolda de tal manera con la oferta de factores ambientales, que la comunidad permanece en equilibrio estable, resistente a plagas e invasores de otras comunidades vegetales».

Para la separación cuantitativa de comunidades vegetales en el eje óptimo-pésimo, Vareschi calcula un índice de diversidad basado en el número de especies y el número de tipos foliares. Estos últimos se refieren a los biotipos de planta, pues ofrecen una diferenciación más fina, y posiblemente más precisa que los primeros. El índice de diversidad (C_d) se calcula como el producto del número de especies por el número de tipos foliares. Los valores de riqueza de especies y

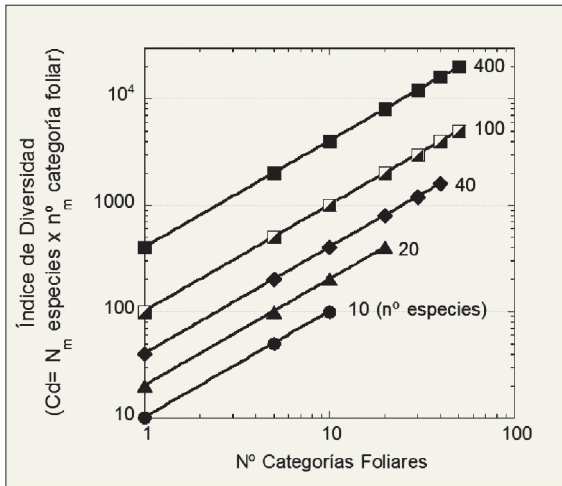


Figura 6. Índice de diversidad según Vareschi, calculado como el producto del número de especies y el número de categorías foliarias presentes en el área mínima de la comunidad. Los valores a la derecha de las curvas representan el número de especies totales en la comunidad.

reserva forestal de La Carbonera, en el Edo. Mérida. En mi opinión, esta diferenciación debe ser revisada, por cuanto se trata de los niveles de formación de nubes en áreas montañosas costeras y continentales. En las primeras, las masas de aire cargadas de humedad arrastradas por los vientos alisios son levantadas y enfriadas rápidamente, con lo cual la

damenta su concepción de bosque «óptimo», ejemplificado por el bosque nublado del Parque Nacional Henry Pittier (Rancho Grande) en el Edo. Aragua (Tabla 4). En su concepto jerárquico de la vegetación tropical, son los bosques nublados los que representan las condiciones óptimas para el desarrollo de la vegetación, en contraposición con los fitogeógrafos clásicos como Humboldt, Schimper, Walter y otros, que describen e idealizan al bosque tropical pluvial como el paradigma de la exuberancia, productividad y diversidad de las regiones tropicales del mundo. Dentro de este contexto, vale la pena destacar la diferenciación que Vareschi hace entre bosque nublado y bosque de niebla, y sus ejemplos de Rancho Grande, en el Edo. Aragua, y la

Tabla 4
Comunidades vegetales tropicales (0-10°N), ordenadas por índice de diversidad, en áreas climáticas contrastantes: Ejemplos de Venezuela.
(Simplificado de Vareschi 1980).

Comunidad	Nº Especies	Índice Diversidad
Región costera, cinturón exterior de manglar, <i>Rhizophoretum purum</i>	1	1
Costas planas, bosque de manglar, <i>Rhizophoretum avicenniosum</i>	5	15
Andes, 4.640 m, <i>Espeletietum muscosum</i> sobre suelo deslizante	8	40
Andes, 3.700 m, <i>Espeletietum epilobiosum</i>	8	72
Andes, 4.150 m, bosque puro de <i>Polylepis</i> , <i>Polylepidetum purum</i>	15	90
Andes, 3.200 m Valle de Timotes; <i>Espeletietum acaenosum</i>	22	220
Andes, Páramo Batallón, 3.500 m; estepas altomontanas, <i>Espeletietum cortaderiosum</i>	24	264
Andes, 3.700 m; <i>Espeletietum hypericosum</i> , vegetación de páramo óptima	54	648
Región continental, Carora, 800 m, bosque de cactáceas, <i>Cereetum caesiae</i>	34	272
Región continental, Carora, bosque espinoso, <i>Mimoseetum arenosum</i>	35	350
Región continental, Carora, 750 m; bosque de galería, <i>Cassietum opuntiosum</i>	45	490
Quiriquire, bosque alisio seco, <i>Lueheetum candidae</i>	62	682
Río Caura, bosque de galería en región de bosque alisio húmedo, 80 m	90	814
El Dorado, 250 m; bosque pluvial estacional	99	1.584
La Carbonera, bosque montano de nieblas, 2.300 m; <i>Podocarpetum rospigiosii</i>	202	3.434
Rancho Grande, 1.000 m; bosque nublado	903	20.769

condensación del vapor de agua en nubes ocurre a alturas poco por encima de los 600 m durante la época de lluvias, mientras que en áreas continentales interiores, el menor contenido de agua del aire determina que la condensación ocurra a alturas superiores a los 2.000 m (Medina 1986). Para el caso de la vegetación del Parque Nacional Henry Pittier, la influencia de esas diferencias en la altura de formación de nubes sobre la distribución del bosque nublado fue esquematizada nítidamente por Beebe y Crane (1948). Por otra parte, el resultado a mi juicio más importante de las investigaciones de Vareschi sobre el bosque nublado es la afirmación de que es en esos bosques donde se alcanza el mayor nivel de fitodiversidad y la máxima capacidad productiva de bosques tropicales, y no en los bosques de zonas bajas. Aún están por realizarse los estudios ecofisiológicos que pongan a prueba esta hipótesis.

Geobotánica de comunidades vegetales de Venezuela

Si se pudieran englobar bajo una denominación común las principales contribuciones de Vareschi a la ecología de los trópicos, esta sería la Geobotánica. En esa disciplina se amalgaman causalmente ambiente y biología y se formulan las características estructurales y funcionales de la vegetación. Vareschi dedicó mucho tiempo y esfuerzo al análisis de comunidades de montaña en la cordillera de la Costa (Pico de Naiguatá, Vareschi 1955; Parque Nacional Henry Pittier, Vareschi 1986). Sus descripciones de la vegetación de ecosistemas tropicales de Venezuela se desarrollaron rápidamente en la década de los 50, abarcando la vegetación del Edo. Yaracuy (Aristeguieta & Vareschi 1955), la vegetación de los médanos de Coro (Lasser & Vareschi 1957), las planicies inundables orientales con énfasis en la vegetación del lago de asfalto de Guanoco (Lasser & Vareschi 1959), y en especial, los ecosistemas altoandinos (Vareschi 1956). Los Andes constituyeron una atracción permanente para Vareschi, probablemente por ser el ambiente que más asemeja a los sistemas alpinos en los cuales trabajó durante su juventud.

En el año 1952 se organizó una memorable expedición limnológica en Venezuela, dirigida por Fritz Gessner de la Universidad de Munich, Alemania, y Vareschi de la Universidad Central de Venezuela. Como resultado de esta expedición, Vareschi escribió una extensa monografía sobre la geobotánica de los territorios explorados (Vareschi 1956), que sirvió de base para la síntesis más avanzada de su experiencia en ecología tropical y que cristalizó en su libro más importante «La ecología de la vegetación tropical» (Vareschi 1980, 1992).

Bibliografía

- Aristeguieta L & V Vareschi (1955) *Aspectos botánicos del Edo. Yaracuy*. Recursos Agrícolas del Edo. Yaracuy, Consejo de Bienestar Rural (CBR), Caracas. Pp. 181-279.
- Asner GP, Scurlock JMO, Jeffrey A & JA Hicke (2003) Global synthesis of leaf area index observations: implications for ecological and remote sensing studies. *Global Ecology & Biogeography* 12:191-205.
- Beebe W & J Crane (1948) Ecología de Rancho Grande, una selva nublada subtropical en el norte de Venezuela. *Boletín Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 11:217-258. (versión en español de *Zoologica*. Vol. 32. Parte 5. Mayo 8, 1947).
- Boysen-Jensen P (1932) *Die Stoffproduktion der Pflanzen*. Gustav Fischer. Jena. 108 pp.

- Ehleringer JR & JD Marshall (1995) Water relations (hemiparasitic plants). En: Press MC & JD Graves (Eds.) *Parasitic Plants*. Chapman & Hall. London. Pp. 125-140.
- Goldstein G, Rada F, Sternberg L, Burguera JL, Burguera M, Orozco A, Montilla M, Zabala O, Azócar A, Canales MJ & A Celis (1989) Gas exchange and water balance of a mistletoe species and its mangrove hosts. *Oecología* 78:176-183.
- Heath OVS & FG Gregory (1938) The constancy of the mean net assimilation rate and its ecological importance. *Annals of Botany*, N. S. 2:811-819.
- Lange OL, Lösch R, Schulze ED & L Kappen (1971) Responses of stomata to changes in humidity. *Planta* 100:76-86.
- Lasser T & V Vareschi (1957) La vegetación de los médanos de Coro. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 17(87):223-272.
- Lasser T & V Vareschi (1959) La vegetación del lago de asfalto de Guanoco. *Acta Biologica Venezuelica* 2(32):407-452.
- Medina E (1986) Aspectos ecofisiológicos de plantas de bosques nublados tropicales: El Bosque Nublado de Rancho Grande. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional «Henri Pittier»*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Seguros Anauco, CA. Caracas. Capítulo VII pp. 189-196.
- Medina E & JF Silva (1990) Savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *Journal of Biogeography* 17:403-413.
- Medina E, Silva J & E Castellano (1969) Variaciones estacionales del crecimiento y la respiración foliar de algunas plantas leñosas de las sabanas de *Trachypogon*. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 28:67-82.
- Monasterio M & G Sarmiento (1976) Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. *Journal of Biogeography* 3:325-356.
- Montilla M, Azócar A & G Goldstein (1989) Efectos de una parásita, *Phthirusa pyriformis*, sobre el balance hídrico de dos hospederos. *Acta Oecologica Oecologia Plantarum* 10:379-386.
- Orozco A, Rada F, Azócar A & G Goldstein (1990) How does a mistletoe affect the water, nitrogen and carbon balance of two mangrove ecosystem species? *Plant, Cell and Environment* 13:941-947.
- Raunkiaer C (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon, London.
- Sarmiento G, Goldstein G & F Meinzer (1985) Adaptive strategies of woody species in Neotropical savannas. *Biological Reviews* 60:315-355.
- Stocker O (1947) Probleme der pflanzlichen Dürresistenz. *Naturwissenschaften* 34:362-371.
- Vareschi V (1951a) Über die Wettbewerbsspannung in einigen alpinen und tropischen Pflanzengesellschaften. *Phyton* 3(3 et 4):142-155.
- Vareschi V (1951b) Zur Frage der Oberflächenentwicklung von Pflanzengesellschaften der Alpen und Subtropen. *Planta* 40:1-35. (1953. Sobre las superficies de asimilación de sociedades vegetales de cordilleras tropicales y extratropicales. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 14(79):121-173.)
- Vareschi V (1954) Der Wasserhaushalt von Bäumen, welche zur Aufforstung entwaldeter Gebiete Venezuelas verwendet werden. *Angewandte Pflanzensoziologie* 2:721-729.
- Vareschi V (1955) Monografías geobotánicas de Venezuela I. Rasgos geobotánicos sobre el Pico Naiguatá. *Acta Científica Venezolana* 6(5 y 6):2-23.
- Vareschi V (1956) Algunos aspectos de la ecología vegetal de la zona más alta de la Sierra Nevada de Mérida. *Revista Facultad de Ciencias Forestales* 3(12):3-15.
- Vareschi V (1957) La vegetación de los médanos de Coro. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 17(87):223-272.
- Vareschi V (1960) Observaciones sobre la transpiración de árboles llaneros durante la época de sequía. Estación Biológica de los Llanos, Fundación Venezolana de Ciencias Naturales. Publicación 1. Pp. 39-45.

- Vareschi V (1966) Sobre las formas biológicas de la vegetación tropical. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 26(110):504-518.
- Vareschi V (1968) Comparación entre selvas neotropicales y paleotropicales en base a su espectro de biotipos. *Acta Botanica Venezuelica* 3(1-4):239-263.
- Vareschi V (1972) El problema de la vegetación óptima. *Memorias del Congreso Latinoamericano de Ecología*. México. Pp. 437-449.
- Vareschi V (1980) *Vegetationsökologie der Tropen*. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart. 294 pp. (*Ecología de la vegetación tropical, con especial atención a investigaciones en Venezuela*. Edición especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. [1992]). Caracas. 307 pp.
- Vareschi V & F Pannier (1953) Über den Wasserhaushalt tropischer Loranthaceen am natürlichen Standort. *Phyton* 5(1 et 2):140-152. (Sobre la economía de agua de Lorantáceas tropicales en su ambiente natural. *Acta Biologica Venezuelica* 1(Artículo 10):159-179)

Aspectos de la diversidad y conservación de los bosques húmedos macrotérmicos de Venezuela (desde Volkmar Vareschi al presente)

Gerardo A. Aymard C.

UNELLEZ-Guanare, Programa de Ciencias del Agro y el Mar, Herbario Universitario (PORT), Mesa de Cavacas, estado Portuguesa 3350, Venezuela.

Resumen

Los bosques húmedos han sido ordenados aplicando diversos criterios, los cuales han ayudado a establecer numerosos sistemas y terminologías. Los más utilizados son la precipitación, temperatura, fisonomía, estructura, composición florística y la foliación. Actualmente, no prevalece una norma uniforme para la ordenación de los bosques a escala mundial. Para delimitar áreas con vegetación original, se deben tomar en cuenta las condiciones climáticas vigentes, de lo contrario se definirán zonas de vida desproporcionadas. La presente contribución no expone un nuevo enfoque al respecto, simplemente examina los fundamentos y metodologías sugeridas por Volkmar Vareschi y otros investigadores de su época, para la clasificación y conservación de los bosques húmedos macrotérmicos (BHM) en Venezuela. Esta zona de vida fue muy heterogénea al norte del río Orinoco, sin embargo, ha sido objeto de una excesiva intervención en las últimas seis décadas. En la actualidad, no es fácil establecer los límites de la vegetación original si no se realizan verificaciones de campo. En muchas áreas se observa una nueva vegetación («bosques noveles»), compuesta por taxones del bosque original y numerosas especies secundarias, lo cual incrementa el número de especies cuando se discontinúa el cambio de uso de la tierra. El presente capítulo reúne información acerca de la diversidad, estructura de los BHM, sus familias, géneros y especies más abundantes, y el estado actual de conservación de los mismos.

Introducción

La presente contribución se divide en dos partes: la primera examina los fundamentos y metodologías sugeridas por Volkmar Vareschi y otros investigadores de su época para el estudio, clasificación y conservación de la vegetación en Venezuela. La segunda, compila la información florística, estructural, diversidad y estado de conservación de las comunidades boscosas situadas en superficies planas hasta colinas de baja altura (0 a 350 msnm), precipitaciones medias anuales entre 1.800 y 4.000 mm (0 a 4 meses con precipitaciones menores a los 100 mm) y temperaturas medias anuales entre 22 y 28 °C. La compilación se basó en los datos contenidos en Pittier (1920), Beard (1946), Hueck (1960), Ewel & Madriz (1968), Ewel *et al.* (1976), Steyermark (1977, 1979, 1982), Vareschi (1963, 1968, 1992), Ara & Arends (1985), MARNR (1985), Veillon (1985, 1989), Huber & Alarcón (1988), Vareschi (1992), Berry *et al.* (1995), Hernández & Demartino (2003), Huber (2005), Aymard *et al.* (2009), Aymard (2011), los informes de avance del proyecto Inventario de los Recursos Naturales de la Región Guayana, de la CVG-TECMIN, y observaciones de campo no publicadas formalmente por el autor.

Marco histórico y metodológico referencial

Entre los métodos más utilizados para clasificar, describir y definir comunidades vegetales está la propuesta de la escuela Zürich-Montpellier, liderizada por J. Braun-Blanquet. Este procedimiento utiliza la información de los atributos de presencia/ausencia y cobertura obtenidos a través de numerosas unidades de muestreo («relevés»). Los datos se disponen en tablas para obtener la asociación, la unidad básica del sistema de clasificación, la cual se define agrupando los «relevés» que poseen un número de especies en común (Braun-Blanquet 1928). En 1947, J. T. Curtis fundó la Escuela de Ecología Vegetal de la Universidad de Wisconsin (Mladenoff & Burgess 1993). A través de estudios con sus estudiantes, J. T. Curtis desarrolló el concepto del *Continuum Approach*, el cual representa una nueva visión de ordenación de la vegetación basada en los gradientes ambientales (Cottam 1949; Curtis & McIntosh 1950). Este principio afirma que la variación de la vegetación es continua e impredecible, por lo tanto, las comunidades vegetales representan un *continuum*, y no deberían ser clasificadas como entidades discretas utilizando un solo atributo (el concepto de asociación de Braun-Blanquet). Para respaldar este planteamiento, estos autores establecen nuevas variables en los estudios de vegetación a través de las medidas de abundancia, frecuencia y dominancia para cada especie, atributos que son totalizados para obtener el índice de valor de importancia de las especies (IVI), el cual está definido con valores entre 0 y 300 (Curtis 1947; Curtis & Cottam 1962). Estas nuevas ideas tuvieron un impacto muy importante en los estudios de vegetación en los trópicos. Los ecólogos utilizaban ambos métodos, y se formó la matriz de opinión que el sistema de Braun-Blanquet no podía ser aplicado a la vegetación boscosa.

Vareschi conocía en detalle las principales metodologías de análisis de vegetación propuestas por las escuelas finlandesa (Cajander 1909), suiza-francesa (Braun-Blanquet 1928), escandinava (Du Rietz 1931), rusa (Sukachew 1944) y norteamericana (Curtis 1947). Por ello, advirtió que no podemos llegar muy lejos en el trópico utilizando los métodos desarrollados en las zonas templadas (Vareschi 1992). Apoyó en parte la iniciativa que el método de Braun-Blanquet ayudaría a clasificar la vegetación en los trópicos, pero sin llegar a conferirle la validéz exclusiva en esos estudios, por el simple hecho que las unidades no sólo se describen florísticamente, sino también a través de biotipos (Vareschi 1966, 1968, 1992). En su obra, no menciona los conceptos individualista y de comunidad, ni los atributos propuestos por la escuela de ecología de Wisconsin, ni el concepto de saturación, el proceso determinístico y la teoría biogeográfica de islas. Sin embargo, hizo énfasis sobre la idea de que en la vegetación de los trópicos deben estudiarse en detalle los dos grandes grupos característicos: los elementales (rasgos que caracterizan la planta individual) y los colectivos (características comunes) o agrupaciones de plantas, de convivencia casual, o de verdaderas comunidades o sociedades vegetales (en el sentido de Braun-Blanquet). Vareschi resaltó que no se trata de decidirse por una metodología o teoría en particular; lo importante es utilizar un procedimiento que permita obtener la mayor cantidad de datos medibles y calculables, para así contar con la posibilidad de transmitir en forma simple y nítida lo observado a otros investigadores que no han estado en los lugares estudiados, a

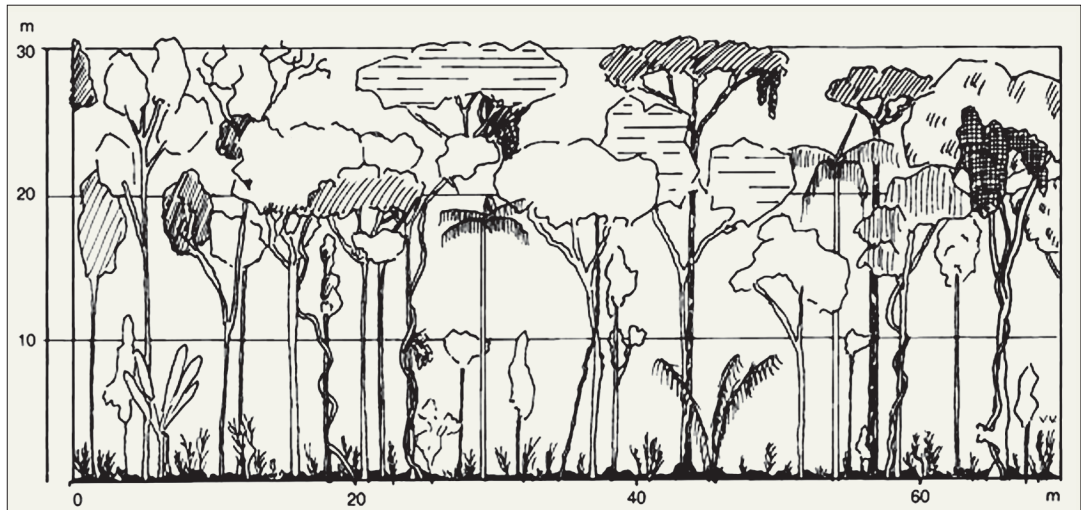


Figura 1. Perfil de la selva alisia húmeda del río Caura, estado Bolívar, Venezuela (Vareschi 1992).

través de la presentación del trabajo de campo por intermedio de la descripción y el dibujo (Vareschi 1992). Para lograr esto, propuso estudiar la vegetación a través de una mezcla de métodos, a los que llamó «registros florístico y fisionómico de la vegetación». Esta combinación calculará los atributos que determine el investigador de acuerdo a sus objetivos, y se apoya en perfiles de vegetación a escala. La técnica de los perfiles fue diseñada por Davis & Richards (1933, 1934), autores que la aplicaron por primera vez en Guyana. El método permite obtener las medidas precisas de la posición, altura, profundidad de la copa y diámetros de todos individuos en un transecto de 50 x 5 m. Para fortalecer este aspecto, Vareschi estableció en la década de los años 50 los perfiles esquemáticos a través de una transecta, la cual es un corte vertical de la vegetación de 30-100 m de largo, sin estimar el ancho, en la cual se dibuja cada individuo lo más exacto posible, para que pueda ser identificado (Figura 1).

Paralelamente, Vareschi señaló que en muchos de los casos los estudios en ecología tropical experimentaban malas interpretaciones, debido a dos causas. La primera, la llamó el «fenomenalismo», o el reconocimiento *a priori* que la vegetación está exclusivamente condicionada por una o pocas variables. Este procedimiento se basa en la doctrina tomista, la cual asume que todo lo que existe en el intelecto proviene de los sentidos, y el conocimiento consiste en una cierta analogía entre el sujeto cognoscente y el objeto conocido (Messer 1927).

Utilizando el fenomenalismo de esta manera, lo que se logra es hacer valer abstracciones de la realidad, que a la larga darán como resultado la destrucción de ésta. Por ello, Vareschi sugirió que los estudios de la naturaleza deben utilizar el criterio Kantiano (doctrina Criticista), propuesta por I. Kant en la publicación *La crítica de la razón pura* en 1781. En esta obra, se presentó una nueva doctrina del conocimiento, la cual postula que los humanos no conocemos las cosas como son en sí (el *nóumeno*), sino como se nos aparecen ante los sentidos (el *fenómeno*). Se parte del hecho que «las cosas en sí no son factibles de ser conocidas», pues sólo podemos conocer «el mundo de los fenómenos», muy diferente del «mundo real». Además, la concepción kantiana parte del criterio que las sensaciones captan solamente un «caos», esto es una «desorganización de impresiones», y la organización de estas impresiones lo realiza la conciencia.

«Pensar es ordenar», y este ordenamiento y elaboración del material sensible se hace con arreglos de la intuición y el entendimiento. Basado en esto, Vareschi propuso que lo más conveniente es observar y registrar exhaustivamente el hallazgo en la naturaleza libre, sin efectuar un examen causal y sencillo. Una vez logrado ésto, buscar su condicional entre las características que se encuentran en el lugar de la observación (hábitat).

La otra causa que ha limitado la capacidad de comparar efectivamente la vegetación de diferentes áreas es la gran diversidad de especies en los trópicos, y la importancia en la exactitud de las listas de los nombres científicos de las especies, elaboradas por los botánicos taxónomos. Vareschi llamó a esto, el fenómeno del «taxonomismo», el cual convirtió en norma que en los estudios de análisis de vegetación las listas deben ser imprescindibles. Esto le dio una suntuosidad taxonómica al análisis de vegetación, que a través del tiempo, se transformó en una expresión de vanidad erudita, más que un apoyo a los ecólogos de campo (Vareschi 1968, 1992). Al respecto, J. P. Veillon expresó que a pesar de la búsqueda de los nombres científicos correctos y actualizados de las especies a través de numerosas revisiones y correcciones, no cabe duda que falta mucho para llegar a listas depuradas de errores. El cambio continuo de los nombres de los taxones por parte de los especialistas, la determinación aproximada (por la excusa de la ausencia de flores, frutos o flores y frutos) o sencillamente errónea, y el afán en descubrir nuevas especies (muchas de las cuales ya han sido descritas), contribuye a complicar más el trabajo de los estudiosos de la vegetación tropical, quienes se esmeran en ampliar el conocimiento florístico de los bosques a través de sus trabajos de campo (Veillon 1986, 1989).

Vareschi también señalaba que dentro del mismo círculo de problemas del fenomenalismo y taxonomismo, se encuentra la discrepancia en determinar una medida universal de área que permita capturar la mayor diversidad posible y a la vez hacer comparaciones efectivas entre regiones. Por lo general, los estudios varían en el tamaño, forma de la muestra y en el diámetro mínimo. Una vez delimitada un área (parcela o transecto), se procede a medir cada individuo. Este procedimiento está basado en la idea que un cuadrado es la forma indicada para realizar estudios de vegetación, y se apoya en los conceptos de área mínima y la curva especies-área (Cain, 1938). Sin embargo, Clapham (1932) observó que los individuos no se encuentran distribuidos al azar, por lo tanto, el tamaño de las parcelas determina la diversificación de los datos, y sugirió que utilizando transectos rectangulares la variancia es menor que en un cuadrado.

A. Gentry y R. Condit y sus colaboradores fueron los encargados de resolver las inquietudes expuestas por Vareschi y otros ecólogos de la época. El primero, fundamentado en las ideas iniciales de muestreos rápidos (Whittaker 1960), estableció un método llamado *exploded quadrat*, el cual consiste en establecer diez transectas continuas de 2 x 50 m (Gentry 1982ab). Esta técnica ha sido ampliamente reconocida por maximizar los estimados de diversidad, comparado con las parcelas que son más anchas o circulares en forma (Condit *et al.* 1998, 2002, 2004). El atractivo de este método es la rapidez de obtener datos en el campo y la capacidad de comparar diversidad entre sitios diferentes, según una variedad de criterios (grupos taxonómicos, forma de vida y hábitats). La propuesta de Gentry ayudó a determinar cuáles factores ecológicos estaban correlacionados con la alta diversidad de especies. En conjunto con la información de parcelas de una hectárea, comprobó que los bosques más diversos del planeta están ubicados en la región de la Amazonia noroccidental (Gentry 1988ab). Este autor concluye que la diversidad aumenta con la cantidad y equitabilidad de la precipitación, y en menor grado con la fertilidad del suelo. A la vez, introdujo el concepto del nicho a nivel de familia, según

el que cada región poseía un número de familias características (Gentry 1982a, 1988a, 1992). Actualmente, los transectos de 0,10 ha de Gentry constituyen la técnica más utilizada en el mundo. Con este método se han realizado muestreos de vegetación en más de 50 países. Esta información se encuentra a la disposición de la comunidad científica en Phillips & Miller (2002) y en la base de datos de la página de internet del Jardín Botánico de Missouri.

Condit *et al.* (1996, 2004, 2005), utilizando la base de datos más grande disponible hasta la fecha en bosques tropicales (tres parcelas de 50 hectáreas, midiendo cada individuo ≥ 1 cm dap), señalaron que el número de especies en un área determinada depende del número de individuos muestreados (relación lineal entre abundancia y diversidad). Los hábitats con un mayor número de individuos pueden tener más especies que aquellos con número menor de individuos. Una muestra con menor número de especies en la misma clase de diámetro puede ser en realidad más diversa que una parcela con mayor número de especies (Condit *et al.* 2002). Este hallazgo permite comparar diversidad alfa entre áreas de muestreo de diferente tamaño, utilizando solamente el número de individuos. Para esto, se utiliza el índice de diversidad alfa de Fisher, el cual fue señalado por Condit *et al.* (1998) como la medida de diversidad más precisa para muestras con números pequeños de individuos. Estos trabajos demostraron que las especies se acumulan en una forma sencilla y predecible en función al número de individuos, y no como una aplicación del área. En una parcela, las especies de árboles de mayor diámetro se acumulan más lentamente que las de árboles más pequeños, por esto, no se pueden comparar clases de diámetros diferentes basándose en el área solamente (curva especies/área).

Con los hallazgos mencionados y la acumulación cada vez mayor de datos, los conceptos de diversidad alfa (local), beta (tasa de recambio de especies entre áreas locales) y diversidad gamma (diversidad global en una región en particular) postulados por Whittaker (1972) tomaron más auge. Especialmente, lo referente a la diversidad beta (los aspectos de escala y heterogeneidad de hábitat mencionados por Vareschi), fueron ampliamente utilizados para establecer conclusiones acerca de la gran cantidad de especies y cómo éstas se distribuyen en los bosques tropicales. La cantidad de información fue tan considerable, que se requirió el uso de técnicas de ordenación (DCA y CCA) y clasificación (TWINSPAN) que ayudaran a distinguir patrones de distribución de especies y determinar comunidades que se entremezclaban entre sí en regiones con diferencias edáficas y geomorfológicas locales.

Aspectos generales de la estructura y composición florística de los bosques húmedos de Venezuela

Vareschi siempre demostró un interés personal en fomentar los estudios de clasificación de los bosques húmedos tropicales. En sus estudios comprobó que los tipos de selvas en el Neotrópico son muy diferentes a los del paleotrópico, y que en Venezuela no existen selvas pluviales del tipo paleotropical (Vareschi 1968). Sin embargo, Vareschi reconoció que en Venezuela (donde la diversidad fisiográfica y biológica es tan alta), es un reto unificar la información de los bosques húmedos de todos los ecosistemas presentes. Señaló que la labor se dificulta más por la cantidad de nombres que se le han asignado a esta zona de vida en los diferentes mapas de vegetación elaborados para el país, a la mezcla de los datos ecológicos con los florísticos, y a la confusión que se genera al com-

binar los conceptos de índices climáticos con los tipos de vegetación en un mismo mapa (Vareschi 1968). Expresaba además, que era insólito que el «que poseía la lista de especies de un lugar en particular, estaba en poder de los rasgos absolutos de la comunidad vegetal, y la podía fijar científicamente para siempre» (Vareschi 1968).

Pittier preparó el primer mapa de vegetación para Venezuela, basándose en la información de A. Codazzi, A. Ernst, L. Alvarado y de sus propias observaciones (Pittier 1920). Esta información se consolidó con los mapas de vegetación de Hueck (1960), la publicación del primer Atlas forestal de Venezuela en 1961, los mapas de Ewel & Madrid (1968), Ewel *et al.* (1976) y las numerosas exploraciones botánicas realizadas por J. Steyermark, L. Aristeguieta, B. Trujillo y F. Tamayo. A través de estos trabajos de campo y la información cartográfica, se reconoció que el país poseía una de las provincias florísticas más importantes del mundo, con una flora muy rica en especies y endemismos (Steyermark 1977, 1979, 1982). Con la fundación de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de los Andes en 1948, la información acerca de los bosques comenzó a analizarse a través del estudio de parcelas permanentes en diferentes regiones del país, las cuales fueron instaladas por J. P. Veillon a partir de 1953 (Veillon 1985, 1989). Estos estudios permitieron conocer la composición florística, estructura, dinámica y crecimiento de la masa forestal de los principales tipos de bosques venezolanos. Posteriormente, en el mapa de vegetación de Venezuela de Huber y Alarcón (1988), se consideraron criterios florísticos, fitogeográficos y fisiográficos, representando un esfuerzo en explicar de manera sencilla la gran variedad de comunidades vegetales presentes en Venezuela. En 1989, Veillon elaboró un mapa de vegetación modificando el sistema de zonas de vida propuesto por L. Holdridge, destacando que aparte de la temperatura y la precipitación medial anual, también se debe incluir en el análisis el número de meses áridos anualmente (duración del período seco), aspecto que también había sido señalado con anterioridad por Vareschi (Vareschi 1968, 1992) y Walter & Medina (1971). Actualmente, la información acerca de la extensión del período seco es una de las principales variables utilizadas para ubicar regiones con alta densidad y diversidad vegetal en el Neotrópico (ter Steege *et al.* 2003, 2006). A lo largo de las últimas décadas, la información acerca del conocimiento florístico y el estado actual de conservación de los bosques venezolanos se ha venido actualizando, poniendo de manifiesto que la vegetación boscosa ha sido modificada drásticamente, a tal punto que tiene que ser un tema de importancia a nivel político y social, especialmente a través del aprovechamiento de la biodiversidad en un futuro inmediato.

En la presente contribución, la información se ordenó en dos grandes unidades, los bosques al norte-oeste del río Orinoco y los bosques de la Guayana venezolana, región que a su vez se subdividió en bosques de los estados Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro, respectivamente (Figura 2).

Bosques al noroeste del río Orinoco

Los bosques situados al noroeste del río Orinoco los conforman tres subregiones: la depresión del lago de Maracaibo, los Llanos (incluye los piedemontes de los estados Táchira, Mérida, Barinas y la planicie cenagosa al noreste del estado Monagas) y las planicies y piedemontes al este de la porción central de la cordillera de la Costa.

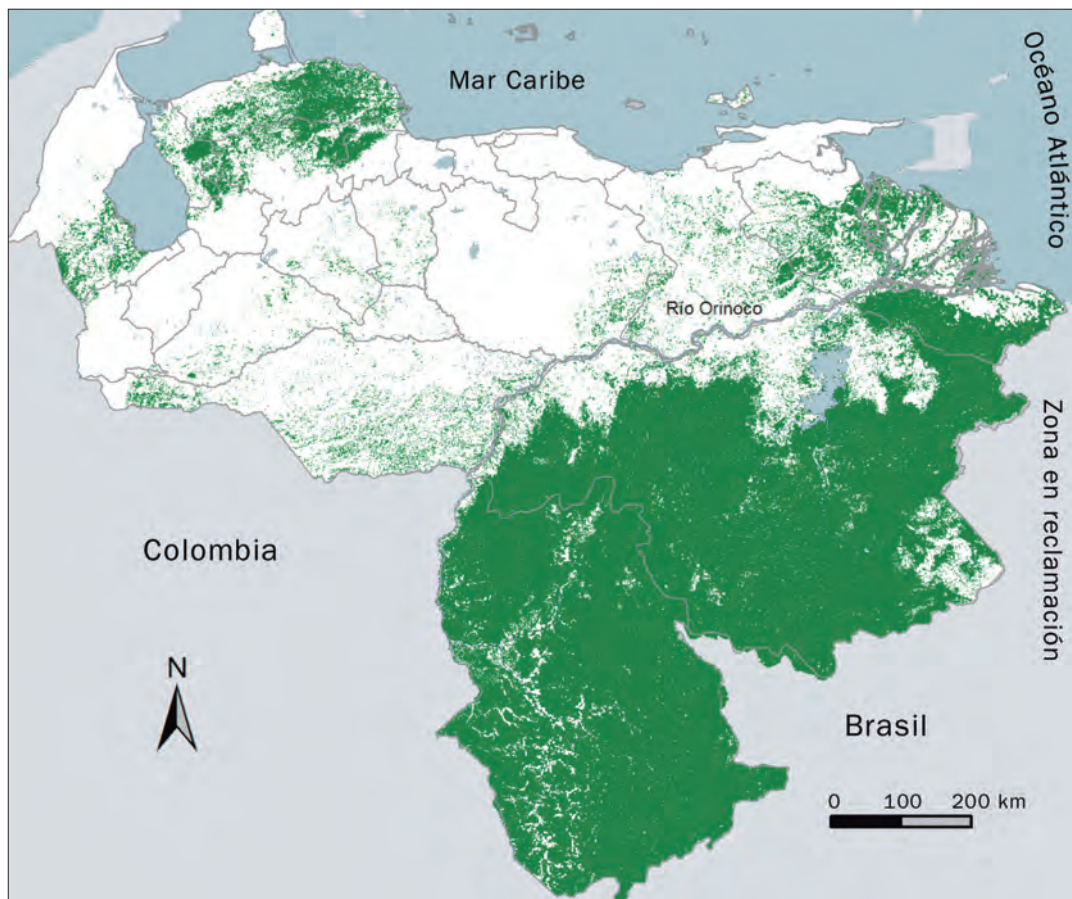


Figura 2. Mapa de vegetación de Venezuela resaltando las regiones de bosques húmedos (Elaborado por Pacheco et al. 2011).

Este sector también incluye las planicies y colinas con pendientes suaves, ubicadas en el piedemonte de las cordilleras de los Andes y la Costa, respectivamente.

Esta región actualmente está compuesta por fragmentos del bosque original y por numerosos sectores con bosques secundarios («bosques noveles»), producto de la deforestación para incrementar la producción agrícola, pecuaria y la explotación de maderas (Veillon 1976; Aymard 2005, 2011; Pacheco et al. 2011; Centeno 2012).

La depresión del lago de Maracaibo

La depresión del lago de Maracaibo está conformada por llanuras coluvio-aluviales, disectadas por los cursos de los ríos provenientes de las cordilleras de Perijá y los Andes, situados al suroeste del estado Zulia y noreste del estado Mérida; también incluye áreas de piedemonte al noroeste del estado Mérida (suroeste del lago de Maracaibo y cuenca del río Onía) y las tierras bajas al sureste de la cordillera de Perijá.

La vegetación de este sector estuvo cubierta por extensos bosques, con una importante diversidad de árboles de excepcional altura. Estos bosques poseían individuos emergentes de hasta 50 m de altura, en los que destacan: *Pterygota colombiana* (Cajeto), *Acosmium panamensis* (Vera de agua), *Terminalia amazonia* (Guayabón), *Sterculia steyermarkii* (Veletero), *Helicostylis tomentosa* (Charo peludo) en los sectores de La Fría y El

Vigía; *Cariniana pyriformis* (Bacú), *Astronium ulei* (Gateado) y *Aspidosperma polyneuron* (Carreto) en la región de Machiques, estado Zulia. Steyermark (1977, 1979, 1982) destacó que este amplio sector de tierras bajas posee una gran diversidad florística; lo denominó «Refugio Catatumbo», el cual lo componen una mezcla de elementos florísticos de amplia distribución neotropical, endémicos, mezclados con taxones de la flora Amazónica y de las tierras bajas de la Guayana venezolana. Sin embargo, la vegetación original ha sido eliminada en los últimos 50 años, aunque la región posee varias reservas de fauna (Ciénagas de Juan Manuel de Aguas blancas y Aguas negras). Existe la urgente necesidad de realizar estudios en detalle para preservar las pequeñas áreas de bosques remanentes, que todavía existen en los terrenos de propiedad privada.

Los Llanos de Venezuela

Actualmente, son muy escasos los bosques húmedos no intervenidos en la región de los Llanos venezolanos. En el sector de los Llanos Occidentales los bosques han venido desapareciendo rápidamente, producto de explotaciones madereras asociadas a procesos de invasión, quema y destrucción para fines agropecuarios (Pacheco-Angulo *et al.* 2011; Centeno 2012). Los escasos restos de bosques húmedos que aún persisten en la región se encuentran en las reservas forestales de Ticoporo, Caparo, San Camilo, y en las áreas adyacentes a esta última reserva (aproximadamente 15.000 ha), así como también en los remanentes de bosques de galería de los numerosos ríos que atraviesan la región (desde el río Sarare, estado Apure, hasta el río Cojedes, estado Cojedes). En el atlas de vegetación de Venezuela (MARNR 1985; Ara & Arends, 1985; Aymard 2011) se clasificaron estas comunidades como transiciones de bosques siempreverdes a brevidecuidos y deciduos, de altos a medios y de densidad media a densa. De acuerdo a inventarios forestales con fines de manejo silvicultural (Finol 1971, 1980), los bosques de Ticoporo o Selvas de Anaro, representan una transición de bosques deciduos a siempreverdes.

La vegetación boscosa de la Reserva Forestal de Caparo está representada por un amplio mosaico de tipos de bosques, que van desde los bosques altos siempreverdes a los medianos deciduos, y transiciones entre éstos. Entre las formaciones más características de esta área, se encuentran los bosques en banco dominados por *Pachira quinata* (Saqi-Saqi) y los bosques de bajío dominados por *Trichanthera gigantea* (Yatago).

Los bosques de la Reserva Forestal de San Camilo, situada al oeste del estado Apure, no han sido estudiados cuantitativamente. A finales de los años 70, la región poseía extensiones importantes de bosques siempreverdes altos en su estado original. Steyermark (1977, 1979, 1982), a través de colecciones botánicas intensivas observó que la vegetación de esta parte del país era muy diferente a otras de los Llanos. Las denominó Refugios de Ayari y San Camilo, y destacó que la región es más diversa que Caparo y Ticoporo. Entre su rica flora se han registrado hasta el presente varias especies endémicas y numerosos taxones de afinidad florística con la Guayana y la cuenca Amazónica. Al sureste de Sta. Bárbara de Barinas, Abejales, Sta. María de Caparo, a lo largo de la carretera La Pedrera-El Nula y en la región de Lipa (al sur del río Arauca), en el departamento Arauca en Colombia, todavía se encuentran remanentes de bosques con las mismas características a los de San Camilo. Esta región, en conjunto con la del sur del Lago, quizás representen las únicas selvas pluviales al norte del Orinoco, sobre las que Vareschi hizo tanto énfasis en sus trabajos y publicaciones.

Al sur del río Arauca, y hasta el río Meta, el panorama cambia drásticamente. Las sabanas son más amplias, el paisaje se encuentra sobre planicies eólicas limosas, compuesto por médanos y la vegetación en este sector se compone de bosques de galería y extensos morichales. De acuerdo con Schargel & Aymard (1993), los bosques de galería de la región comprendida entre los ríos Capanaparo y Cinaruco-Riecito, están compuestos por comunidades boscosas brevidecíduas a siempreverdes de mediana a baja altura, las cuales están dominadas por especies de afinidad amazónica.

En el sector de los Llanos Centrales bajos la vegetación húmeda es muy escasa; está compuesta por bosques de galería en los principales ríos que drenan al Orinoco y por una amplia gama de bosques inundables, situados en la margen izquierda del río Orinoco (Colonnello 1990). Estas asociaciones vegetales están condicionadas por factores de sedimentación y nutrientes, generando un interesante mosaico de bosques inundables. Entre los bosques de rebalse sobre aguas blancas (*Várzea*) más característicos de esta región se encuentran los Caramacatales, que representan comunidades dominadas por *Piranhea trifoliata* (Caramate negro), *Homalium racemosum* (Caramate blanco) y *Symmeria paniculata* (Chaparro de Agua).

La vegetación boscosa húmeda en los Llanos Orientales está constituida por bosques y morichales, situados en las terrazas y vegas de los valles de los principales ríos de la región, y por los extensos bosques de rebalse a lo largo del río Orinoco. González (1987) diferencia dos tipos de comunidades boscosas para la región: los bosques siempreverdes sobre terrazas en suelos bien drenados, dominados por Curruca (*Protium heptaphyllum*), y la asociación de morichales y bosques medios presentes en las vegas inundables.

Bosques de la región central y este

Al sureste del estado Miranda se encuentra una asociación edáfica fértil, con bosques primarios que fueron sistemáticamente sustituidos por plantaciones de cacao. Actualmente, se encuentran remanentes de bosques sobre terrazas en los alrededores de la Laguna de Tacarigua (González 2003). Este autor los clasificó como asociaciones húmedas, en las que destacan los bosques sobre la planicie costera antigua, los bosques en la planicie fluvial dominados por *Erythrina fusca* y *Tabebuia rosea*, y los bosques sobre la planicie aluvial codominados por *Triplaris caracasana* y *Roystonea oleracea*.

Al noreste del estado Monagas, en la planicie cenagosa del río Guarapiche, todavía existen fragmentos de bosques siempreverdes, los cuales alcanzan alturas entre 25 y 35 m, con especies arbóreas con afinidad florística de la provincia Imataca (ejemplos, *Chaetocarpus schomburgkianus*, *Caraipa richardiana*).

Bosques de la Guayana y Amazonia venezolana

Los bosques húmedos de tierras bajas de la Guayana venezolana cubren miles de hectáreas a lo largo de las planicies de las cuencas bajas y medias de los principales ríos de la región (p. ej. Caura, Caroní, Orinoco, Paragua, Ventuari), la tierra firme y el piedemonte de las serranías del Escudo Guayanés (Huber 1995). Muchas de estas áreas se consideran relativamente prístinas y la vegetación boscosa es más hetero-

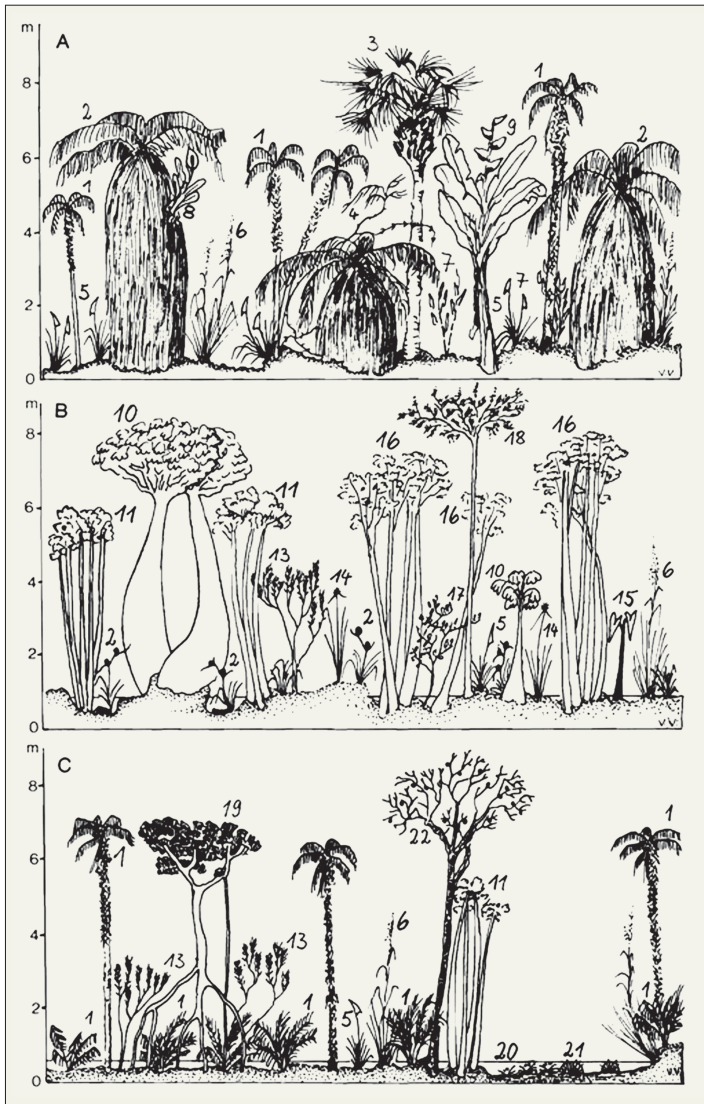


Figura 3. Tres bisectrices de la selva de aguas negras, Caño Monomi, estado Amazonas, Venezuela (Vareschi, 1992).

génea y diversa de lo que se pensaba, por lo cual se debería dar prioridad a su estudio y conservación, en virtud de que todavía existen vacíos de información florística y de estructura de la masa boscosa. Actualmente, la región enfrenta graves problemas por degradación ambiental, como resultado de la tala descontrolada para la implementación de agricultura de subsistencia, explotación de maderas, productos no maderables (fibras, cuerdas, raíces, cortezas, etc.) y de la minería de oro y diamantes.

Estado Amazonas

Los bosques húmedos de tierras bajas situados en el estado Amazonas actualmente cubren más del 50 % de esta entidad y poseen una parte importante de la diversidad vegetal del país (Huber 2001; Aymard *et al.* 2009). La región presenta unidades de vegetación únicas (ej. bosques de Caatinga Amazónica, bosques mixtos, bosques dominados por pocas especies y bosques densos bajos dominados por especies con maderas livianas o boyales).

Catalán (1982) realizó un inventario forestal en los alrededores de Puerto Ayacucho (sectores Limón de Parhueña, Galipero y Gavilán), y utilizando la información de cuatro hectáreas, clasificó los bosques de medio-alto y medio-denso, dominados por *Erismia uncinatum* (Salado) y *Copaifera camibar* (Aceite).

En la región del río Sipapo y sus afluentes, la vegetación ha sido estudiada en los últimos 30 años por numerosos investigadores. Entre los más importantes están los inventarios forestales de Catalán (1982) y los inventarios de Camaripano-Venero & Castillo (2003) y Avendaño y Castillo (2006), los cuales produjeron dos catálogos de la vegetación del bosque estacionalmente inundable. Los bosques del bajo río Cuao han sido estudiados por Guevara *et al.* (2009), autores que registraron a las familias *Arecaceae*, *Fabaceae*, *Euphorbiaceae*, *Mimosaceae*, *Rubiaceae*, *Burseraceae* y *Annonaceae*, como florísticamente dominantes de este sector.



Figura 4. Perfil esquematizado de la selva alisia del alto río Ventuari, estado Amazonas, Venezuela (Vareschi 1968).

Atabapo se encuentran bosques medios de *terra firme* y bosques bajos de rebalse sobre sistemas de aguas negras (Igapó). Asociados con los bosques de rebalse, se encuentran extensas colonias de arbolitos de madera muy liviana, denominados boyales (Vareschi 1959, 1963, 1966). Estas comunidades están compuestas por numerosos individuos de *Malouetia glandulifera*, *M. tamaquarina*, *Molongun laxum* y *Heteropetalum brasiliense*, los cuales fueron dibujados por primera vez por Vareschi (1992) (Figura 3).

Las cuencas de los ríos Manapiare y Ventuari han sido recolectadas botánicamente, sin embargo, la información en detalle acerca de la composición florística y estructural de sus bosques es escasa. Vareschi elaboró un perfil de vegetación en bosques del río Ventuari (Figura 4), en el cual muestra la gran heterogenidad de biotipos que se encuentran en estas comunidades (Vareschi 1968). Posteriormente, Aymard *et al.* (2005, 2009) estudiaron los bosques de *terra firme* del río Ventuari, desde su desembocadura hasta el Cerro Moriche, y encontraron cuatro comunidades boscosas bien definidas: 1. bosques bajos a medios, ralos, sobre la llanura aluvial en inceptisoles y ultisoles dominados por *Actinostemon amazonicus*, *Peltogyne paniculata*, *Gustavia acuminata* y *Sagotia racemosa*; 2. bosques de mediana altura, muy intervenidos sobre entisoles en sedimen-

Desde la desembocadura del río Atabapo en el Orinoco hacia el sur y al este, hasta llegar al piedemonte del gran basamento ígneo-metamórfico del Escudo de Guayana, se encuentra una amplia región conformada por llanuras aluviales, deposicionales y de erosión, con vegetación muy diversa, compuesta por extensos bosques con tres estratos bien definidos y numerosos individuos de palmas de los géneros *Attalea*, *Euterpe*, *Oenocarpus* y *Manicaria*. Esta región es conocida como la peniplanicie del Ventuari-Casiquire. El grado del conocimiento florístico de esta área todavía es incompleto, sin embargo, información disponible (Aymard *et al.* 1989) indica que en el interfluvio Orinoco-

tos eólicos sobre lomas dominados por *Attalea maripa*, *Gutteria ovalifolia* y *Simarouba amara*; 3. bosques altos, en ultisoles asociados con afloramientos de gneis dominados por *Chaetocarpus schomburgkianus*, *Ruizterania retusa* y *Couma utilis*; y 4. bosques mixtos de mediana altura en entisoles e histosoles asociados con afloramientos de arenisca y en inceptisoles sobre meta-arenisca, al pie de las vertientes dominados por *Oenocarpus bacaba*, *Rudgea* sp nov., *Qualea paraensis* y *Bocageopsis multiflora*.

Al sur de las confluencias de los ríos Guasacavi, Temi y Atacavi, se encuentra la región de Maroa-Yavita. Esta área, también conocida con el nombre de Istmo de Pimichín, representa fisiográficamente una estrecha banda de tierra que separa los tributarios de las dos cuencas más importantes del norte de Sudamérica (Río Negro/Amazonas y río Orinoco). La región posee un mosaico de bosques con una gran variedad florística y estructural. Entre las comunidades vegetales más importantes, se encuentran los bosques con árboles emergentes con diámetros mayores de 40 cm. Por lo general, una gran parte de los bosques de la región Maroa-Yavita se encuentran sobre suelos ultisoles y spodosoles dominados por *Erismia japura* (Jabúa).

La vegetación de las grandes peniplanicies del Canal Casiquiare y el bajo río Guainía posee comunidades boscosas, compuestas por una gran variedad de bosques inundables y de tierra firme. En la planicie aluvial del Casiquiare medio, se encuentran bosques dominados por *Leopoldinia piassaba*, *Manilkara huberi*, *Alchornea discolor*, *Euterpe catinga* var. *catanga* y *Eschweilera parvifolia*. En los sectores del Casiquiare medio y alto, se han registrado comunidades sobre suelos spodosoles, ultisoles y oxisoles con drenaje pobre, las cuales conforman un amplio mosaico de bosques, que se caracterizan por presentar una gran diversidad de especies arbóreas, palmas, y densas colonias de la hierba gigante *Phenakospermum guyannense*.

Hasta el presente, la información cuantitativa acerca de las comunidades boscosas de la región del alto río Orinoco es limitada. Sólo se conocen los datos de las colecciones y observaciones de Steyermark en las cabeceras del río Matacuni y río Putaco, y los de Coomes (1997), quien describió bosques entre 18 y 28 m de altura, 4 km al oeste de La Esmeralda, con presencia de *Caryocar glabrum*, *Humiria balsamifera*, *Oenocarpus bataua*, *Micropholis guianensis* y *Protium crassipetalum*. Además, Aymard (2000) estudió la composición florística de tres tipos de bosques de tierra firme situados aproximadamente 35 km al NO de La Esmeralda. Estos bosques se encuentran sobre lomeríos y se clasificaron de la siguiente manera: 1. bosques medios con dominancia de *Mouriri collocarpa*, *Oenocarpus bataua* y *Virola elongata*; 2. bosques altos con dominancia de *Clathrotropis glaucophylla*, *Protium trifoliolatum* y *Osteophloeum platyspermum*; y 3. bosques sobre afloramientos graníticos con dominancia de *Virola sebifera*, *Eschweilera subglandulosa*, *Protium macrospermum* y *Qualea paraensis*.

Al sur del estado Amazonas, en la cuenca alta del Río Negro, se encuentra una extensa región que contiene asociaciones vegetales únicas, en las que destacan las asociaciones de arbustales y bosques bajos llamados *banas* (Klinge & Cuevas 2000), la Caatinga Amazónica (Medina & Cuevas 1989; 2011) y los boyales o bosques pantanosos dominados por especies arbóreas de madera muy liviana de las familias Annonaceae y Apocynaceae, previamente descritos por Vareschi en la década de los 60. Desde 1974 hasta el presente, las comunidades vegetales del sector de San Carlos de Río Negro han sido estudiadas a nivel de su ecología forestal, disponibilidad de agua y acumulación de nutrientes en los suelos, ciclo de nutrientes en la

biomasa, productividad y ecofisiología. Información en detalle de las actividades y resultados de este proyecto, que estudió los factores que permiten el mantenimiento de los bosques amazónicos sobre suelos extremadamente pobres en nutrientes, se encuentran en Medina (2000), Herrera (2000) y Herrera & Chen (2000). En general, las comunidades boscosas en el sector están conformadas por los bosques de *Eperua purpurea* (bosques de Yévaro), situados en lomas sobre suelos ultisoles y spodosoles con drenaje pobre hasta imperfecto, mezclados por bosques mixtos, caracterizados por individuos con alturas no mayores a 35 m (Dezzeo *et al.* 2000; Aymard *et al.* 2009).

Estados Bolívar y Delta Amacuro

La región de tierras bajas en los estados Bolívar y Delta Amacuro, incluyendo el sector noroccidental del Escudo Guayanés, está separada del norte del país por el río Orinoco. La región la componen las cuencas de los ríos Caroní, Caura, Paragua, Cuyuní, el sector de Imataca, la Altiplanicie de Nuria, y otras cuencas como la de los ríos Grande, Acure, Cuyubini y el delta del Orinoco. La vegetación de bosques húmedos en esta área está compuesta por diferentes tipos de comunidades boscosas, muchas de las cuales han sido estudiadas en los últimos 40 años.

De acuerdo con González (2011), la región del Delta superior presenta una variada y diversa cubierta vegetal, en la cual no existe influencia de salinidad. La estructura y composición florística de sus comunidades está regulada por la interacción de los pulsos periódicos de nutrientes, y por los sedimentos fluviales aportados por el desborde de los tributarios del Orinoco durante la época de lluvia, en combinación con gradientes horizontales. Son comunes de estos ambientes las comunidades de *Erythrina fusca*, *Macrobium acaciifolium* y *Symmeria paniculata*.

Con la finalidad de elaborar un plan para el desarrollo de la silvicultura y las industrias forestales en Venezuela, durante los años 1963 hasta 1967, se llevó a cabo un detallado inventario forestal e investigación dendrológica en el sector de la Reserva Forestal de Imataca, al sur del estado Delta Amacuro y noreste del estado Bolívar (FAO, 1970). Los resultados del estudio forestal determinaron el potencial maderero de la reserva, y a su vez se observó que el área posee una gran variedad de comunidades boscosas y numerosas especies endémicas. Estas características catalogaron la región como una provincia florística muy bien definida, la cual se denominó Provincia Imataca (Prance 1994; Steyermark 1982; Mori 1991; Huber 1994). Al norte de la reserva, en la región de Río Grande, se encuentran bosques altos, no inundables, dominados por *Licania densiflora*, *Eschweilera decolorans*, *Alexa imperatricis*, *Mora excelsa* y *Gustavia poeppigiana* (Steyermark 1968; Veillon *et al.* 1976). Al sur de la reserva, en la región del Dorado, Vareschi realizó un estudio detallado de un bosque de este sector (Figura 5), el cual no ha sido citado por los numerosos autores que han publicado trabajos en esta región de la Guayana venezolana.

Cuenca del río Caura

Las penillanuras del río Caura se encuentran ubicadas en el centro del estado Bolívar, región ampliamente conocida por sus bosques ricos en Sarrapia (*Dipteryx punctata*), denominados Sarrapiales (Williams 1942), los cuales se desarrollan en las



Figura 5. Perfil esquematizado de una selva pluvial estacional de El Dorado, estado Bolívar, Venezuela (Vareschi 1992).

altiplanicies sobre suelos sin problemas de drenaje superficial. Este sector fue estudiado también por Vareschi en la década de los 60 (Vareschi 1992). En los últimos 20 años, los bosques ribereños y de tierra firme de este sector han sido muy estudiados. Hasta el presente, es la región de la Guayana venezolana con la mayor cantidad de estudios acerca de su composición florística, estructura y usos de las plantas (Marín & Chaviel 1996; Aymard *et al.* 1997; Salas *et al.* 1997; Castellanos 1998; Knab-Vispo *et al.* 2003; Rosales *et al.* 2001). Ninguno de estos trabajos cita la información generada por Vareschi para este sector (Figura 1).

En el piedemonte de la vertiente noroccidental de la sierra de Maigualida, Zent & Zent (2004) establecieron cuatro parcelas de 1 ha, y midieron todos los individuos mayores de 10 cm DAP. En el caño Iguana registraron 133 especies, en el caño Majagua 182 especies y en el caño Mosquito 187; en el estado Bolívar reportaron 191 especies en el caño Kayamá en el medio río Cuchivero. Los tres últimos registros representan la mayor diversidad medida en bosques en Venezuela.

Las penillanuras de las cuencas baja y media del río Paragua están cubiertas por una extensa área de bosques mixtos, pantanosos, dominados por palmas. Al este de la meseta de Guaiquinima se ha registrado una gran extensión de selvas de bejucos (Hernández & Demartino 2003). La composición florística de estas comunidades es muy variable, y la información disponible indica que especies arbóreas comunes en esta área son *Licania alba*, *Erisma uncinatum*, *Handroanthus capitatus*, *H. impetiginosus*, *Aspidosperma oblongum*, *Drypetes variabilis*, *Trichilia mazanensis*, *Anacardium giganteum*, *Erythroxylum kapplerianum*, *Tachigali chrysohylla*, *Elaeodendron xylocarpum* y *Pouteria egregia* (CVG-IPETO, 1976; Aymard, datos no publicados). Destaca la presencia de *Chloroleucum eurycyclum* («Quiabracho montañero»), una especie endémica de Mimosaceae, solo conocida de la porción norte de la Reserva La Paragua.

Consideraciones finales

Actualmente, la mayor parte de las regiones de piedemonte de las cordilleras de Perijá, los Andes y la Costa se encuentran muy deforestadas, al igual que los bosques húmedos al norte del río Orinoco y los brevidecidos de los Llanos, que cubrían *ca.* 30 % de esta parte del país. En estas áreas existían hace cinco décadas más de tres millones de hectáreas de bosque, las cuales han sido destruidas de forma sostenida y sin control (Hamilton *et al.* 1976; Steyermark 1977; Veillón 1976, 1986, 1989). Cifras recientes registran la pérdida de 288.000 ha de bosques en los últimos cinco años (Centeno 2012). Al presente, sólo persisten pequeños fragmentos de la superficie forestal original. Estos relictos tienen como característica el ensamblaje de comunidades compuestas de las especies de los bosques originales con especies pioneras o secundarias. Este tipo de vegetación ha sido llamada «bosque novel» (Lugo 2009), y posiblemente ayudará en la supervivencia de muchos taxones del bosque original.

Los bosques noveles representan el resultado de los cambios ecológicos y evolutivos, inducidos por la transformación de la vegetación original. La ocurrencia de estas nuevas comunidades es considerada una respuesta natural a los efectos de la deforestación, modificación y degradación del bosque original y su posterior abandono.

Los bosques de la Amazonia y de la Guayana venezolana cubren cerca de 300.000 km². Aunque es el área mejor conservada en el país, actualmente algunos sectores al sur del río Orinoco presentan intervención de su masa boscosa natural. El sector que confronta los mayores problemas de conservación es la Reserva Forestal de Imataca, producto de la degradación ambiental por parte de la minería y una extrema actividad forestal. Existe una preocupación nacional e internacional por el uso que se le quiere dar a esta región, en virtud que los planes de manejo están apoyados en la idea que la explotación de los recursos naturales de Imataca mejorará el nivel de vida de la población local y a la vez impulsará el bienestar económico regional y nacional.

No habrá avances importantes en la conservación de los bosques tropicales si no se conoce la capacidad de regeneración y conservación natural de su biomasa y los diferentes mecanismos que permiten la coexistencia de las especies. Resalta la necesidad de determinar la formación paleo-histórica del paisaje, y cómo se mantiene la alta diversidad en los bosques tropicales. Esta información, en conjunto con los datos de los patrones fitogeográficos, de distribución y número de taxones, la información sobre la estructura (biotipos) y composición florística de las numerosas comunidades boscosas, ayudarán a desarrollar nuevas estrategias de conservación de la diversidad vegetal de los bosques tropicales.

Vareschi también advirtió acerca de esta problemática, con su célebre frase «*Las selvas húmedas tropicales no son renovables*». Recomendó realizar más estudios básicos, con la finalidad de obtener mayor información y así poder relacionar mejor su flora y estructura con las de otras regiones de interés científico, para así preservar áreas representativas de estas comunidades vegetales, a través del concepto moderno del manejo forestal sustentable de uso múltiple de todos los productos generados por los bosques tropicales.

Agradecimientos

El autor agradece a Ernesto Medina y Gustavo Romero, por la lectura del manuscrito original, y a Eliseo Castellano y Otto Huber por la información acerca de V. Vareschi.

Bibliografía

- Ara E & E Arends (1985) Los bosques de Venezuela. En: *Atlas de la vegetación de Venezuela*. Ara E (Ed.). MARNR, Dirección General de Información e Investigación de Ambiente, División de Vegetación. Caracas. Pp. 45-51.
- Avendaño N & A Castillo (2006) Catálogo de las especies arbustivas de los bosques ribereños en el área Cuao-Sipapo-Orinoco medio, municipio Autana. Estado Amazonas. *Acta Botanica Venezuelica* 29:235-256.
- Aymard G (2000) Estructura y composición florística en bosques de tierra firme del alto río Orinoco, sector La Esmeralda, estado Amazonas, Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 23:123-156.
- Aymard G (2005) Bosques de los Llanos de Venezuela: consideraciones generales sobre su estructura y composición florística. En: *Tierras llaneras de Venezuela*. Hétier JM & R López F (Eds.), Serie Suelos y Clima SC-77. IRD-CIDIAT. Mérida, Venezuela. Pp. 19-48.
- Aymard G (2011) Bosques húmedos macrotérmicos de Venezuela. *Biollania* (Edic. Esp.) 10:36-46.
- Aymard G, Stergios B & N Cuello (1989) Informe preliminar sobre la vegetación del interfluvio Orinoco-Atabapo, sector «Los Pozos» (03° 10' N; 67° 17' O). Dpto. Atabapo, T. F. Amazonas, Venezuela. *Informe Técnico Programa de R.N.R. UNELLEZ-Guanare* 15:170-219.
- Aymard G, Elcoro S, Marín E & A Chaviel (1997) Caracterización estructural y florística en bosques de tierra firme de un sector del bajo río Caura. Edo. Bolívar. Venezuela. *Scientia Guaianae* 7:143-169.
- Aymard G, Schargel R, Berry P & B Stergios (2009) Estudio de los suelos y la vegetación (estructura, composición florística y diversidad) en bosques macrotérmicos no-inundables, estado Amazonas Venezuela (aprox. 01° 30' - 05° 55' N; 66° 00' - 67° 50' O). *Biollania* (Edic. Esp.) 9:6-251.
- Aymard G, Schargel R, Berry P, Stergios B & P Marvéz (2005) Estructura, composición florística y suelos en bosques de «tierra firme» del bajo y medio río Ventuari, estado Amazonas, Venezuela. En: Lasso CA, Señaris JC & LE Alonso (Eds.) *Rapid assessment of the biodiversity of the aquatic ecosystems of the Ventuari and its confluence with the Orinoco River, Amazonas State, Venezuela*. RAP Bulletin of Biological Assessment, Conservation International. Washington, DC. Pp. 68-89.
- Beard JS (1946) Los climas de vegetación en la América tropical. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín Universidad de Antioquia* 6(23):225-293.
- Berry P, Huber O & BK Holst (1995) Floristic analysis and phytogeography. En: Berry PE, Holst B & K Yatskievych (Eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana*, Vol. 1 (Introduction). Timber Press. Portland. Pp. 161-192.
- Braun-Blanquet J (1928) Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Springer, Berlín.
- Cain SA (1938) The species-area curve. *American Midland Naturalist* 19:573-581.
- Cajander AK (1909) Über Waldtypen. *Acta Forestalia Fennica* 1:1-175.
- Camaripano-Venero V & A Castillo (2003) Catálogo florístico de espermatófitas del bosque estacionalmente inundable del río Sipapo, estado Amazonas-Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 26:125-230.
- Castellanos H (1998) Floristic composition and structure, tree diversity, and the relationship between florist distribution and soil factors in El Caura forest reserve, southern Vene-

- zuela. En: Dallmaier F & J Comiskey (Eds.) *Forest Biodiversity in North, Central and South America and the Caribbean: Research and Monitoring, Man and the Biosphere*. UNESCO and the Parthenon Publishing Group. Carnforth, Lancashire, UK. Pp. 507-534.
- Catalán A (1982) Estudio fitosociológico del bosque medio denso, sector Puerto Ayacucho, Territorio Federal Amazonas. *Serie Informes Técnicos DGSIIA/IT/83*. MARNR. Caracas.
- Centeno JC (2012) Contradicciones de la Misión Árbol. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, ULA, Mérida. 5 pp.
- Clapham AR (1932) The form of the observational unit in quantitative ecology. *Journal of Ecology* 20:192-197.
- Colonnello G (1990) Elementos fisiográficos y ecológicos de la cuenca del río Orinoco y sus rebalses. *Interciencia* 15(6):476-485.
- Condit R, Hubbell SP, Lafrankie JV, Sukumar R, Manokaran N, Foster RB & PS Ashton (1996) Species-area and species-individual relationships for tropical trees: A comparison of three 50-ha plots. *Journal of Ecology* 84:549-562.
- Condit R, Foster RB, Hubbell SP, Sukumar R, Leigh EG, Manokaran N & S Loo de Lao (1998) Assessing forest diversity from small plots: calibration using species-individual curves from 50 ha plots. En: Dallmeier F & J Comiskey (Eds.) *Memoirs of Measuring and Monitoring Forest Biological Diversity: The International Network of Biodiversity Plots*. Smithsonian Institution/Man the Biosphere Program. Washington, DC. Pp. 247-268.
- Condit R, Pitman N, Leigh Jr EG, Chave J, Terborgh J, Foster R, Núñez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Müller-Landau H, Losos E & S Hubbell (2002) Beta-Diversity in tropical forest trees. *Science* 295:666-669.
- Condit R, Leigh Jr EG, Loo de Lao S & CTFS Working group (2004) Species - Area relationships and diversity measures in the Forest dynamics plots. En: Losos EC & EG Leigh Jr (Eds.) *Forest Diversity and Dynamism: Findings from a Network of Large-scale Tropical Forest Plots*. Chicago University Press, Chicago, Illinois, USA. Pp. 79-89.
- Condit R, Pérez R, Lao S, Aguilar S & S Somoza (2005) Geographic ranges and β -diversity: Discovering how many tree species there are where. *Biologiske Skrifter* 55:57-71.
- Coomes DA (1997) Nutrient status of Amazonian caatinga forests in a seasonally dry area: nutrient fluxes in litter fall and analyses of soils. *Canadian Journal Forest Research* 27:831-839.
- Cottam G (1949) The phytosociology of an oak wood in south-western Wisconsin. *Ecology* 30:271-287.
- Curtis JT (1947) The Palo Verde forest type near Gonivaves, Haiti, and its relation to the surrounding vegetation. *Caribbean Forester* 8:1-26.
- Curtis JT & RP McIntosh (1950) The inter-relations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology* 31:434-455.
- Curtis JT & G Cottam (1962) *Plant Ecology Workbook*. Burgess, Minneapolis, USA.
- CVG-IPETO (1976) Estudio forestal exploratorio de la reserva forestal de La Paragua, Tomos I y II. CVG, Caracas. Pp. 1-130.
- Davis TAW & PW Richards (1933) The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest I. *Journal of Ecology* 21:350-384.
- Davis TAW & PW Richards (1934) The vegetation of Moraballi Creek, British Guiana: an ecological study of a limited area of tropical rain forest II. *Journal of Ecology* 22:106-155.
- Dezseo N, Maquirino P, Berry PE & G Aymard (2000) Principales tipos de bosques en el área de San Carlos de Río Negro, Venezuela. *Scientia Guianae* 11:15-36.

- Du Rietz GE (1931) Life-forms of terrestrial flowering plants. I. *Acta Phytogeographica Suecica* 3:1-95.
- Ewel JJ & A Madriz (1968) *Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico*. 1.^{ra} edición. MAC-FONAIAP, Caracas.
- Ewel JJ, Madriz A & J Tosi Jr. (1976) Zonas de vida de Venezuela. Memoria explicativa sobre el mapa ecológico. 2.^{da} edición. MAC-FONAIAP, Caracas.
- FAO (1970) Estudio de preinversión para el desarrollo forestal de la Guayana Venezolana. FAO/ SF. 82/ VEN 5. Roma, Italia.
- Finol H (1971) Nuevos parámetros a considerarse en el análisis estructural de las selvas vírgenes tropicales. *Revista Forestal Venezolana* 21:29-42.
- Finol H (1980) Estructura y composición de los principales tipos de selvas venezolanas. ULA-Facultad de Ciencias Forestales, Instituto de Silvicultura, Mérida.
- Gentry A (1982a) Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-84.
- Gentry A (1982b) Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climate fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:557-593.
- Gentry A (1988a) Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proceedings National Academy of Sciences* 85:156-159.
- Gentry A (1988b) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.
- Gentry A (1992) Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos* 63:19-28.
- González V (1987) Los morichales de los Llanos orientales (Un enfoque ecológico). Edic. Corpoven. Caracas.
- González V (2003) La vegetación y su dinámica en el tiempo del Parque Nacional Laguna de Tacarigua y áreas adyacentes. Informe de avance Proyecto Fonacit No. S1-2000000627. Caracas.
- González V (2011) Los bosques del delta del Orinoco. *Biollania* (Edic. Esp.) 10:197-240.
- Guevara JR, Carrero OE, Molina F, Torres AM, Balza D & M Muñoz (2009) Inventario florístico de las comunidades vegetales cercanas a Coromoto de Cuao y Raudalito Picure, cuenca baja del río Cuao, Municipio Autónomo Autana, estado Amazonas Venezuela. *Biollania* (Edic. Esp.) 9:276-293.
- Hamilton LS, Steyermark JA, Veillon JP & E Mondolfi (Eds.) (1976) *Conservación de los Bosques Húmedos de Venezuela*. Sierra Club. Consejo de Bienestar Rural. Caracas.
- Hernández L & A Demartino (2003) Bosques y selvas (ombrófilos) tierras bajas. En: *Biodiversidad en Venezuela*. Aguilera M, González J & A Azócar (Eds.). Fundación Polar-Fonacit. Caracas. Pp. 746-761.
- Herrera R (2000) Algunos aportes del Proyecto Amazonas al conocimiento sobre los suelos del Río Negro y a la biogeoquímica de la región. *Scientia Guaianae* 11:7-15.
- Herrera R & M Chen (2000) Proyecto Amazonas del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas en San Carlos de Río Negro, Venezuela - Bibliografía. *Scientia Guaianae* 11:71-100.
- Huber O (1994) Recent advances in the phytogeography of the Guayana region, South America. *Mémoires de la Société de Biogéographie* 4:53-63.
- Huber O (1995) Vegetation. En: Berry PE, Holst B & K Yatskievych (Eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 1. (Introduction)*. Timber Press. Portland. Pp. 97-192.

- Huber O (2001) Conservation and environmental concerns in the Venezuelan Amazon. *Biodiversity and Conservation* 10:1627-1643.
- Huber O (2005) Diversity of vegetation types in the Guayana region: An overview. *Biologiske Skrifter* 55:169-188.
- Huber O & C Alarcón (1988) *Mapa de vegetación de Venezuela*. 1:2.000.000. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR), The Nature Conservancy, Caracas.
- Hueck K (1960) Mapa de vegetación de la República de Venezuela. *Bol. IFLA-IC* 7:1-16.
- Klinge H & E Cuevas (2000) Bana: una comunidad leñosa sobre arenas blancas en el Alto Río Negro, Venezuela. *Scientia Guaianae* 11:37-50.
- Knab-Vispo C, Rosales J, Berry P, Rodríguez G, Salas L, Goldstein I, Díaz W & G Aymard (2003) Annotated floristic checklist of the riparian corridor of the lower and middle río Caura with comments on animal use. *Scientia Guaianae* 12:35-140.
- Lugo A (2009) The emerging era of novel tropical forests. *Biotropica* 41:589-591.
- Marín E & A Chaviel (1996) La vegetación: bosques de tierra firme. *Scientia Guaianae* 6:60-65.
- MARNR (1985) *Atlas de la vegetación de Venezuela*. DGIIA, Dirección de Suelos, Vegetación y Fauna. Caracas.
- Medina E (2000) El Proyecto Amazonas del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas: Origen y desarrollo. *Scientia Guaianae* 11:1-7.
- Medina E & E Cuevas (1989) Patterns of nutrient accumulation and release in Amazonian forests of the upper Río Negro basin. En: Proctor J (Ed.) *Mineral Nutrients in Tropical Forest and Savanna Ecosystems*. Special Publication of the British Ecological Society N° 9. Pp. 217-240.
- Medina E & E Cuevas (2011) Complejo Caatinga Amazónica: bosques pluviales esclerófilos sobre arenas blancas. *Biollania* (Edic. Esp.) 10:241-249.
- Messer A (1927) Filosofía antigua y medieval. (Trad. de la 7.^{ma} Edic. alemana por J. Zubiri). *Revista de Occidente*. Colección Historia de la Filosofía, Madrid. 313 pp.
- Mladenoff DJ & RL Burgess (1993) The pedagogical legacy of John T. Curtis and Wisconsin plant Ecology. En: Fralish JS, McIntosh RP & OL Loucks (Eds.) *John T. Curtis: Fifty Years of Wisconsin Plant Ecology*. Wisconsin Academic Press. Madison, USA. Pp. 145-196.
- Mori SA (1991) The Guayana lowland floristic province. *Compte rendu des séances de la Société de Biogéographie* 67(2):67-75.
- Pacheco-Angulo C, Aguado I & D Mollicone (2011) Las causas de la deforestación en Venezuela: un estudio retrospectivo. *Biollania* (Edic. Esp.) 10:281-292.
- Phillips O & JS Miller (2002) Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set. *Monographs in Systematic Botany, Missouri Botanical Garden* 89:2-319.
- Pittier H (1920) *Esbozo de las formaciones vegetales de Venezuela con una breve reseña de los productos naturales y agrícolas*. Litografía del Comercio, Caracas. 1 mapa.
- Prance GT (1994) The use of phytogeographic data for conservation planning. En: Forey PL, Humphries CJ & RI Vane-Wright, (Eds.) *Systematics and Conservation Evaluation*. Clarendon Press. Oxford. Pp. 145-163.
- Rosales J, Petts G & C Knab-Vispo (2001) Ecological gradients in riparian forests of the lower Caura River, Venezuela. *Plant Ecology* 152:101-118.
- Salas L, Berry P & I Goldstein (1997) Composición y estructura de una comunidad de árboles grandes en el valle del río Tabaro, Venezuela: una muestra de 18,75 ha. *Scientia Guaianae* 7:291-308.

- Schargel R & G Aymard (1993) Observaciones sobre suelos y vegetación en la llanura eólica limosa situada entre los ríos Capanaparo y Riecito. Estado Apure. Venezuela. *Biollania* 9:119-147.
- Steyermark JA (1968) Contribuciones a la flora de la sierra de Imataca, altiplanicie de Nuri, región adyacente del Territorio Federal Delta Amacuro. *Acta Botanica Venezuelica* 3(1):46-166.
- Steyermark JA (1977) Future outlook for threatened and endangered species in Venezuela. En: Prance GT & T Elias (Eds.) *Extinction is Forever*. New York Botanical Garden. New York. Pp. 128-135.
- Steyermark JA (1979) Plant refuge and dispersal centres in Venezuela: their relict and endemic element. En: Larsen K & LB Holm-Nielsen (Eds.) *Tropical Botany*. Academic Press. New York. Pp. 185-238.
- Steyermark JA (1982) Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras. En: Prance GT (Ed.) *Biological diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York. Pp. 182-220.
- Sukachev (Sukatschow) VN (1944) O prinzipakh geneticheskoy klassifikatsii v biogeotzenologii. *Zh. Obtschei Biol.* 5:213-227.
- ter Steege H, Pitman N, Sabatier D, Castellanos D, van der Hout NC, Daly DC, Silveira M, Phillips O, Vásquez R, van Andel T, Duivenvoorden J, de Oliveira AA, Ek R, Lilah R, Thomas R, van Essen J, Baider C, Maas P, Mori S, Terborgh J, Núñez P, Mogollón H & W Morawetz (2003) A spatial model of tree α -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12:2255-2277.
- ter Steege H, Pitman NC, Phillips O, Chave J, Sabatier D, Duque A, Molino JF, Prévost MF, Spichiger R, Castellanos H, von Hildebrand P & R Vásquez (2006) Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443(28):444-447.
- Vareschi V (1959) *Orinoco arriba. A través de Venezuela siguiendo a Humboldt*. Ediciones Lectura. Caracas.
- Vareschi V (1963) La bifurcación del Orinoco - Observaciones hidrográficas y ecológicas de la expedición conmemorativa de Humboldt del año 1958. *Acta Científica Venezolana* 14(4):98-103.
- Vareschi V (1966) Sobre las formas biológicas de la vegetación tropical. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 26:504-518.
- Vareschi (1968) Comparación entre selvas neotropicales y paleotropicales en base a su espectro de biotipos. *Acta Botanica Venezuelica* 3:239-263.
- Vareschi V (1992) *Ecología de la vegetación tropical (con especial atención a investigaciones en Venezuela)*. Edición Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas. 312 pp.
- Veillon JP (1976) Las deforestaciones en los Llanos Occidentales de Venezuela desde 1959 hasta 1975. En: Hamilton LS, Steyermark J A, Veillon JP & E Mondolfi. (Eds.) *Conservación de los bosques húmedos de Venezuela*. Sierra Club, Consejo de Bienestar Rural, Caracas. Pp. 97-112.
- Veillon JP (1985) El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Revista Forestal Venezolana* 29:29-123.
- Veillon JP (1986) *Especies forestales autóctonas de los bosques de Venezuela*. Publicación especial del IFLA. Mérida, Venezuela.
- Veillon JP (1989) *Los bosques naturales de Venezuela*. Parte I. *El medio ambiente*. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.

- Veillon JP, Konrad VW & N García (1976) Estudio de la masa forestal y su dinamismo en parcelas de diferentes tipos ecológicos de bosques naturales de tierras bajas de Venezuela. A. El Bosque húmedo tropical, Reserva Forestal de Imataca. *Revista Forestal de Venezuela* 26:73-105.
- Walter H & E Medina (1971) Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 29(119/120):123-144.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279-338.
- Whittaker RH (1972) Evolution and measurements of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- Williams LI (1942) *Exploraciones botánicas en la Guayana Venezolana. I. El medio y bajo Caura*. Servicio Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- Zent E & S Zent (2004) Floristic composition, structure, and diversity of four forest plots in the Sierra de Maigualida, Venezuelan Guayana. *Biodiversity and Conservation* 13:2453-2484.

Los matorrales de pantano de *Chrysobalanus icaco* del delta del Orinoco

Valois González

Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela (UCV).

Resumen

Chrysobalanus icaco presenta en Venezuela dos formas diferenciadas por el color de sus frutos y por su hábito de crecimiento. *Chrysobalanus icaco* forma blanca y hábito prostrado (*C. icaco* blanco), crece en ambientes deposicionales costeros, donde junto con *Coccoloba uvifera* y *Dalbergia ecastaphyllum* constituyen un matorral bajo denso de forma aerodinámica y prostrada. La otra forma, *C. icaco* forma morada y hábito erecto (*C. icaco* morado), constituye matorrales de bajos a medio densos, siempreverdes y generalmente monoespecíficos, en las planicies de turba del Delta Inferior del Orinoco. Los matorrales de pantano de *C. icaco* morado se caracterizaron por primera vez en la Planicie Cenagosa Nororiental del delta del Orinoco. Esta forma se define como estrés tolerante por su naturaleza siempreverde con hojas coriáceas, su disposición espacial asociada a caños de marea de aguas negras oligotróficas y ligeramente salobres, inmediatamente después de franjas estrechas de *Rhizophora harrisonii*. Los matorrales de la forma morada tienen hábito arbustivo a niveles de salinidad del agua intersticial de 5-8 ‰. Bajo estas condiciones la arquitectura ramificada de los individuos leñosos conforma un dosel continuo, que favorece la colonización y establecimiento de especies de epífitas de las familias Bromeliaceae, Orchidaceae, Piperaceae, y varios tipos de helechos. A medida que la salinidad disminuye hacia el interior del delta, los individuos incrementan en altura, adoptan una forma arborescente y conforman un bosque bajo denso de pantano con una relativa mayor riqueza de especies. *Chrysobalanus icaco* morado es intolerante a la sombra y su crecimiento es limitado posiblemente por nitrógeno y fósforo. Por esta razón, ocupa una franja que separa los bosques de manglar de los de pantano de mayor porte y más ricos en especies y con un hidropériodo relativamente más corto. En este trabajo se describen la disposición espacial y las variadas estructuras fisionómicas y florísticas de esta comunidad en una transecta paralela a la costa en el Delta Inferior del Orinoco.

Introducción

La planicie costera del delta del Orinoco forma parte de las siete grandes provincias geomorfológicas de Venezuela y es una de las más recientes. Su extensión de 42.500 km², es un reflejo de su extensa cuenca de 1.100.000 km², de los cuales 655.000 km² drenan el territorio de Venezuela y 345.000 km² el de Colombia. Desde sus cabeceras hasta su desembocadura en el Atlántico, el río Orinoco recorre una longitud de 2.060 km.

El delta del Orinoco se ha dividido en cuatro grandes regiones naturales (Figura 1). Una de éstas (C), con un área de 20.642 km², presenta la típica forma de abanico de las mayorías de los deltas y constituye el delta del Orinoco propiamente dicho. Este, a su vez, se ha separado en tres subregiones naturales definidas por el origen de sus sedimentos, la acción fluvial o marina y el efecto de las mareas sobre el nivel de salinidad



Figura 1. Se indican las cuatro regiones naturales en que se ha dividido la Planicie Costera del Delta del Orinoco. A) Planicie Cenagosa Costera Nororiental. B) Planicie Deltaica de los ríos Tigre y Morichal Largo. C) Delta del Orinoco con sus tres subregiones naturales C₁, Delta Superior C₂, Delta Medio y C₃ Delta Inferior y D) Planicie deltaica al sur del río Grande. Fuente (MARN, 1979).

de las aguas (MARNR 1979). El clima de la región deltaica es predominantemente húmedo tropical, con temperaturas medias anuales cercanas a los 26 °C. Existe un gradiente en el sentido oeste-este de incremento de precipitación, con valores cercanos a 2.500 mm en localidades como San José de Amacuro y Curiaipo. Sólo en el Delta Superior (C1) se presenta un clima con un período de sequía definido durante los meses de enero a abril, con un total de lluvia no mayor de 1.600 mm (Córdoba & González Sanabria 1999). Actualmente, se observa una marcada asimetría en la distri-

bución y el transporte de agua y sedimentos por los distintos distributarios (cerca de 22) que se originan en el ápice del delta. Dicho fenómeno se hizo más pronunciado con el cierre del caño Mánamo en el año 1965, lo que ha traído como consecuencia que el río Grande del Orinoco, que originalmente transportaba el 75 % del agua y sedimentos de la cuenca del Orinoco, hoy en día haya incrementado el volumen en más de 80 %. Esta asimetría ha determinado que el sustrato edáfico de las extensas cuencas interdistributarias del Delta Inferior (C3) esté conformado en su mayor parte por grandes planicies de turba (histosoles tropicales) como consecuencia de la falta de aportes aluviales durante los períodos de aguas altas. Se exceptúan los planos de marea relativamente estrechos que limitan con los pocos distributarios presentes, tanto por el este como por el oeste, que funcionan como caños de marea.

Es en los suelos orgánicos ácidos de ese paisaje donde se encuentran los matorrales de pantano de *Chrysobalanus icaco* objeto del presente estudio. Este tipo de sustrato se caracteriza por una muy baja disponibilidad de nutrientes y puede tener ciertos niveles de salinidad dependiendo de su ubicación espacial.

Área de estudio de vegetación de pantano

La Reserva de Biosfera del Delta del Orinoco se ubica en el estado Delta Amacuro, donde ocupa una superficie aproximada de 872.500 ha. Espacialmente, está localizada entre los tramos medios del caño Macareo al noroeste, y del río Grande al sureste, a partir del cual se extiende hasta el borde con el Océano Atlántico. El sector de estudio que se describe en este trabajo y que forma parte integral de la reserva, se extiende a lo largo de la costa atlántica, entre punta Mariusa y 11 km al este de la barra de Mariusita y la costa del caño Mariusa, el cual recorre un sector de ésta paralelo a la línea costera donde el área en consideración alcanza un ancho

de 12 km. El caño Mariusa se une al Caiguara, y en forma conjunta desembocan en la barra mencionada. A partir de la costa, el área se extiende en dirección sur-oeste por una distancia de aproximadamente 30 km, conformando una figura que asemeja la unión de dos rectángulos, uno paralelo a la costa y el otro orientado en dirección sur-oeste. Esta área ocupa una extensión de 702,91 km² (Figura 2).

La metodología empleada para el análisis y la caracterización en el campo de las distintas comunidades de plantas se describen en detalle en González (2003ab).

El tamaño de las unidades de muestreo se seleccionó sobre la base de la complejidad estructural de la comunidad de plantas en consideración. Esta fue de 1 m² para los pastizales y herbazales graminoides de pantano y 100 m² para los matorrales y bosques. El muestreo se hizo anidado con 10 réplicas en cada localidad estudiada y los datos de la abundancia relativa de los individuos de las distintas especies presentes se expresaron sobre la base de 0,1 ha. Se estimaron otras variables comunitarias y aquellas especies con mayor abundancia relativa se seleccionaron para definir la dominancia florística de la comunidad (Whittaker 1975; Kent 2012). Además, para las comunidades de bosques y matorrales se definieron un conjunto de atributos fisionómicos relacionados con la altura y cobertura del dosel, número de estratos arbóreos presentes y la presencia o no de un estrato emergente (Beard 1973). Se caracterizó también el ambiente geomorfológico y edáfico con los datos de campo y la ubicación espacial de las distintas localidades estudiadas, mediante la consulta de los mapas elaborados por CVG TECMIN (1991) y el realizado por el MARNR (1979). Las medidas de salinidad se realizaron con un salinómetro portátil Horiba.

Este trabajo tuvo como objetivos:

- 1) Definir el rango de distribución de la especie *Chrysobalanus icaco* en Venezuela y destacar las variables ambientales que regulan su disposición espacial.
- 2) Caracterizar las distintas comunidades de plantas dominadas por *C. icaco* que forman parte de la vegetación de la Reserva de Biosfera del Delta del Orinoco y sus distintas áreas pilotos.
- 3) Proponer una nueva delimitación espacial de las subregiones que conforman esta región natural de la Planicie Costera del delta del Orinoco, basada en la caracterización de las distintas comunidades de plantas presentes en el abanico deltaico o delta del Orinoco propiamente dicho y sus interrelaciones con el ambiente geomorfológico y edáfico.

Distribución y caracterización morfológica de *Chrysobalanus icaco* en Venezuela

La especie leñosa *Chrysobalanus icaco* fue reportada por primera vez para la Provincia Fisiográfica Delta del Orinoco por el autor (González 1997) en las planicies de turba de la región natural conocida como la Planicie Cenagosa Costera Nororiental, señalada con la letra A en la Figura 1 y al año siguiente, en la localidad de Punta Pescador, en la subregión natural del Delta Inferior (González 1998). En ambas regiones, constituye comunidades monoespecíficas. Así mismo, su disposición espacial y sus distintas comunidades, fueron caracterizadas y cartografiadas a escala 1: 100.000 en las subregiones originalmente conocidas del delta del Orinoco como delta Medio e Inferior, ubicadas espacialmente entre los caños Mánamo y Macareo, con una extensión aproximada de

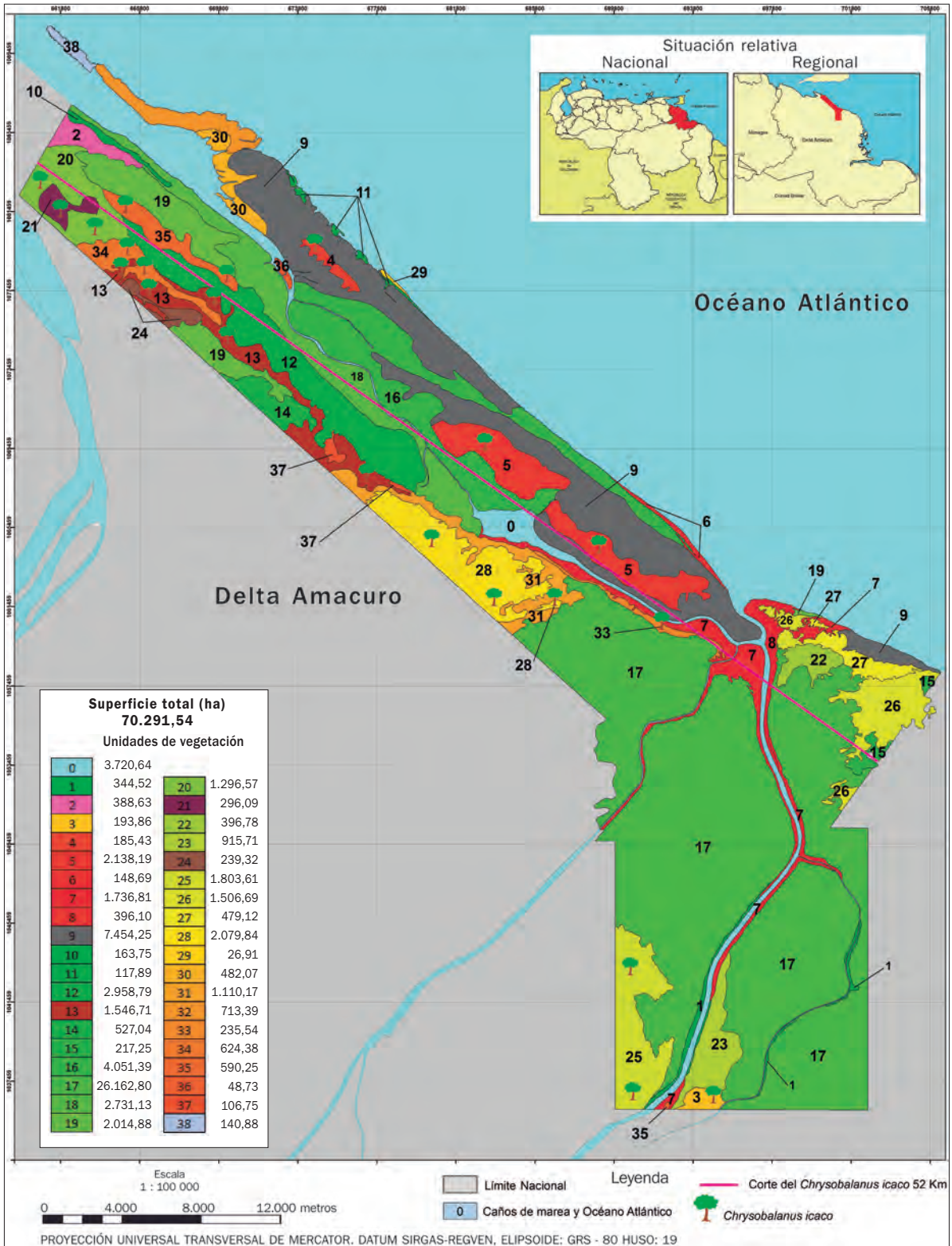


Figura 2. Mapa de la vegetación del área piloto 3, ubicada en la Reserva de Biosfera Delta del Orinoco. La transecta indica la ubicación espacial de las diez unidades de vegetación donde está presente *Chrysobalanus icaco*. Imágenes del satélite Landsat 7 ETM+, con el Path y Row 233-053 y 233-054, de fechas 25/10/2000 y 13/09/2002 respectivamente. Elaborado por: Valois González, noviembre 2003.

Unidades de vegetación

- 1 Herbazal arborescente medio medio de pantano de *Montrichardia arborescens*, cubierto parcialmente con lianas leñosas de *Combretum fruticosum* y *Allamanda cathartica*
- 2 Herbazal arborescente medio denso de pantano de *Montrichardia arborescens* interrumpido por franjas alargadas de bosque alto medio siempreverde de manglar de *Rhizophora harrisonii*
- 3 Asociación de herbazal arborescente medio denso de pantano de *Montrichardia arborescens* cubierto parcialmente con individuos de la liana leñosa *Combretum decandrum* cubierto parcialmente con lianas leñosas y matorral medio denso de pantano de *Chrysobalanus icaco*
- 4 Asociación de matorral medio denso siempreverde de pantano de *Chrysobalanus icaco* con un estrato emergente de *Mauritia flexuosa* y herbazal graminoide medio denso de pantano de *Lagenocarpus guianensis*
- 5 Asociación de matorral medio denso siempreverde de pantano de *Chrysobalanus icaco* con un estrato emergente de *Mauritia flexuosa* y herbazal graminoide medio denso de pantano *Lagenocarpus guianensis*
- 6 Asociación de matorral medio denso siempreverde de pantano de *Phyllanthus elsiæ* e *Hibiscus pernambucensis* con un herbazal graminoide medio medio de pantano *Cyperus ligularis*
- 7 Bosque alto denso de manglar de *Rhizophora harrisonii*
- 8 Bosque medio denso de manglar de *Rhizophora harrisonii*
- 9 Bosque alto medio de manglar de *Avicennia germinans* y *Rhizophora harrisonii*
- 10 Bosque alto denso de manglar de *Languncularia racemosa* y *Rhizophora harrisonii*
- 11 Bosque bajo denso de manglar de *Avicennia germinans*
- 12 Bosque medio medio siempreverde de pantano de *Pterocarpus officinalis* y *Symphonia globulifera* con alta abundancia de individuos adultos de las palmas *Euterpe olerácea* y *Manicaria saccifera*
- 13 Matorral medio denso siempreverde de pantano de *Chrysobalanus icaco* con un estrato emergente de *Mauritia flexuosa* y *Tabebuia insignis*
- 14 Bosque bajo denso siempreverde de pantano de *Pterocarpus officinalis* y *Symphonia globulifera*
- 15 Bosque medio medio siempreverde de pantano de *Tabebuia insignis*, *Pterocarpus officinalis* y *Symphonia globulifera*
- 16 Bosque alto denso de manglar de *Avicennia germinans* y *Rhizophora harrisonii*
- 17 Bosque alto medio siempreverde de pantano de *Tabebuia insignis*, *Pterocarpus officinalis* y *Symphonia globulifera*
- 18 Bosque alto medio de manglar de *Avicennia germinans*
- 19 Bosque medio medio de manglar de *Avicennia germinans* y *Rhizophora harrisonii*
- 20 Bosque medio medio siempreverde de pantano de *Pterocarpus officinalis* y *Symphonia globulifera* con parches de un matorral medio denso siempreverde de pantano de *Chrysobalanus icaco*
- 21 Matorral medio denso siempreverde de pantano de *Chrysobalanus icaco* con un estrato emergente de *Tabebuia insignis* y *Mauritia flexuosa*
- 22 Bosque bajo medio siempreverde de pantano de *Tabebuia insignis* y *Pterocarpus officinalis*
- 23 Bosque medio medio siempreverde de pantano de *Pterocarpus officinalis* y *Symphonia globulifera*
- 24 Palmar medio medio de pantano de *Mauritia flexuosa* con parches de un herbazal graminoide alto denso de pantano de *Lagenocarpus guianensis*
- 25 Herbazal graminoide alto denso de pantano alto denso de *Lagenocarpus guianensis* con parches de un matorral medio denso siempreverde de pantano de *Chrysobalanus icaco*, con un estrato emergente de *Mauritia flexuosa* y *Tabebuia insignis*
- 26 Herbazal graminoide alto denso de pantano de *Lagenocarpus guianensis* con islas leñosas de *Tabebuia insignis* y *Mauritia flexuosa*
- 27 Herbazal graminoide alto denso de pantano de *Lagenocarpus guianensis*, con individuos aislados o en grupos de *Tabebuia insignis* y *Rhizophora harrisonii*
- 28 Herbazal graminoide alto denso de pantano de *Lagenocarpus guianensis* con islas leñosas conformadas por individuos aislados o en grupos de *Chrysobalanus icaco*, *Mauritia flexuosa* y *Tabebuia insignis*
- 29 Herbazal graminoide medio denso de pantano inundado por un régimen semidiurno de marea de *Schnopectus robustus*
- 30 Asociación de matorral bajo y medio denso, de *Languncularia racemosa* con bosque bajo denso, de *Avicennia germinans* a lo largo de una secuencia sucesional de menor a mayor edad en un plano costero progradante
- 31 Bosque bajo denso siempreverde de pantano de *Pterocarpus officinalis*, *Tabebuia insignis* y *Euterpe olerácea* con parches de un herbazal graminoide de pantano alto denso de pantano de *Lagenocarpus guianensis*
- 32 Asociación de matorral bajo denso y medio denso de manglar de *Languncularia racemosa* seguido por bosque bajo, medio y alto denso de manglar de *Avicennia germinans* en una secuencia sucesional de menor a mayor edad a lo largo de un plano costero sedimentario y progradante
- 33 Matorral medio denso siempreverde de pantano de *Chrysobalanus icaco* y *Annona glabra*
- 34 Matorral alto denso siempreverde de pantano de *Chrysobalanus icaco* con un estrato emergente de *Mauritia flexuosa* y *Tabebuia insignis*
- 35 Matorral medio denso siempreverde de pantano de *Chrysobalanus icaco*
- 36 Matorral medio denso siempreverde de manglar de *Languncularia racemosa* con un bosque alto medio siempreverde de manglar de *Avicennia germinans*
- 37 Palmar medio denso de pantano de *Mauritia flexuosa*
- 38 Círculos de diferentes tamaños, que se establecen en planos de marea y se unen con el tiempo, hasta formar un pastizal bajo denso continuo de pantano de *Spartina alterniflora* colonizados por plántulas e individuos juveniles aislados o en grupos de *Avicennia germinans* y *Languncularia racemosa*

7.000 km², donde también se incluyó, la caracterización de las distintas comunidades de plantas de la sección correspondiente al Delta Superior (González 1999).

La especie *C. icaco* presenta dos formas o ecotipos en Venezuela. La forma más conocida es *C. icaco* blanco, relativamente más tolerante a la salinidad, a la sequía y a la acción del viento. Los individuos de esta forma crecen en ambientes deposicionales costeros (playas), detrás de la zona pionera, constituyendo parte de la típica vegetación de playa. Allí conforman, junto con *Coccoloba uvifera* y *Dalbergia ecastaphyllum*, un matorral bajo denso, que presenta una forma aerodinámica y postrada, por el efecto combinado del viento y el espray salino. Esta variedad es relativamente común en las playas del país, asociada a las costas bajas que presentan evidencias de fenómenos de sedimentación reciente, seguidas por una sucesión de cordones litorales con presencia de lagunas costeras, como las presentes en la sección oriental de la isla de Margarita y en las playas del estado Miranda, que limitan por el sur con la laguna de Tacarigua (González 2005, 2007).

La otra forma, *C. icaco* morado, constituye matorrales de bajos a medio-densos, siempreverdes y generalmente monoespecíficos, y fue descrita por primera vez en la Planicie Costera Nororiental por González (2007) (A en Figura 1).



Figura 3. En la sección superior *Chrysobalanus icaco* morado. 1. Flores y fruto de color morado, 2. Coloración foliar, 3. Hábito erecto. En la sección inferior las fotos 4 y 5 muestran respectivamente el color blanco amarillento del fruto drupáceo y el ecotipo postrado de *Chrysobalanus icaco* blanco típico de los ambientes sedimentarios costeros (playas) de los países tropicales de América y África.

La mayor diferencia entre las variedades reside en el color del fruto. La forma morada, en el Delta Inferior del Orinoco (C3), produce frutos de color morado oscuro cuando están maduros (Figura 3-1, 3-2), lo que contrasta con el color blanco crema de los de *C. icaco* blanco (Figura 3-4). Otra diferencia notable es la forma de crecimiento, totalmente postrada en la forma blanca (Figura 3-5) y erecta en la forma morada (Figura 3-3). El hábito postrado en la primera se mantiene en los individuos que se reproducen sexualmente, lo que sugiere un fenómeno de presión selectiva, relacionado con la acción persistente del viento, en combinación con aerosoles salinos. El hábito totalmente postrado de la forma blanca tiene probablemente valor adaptativo en los ambientes deposicionales terrestres costeros donde tiene su hábitat.

Geomorfología y nueva sectorización de las subregiones naturales del delta del Orinoco

En el siguiente análisis se propone una nueva separación de las subregiones naturales del delta del Orinoco en base a mi experiencia en la caracterización de la vegetación y sus interrelaciones con el ambiente geomorfológico y edáfico de esta región, y el conocimiento de la literatura internacional de los grandes deltas del mundo (Figura 4). Esta propuesta distingue tres subregiones: el Delta Superior, el Delta Inferior y el Delta Oriental.

En ésta se elimina la separación del área central denominada hasta ahora como Delta Medio (MARNR 1979) (C2 en Figura 1). Esta antigua subregión se une con la contigua que la limita por el norte, y el conjunto se denomina subregión Delta Inferior.



Figura 4. En la imagen de radar, se propone una nueva separación de la región natural del Delta del Orinoco que difiere de la propuesta en el Inventario Nacional de Tierras, Delta del Orinoco y Golfo de Paria (MARNR, 1979), donde la región natural conocida como delta del Orinoco, se divide en 3 subregiones naturales, (Figura 1) Delta Superior, Medio e Inferior. En la que se propone, se une el Delta Medio con el Inferior y se separa como una subregion aparte, la comprendida en la sección oriental del delta del Orinoco, donde la acción combinada de las mareas y la fluvial, la separan claramente, del Delta Superior e Inferior. La subregion del Delta Medio comparte con el Inferior, la mayoría de las comunidades de plantas y la predominancia de grandes extensiones de paisajes asociados a las planicies de turba.

En la sección noroccidental de la nueva subregión propuesta, se destaca claramente la baja densidad de distributarios, la distancia considerable de separación que existe entre éstos, así como su forma y orientación prácticamente norte-sur en sus tramos medios y el color té de sus aguas (Figura 5). Esta condición revela la ausencia de sedimentos fluviales y la incorporación de la materia orgánica soluble durante el período vaciante de la marea a las aguas del distributario, lo que le imprime su típica coloración. Como se indicó previamente, es en las extensas cubetas o cuencas interdistributarias del Delta Inferior del río Orinoco donde el aporte hídrico y de nutrientes son alóctonos y solo provienen de la lluvia anual. Esta contribuye con niveles muy bajos de nutrientes como el fósforo, el cual se encuentra prácticamente inmovilizado en los suelos orgánicos, que pueden tener hasta más de dos metros de profundidad, con pH ácido y muy baja disponibilidad de bases cambiables (CVG TECMIN 1991). El aporte de fósforo y nitrógeno por la lluvia anual aún no se ha determinado para la región del delta del Orinoco. Los valores medidos en San Carlos de Río Negro en el estado Amazonas de Venezuela varían entre $0,45$ y $0,65 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ y $2,3$ - $2,4 \text{ kg N ha}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Buschbacher 1984; Galloway *et al.* 1982).

Las nuevas subregiones denominadas como Delta Superior e Inferior se separan claramente por la asimetría en el transporte de la mayor parte del agua y los sedimentos en suspensión provenientes de la cuenca por el río Grande del Orinoco. El río Gran-



Figura 5. Note, los dos tipos de aguas predominantes en el Delta del Orinoco, a la derecha de la imagen se muestra un típico distributario de aguas turbias como el caño Macareo en el delta superior, mientras que a la izquierda se presenta un caño de marea de aguas negras de segundo orden, presente en el delta inferior del Orinoco.

de transporta una elevada carga de sedimentos en suspensión en un cauce de relativa poca profundidad y baja pendiente longitudinal, lo que determina que se divida en una red compleja de pequeños canales separados por islas de distinto tamaño en el área denominada ahora Delta Oriental. Estos canales han conformado planos aluviales de desborde actuales en las islas de más reciente conformación y subactuales en las más antiguas. Durante el relativo corto período de sequía, de aguas bajas, la acción de las mareas de mayor amplitud en esta subregión (entre 1,2 y 2,6

m) mantiene funcionales los cauces que actúan como caños de marea. En los bancos altos de albardón de orilla del Delta Oriental se reconocen bosques con un conjunto de especies arbóreas más exigentes en nutrientes y con cierta tolerancia a un mal drenaje estacional, como es el caso de *Spondias mombin*, *Ceiba pentandra*, *Carapa guianensis*, *Crudia glaberrima*, *Pentaclethra maculosa*, *Erythrina fusca*, *Toulicia guianensis* y *Triplaris surinamensis*. Algunas de estas especies forman parte de los bosques asociados a los suelos aluviales del Delta Superior y todas son indicadoras de suelos de buena fertilidad natural. Este hecho condiciona que la mayor parte de la población de la etnia indígena Warao se haya establecido en las formas de terreno más altas adyacentes a los distributarios, donde practican un tipo de agricultura itinerante. En este sistema de conucos los sitios abandonados se reconocen por la presencia de especies arbóreas de relativo rápido crecimiento, que responden a los mayores niveles de luz, como las especies de palma de los géneros *Euterpe precatoria*, *E. oleracea* y *Manicaria saccifera*, y la mayoría de las especies arbóreas arriba citadas.

En la planicie deltaica superior, los distintos distributarios del río Orinoco que se originan del ápice del delta, depositan los sedimentos fluviales cuando desbordan sobre los bancos de albardón de orilla. Este fenómeno determina la conformación de planos aluviales con sedimentos provenientes de los Andes de Venezuela y Colombia, lo que se traduce en suelos con niveles de fertilidad más elevados. Esta condición posiblemente sea la causa de la ausencia de *C. icaco* en la planicie aluvial, donde sería desplazada competitivamente por especies de plantas con una mayor tasa de crecimiento. Es posible que esta limitación en su distribución se debiese a la ausencia de propágulos; sin embargo, esta posibilidad se descarta por el hecho que

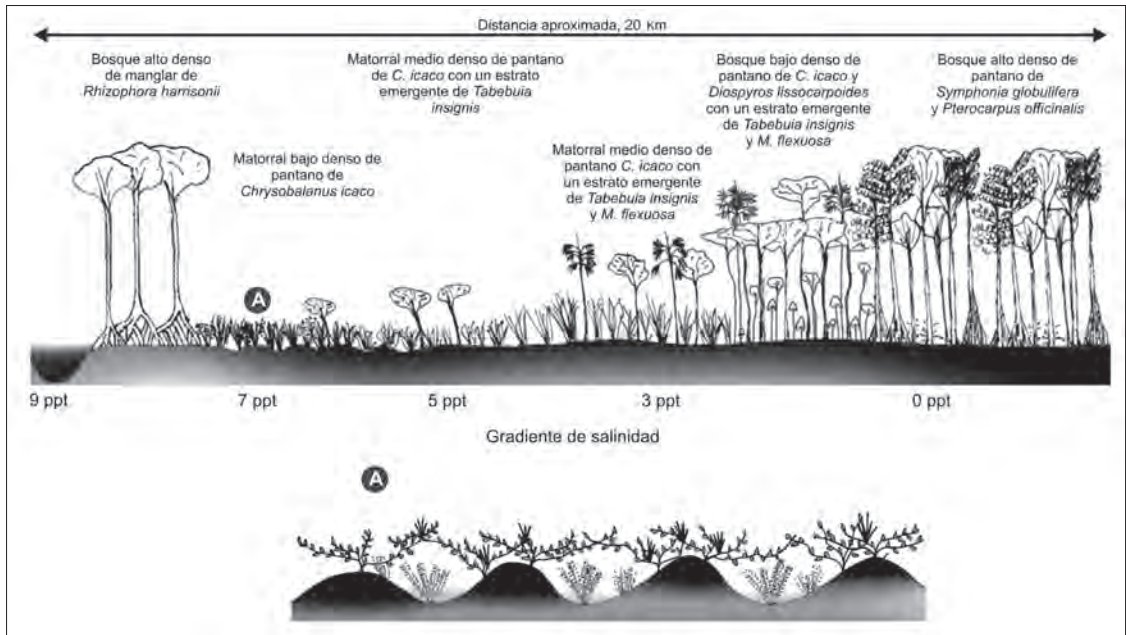


Figura 6. Se muestra un gradiente de salinidad, que varía desde una condición mesohalina y finaliza en una donde predomina el agua dulce. Paralelo a este gradiente, existe uno similar de vegetación, donde en la medida que disminuyen los niveles de salinidad y el hidroperíodo se hace mas corto, se pasa de un matorral bajo denso siempreverde de pantano prácticamente monoespecifico de *C. icaco* morado a un bosque bajo denso de pantano dominados por *Chrysobalanus icaco* y *Diospyros lissocarpoides* con un estrato emergente de *Mauritia flexuosa* y *Tabebuia insignis*. A. Detalle de la estructura vertical del matorral bajo denso siempreverde de pantano de *C. icaco*.

los frutos son dispersados por gravedad, por hidrocoria, y lo más importante, por las aves, gran parte de los mamíferos silvestres y el hombre. La dispersión por zoocoria está asociada al consumo del mesocarpio azucarado del fruto drupáceo (Francis & Lowe 2000).

Tipos fisionómicos y estructura florística de las comunidades de *Chrysobalanus icaco* morado en el Delta Inferior del Orinoco

Las comunidades de *C. icaco* morado (de ahora en adelante simplemente *C. icaco*) ocupan extensiones de más de 500 ha en los planos de turba del Delta Inferior. Esta especie se caracteriza como estrés-tolerante por su ausencia en los planos aluviales de mayor fertilidad del Delta Superior, su naturaleza siempreverde con hojas coriáceas, su presencia en los sistemas de dunas de la isla Caneima en el estuario de río Grande, así como bordeando los caños de marea de aguas negras oligotróficas, o conformando extensos matorrales de pantano interiores sobre suelos orgánicos distróficos. La especie tiene cierta plasticidad fenotípica que le permite alcanzar una mayor altura y biomasa cuando disminuye el tensor de salinidad y se reduce la longitud del hidroperíodo. Es importante destacar que *C. icaco* está presente en planos de turba que han tenido la misma génesis que los del Delta Inferior del Orinoco en las secciones costeras mal drenadas de Guyana, Surinam, Guayana Francesa y el estado de Amapá en Brasil (Lindeman 1953; Lindeman & Moolenaar 1959; Vann 1969).



Figura 7. En primer plano, una vista aérea de un matorral medio denso de pantano de *Chrysobalanus icaco*, con un estrato emergente de *Tabebuia insignis*. Esta comunidad está presente en la Isla Tobejuba en planos de turba del delta inferior del Orinoco.

Matorral bajo denso siempreverde de pantano

Este tipo de comunidad está presente inmediatamente detrás de los bosques medios densos hasta a alto-densos de manglar de *Rhizophora harrisonii* asociados, en la mayoría de los casos, a franjas relativamente estrechas que bordean ambos márgenes de los caños secundarios de aguas negras desplazadas por marea. Estos caños, por lo general, se conectan lateralmente con caños más anchos que se dirigen al Atlántico, donde experimentan un cambio de

orientación hacia el noroeste. Este cambio se genera por la formación de promontorios de barro constituidos por los sedimentos transportados por la corriente litoral de Guayana. Es en esta región del Delta Inferior del Orinoco donde *C. icaco* constituye comunidades de matorral de pantano bajos densos siempreverdes y generalmente monoespecíficos, cuando están limitados ambientalmente por salinidades entre 7 a 8 partes por mil. Bajo estas condiciones, los matorrales de *C. icaco* alcanzan menor altura y se ramifican cerca de la base del tronco (Figuras 6 y 7). En este tipo de hábitat la arquitectura ramificada de los individuos leñosos de *C. icaco* conforman un dosel continuo, el cual en combinación con la rugosidad de la corteza del tronco, la orientación de las ramas y el microclima sombrío con una alta humedad relativa, favorecen la colonización de un conjunto de especies de epífitas, entre las que destacan las Bromeliaceae *Aechmea aquilega*, *Guzmania monostachya*, las Piperaceae *Peperomia magnoliaefolia* y *P. glabella*, las Orchidaceae *Encyclia leucantha* y *Campylocentrum micranthum*, así como las Araceae semiepífitas *Philodendron acutatum* y *Monstera adansonii* y el helecho *Microgramma reptans* (González 1998).

Matorral alto denso siempreverde de pantano

Esta comunidad fue caracterizada en la isla Tobejuba en el Delta Inferior del Orinoco (Figura 7) a lo largo de una secuencia de una trocha de 800 m que comienza con una franja de manglar alto denso de *R. harrisonii* no mayor de 20 m, seguida por un bosque de pantano de *Carapa guianensis* y *Pachira aquatica*, y otro constituido por un bosque alto denso de pantano de *Pterocarpus officinalis*. Al final de la pica y ya sobre un sustrato asociado a suelos orgánicos, se encuentra un matorral alto denso de pantano constituido por individuos de 7 a 8 m de *C. icaco*, que por su mayor abundancia numérica domina esta comunidad de matorral aportando un 70 a 80 % a su biomasa aérea. El 15 a 20 % restante lo representan individuos arbóreos pequeños de

Annona glabra. En esta comunidad se encontraron unos pocos individuos arbóreos de baja altura de *Clusia panapanari*, *Ilex guianensis* y *Tabebuia insignis* var. *monophylla*.

El otro componente que destaca en la estructura relativamente simple de este matorral es una hierba alta crasicaule, *Montrichardia arborescens*, con alturas cercanas a 4 m. El sustrato orgánico está constituido por una turba ácida, la cual presenta un microrelieve de montículos convexos, que alternan con depresiones no mayores de 1 m². Estas presentan una diferencia de altura con el tope del montículo cercano a 1 m. Característico de esta comunidad es la extrema inclinación con respecto a la vertical de los ejes leñosos de los individuos de *C. icaco*, los cuales se orientan en el sentido de maximizar la intercepción de luz solar y, al mismo tiempo, minimizar la interferencia competitiva con otros individuos de la misma especie, y de los pocos individuos de otras especies, en la obtención del recurso luz.

En la mayoría de los casos los troncos de *C. icaco* presentan inclinaciones menores de 45° respecto a la horizontal. Debido a ello, se genera un proceso de reiteración, mediante el cual se activan yemas adventicias a lo largo del tronco inclinado, y se producen ramas verticales perpendiculares al eje leñoso maximizando así la captura de luz.

La altura del dosel varía de 7 a 9 metros, y las copas se entrecruzan entre sí formando un techo extremadamente cerrado que deja pasar poca luz solar. En la superficie del sustrato orgánico, en los sitios relativamente mejor iluminados, se reconocen parches densos de plántulas de *C. icaco*, en un patrón de disposición espacial agrupado. En éstos pueden estar presentes hasta 150 plántulas, restringidas a sitios que además de recibir mayor iluminación, también están más elevados y fuera del contacto de la lámina de agua asociada a las microdepresiones presentes entre los montículos de turba.

En las microcubetas con un área aproximada de 3 m² se acumula agua. Las depresiones y los montículos dificultan el caminar y parte de las raíces sobresalen fuera de la superficie del sustrato. En la superficie de los montículos orgánicos se distinguen orificios de diámetro variable, que permiten visualizar una lámina de agua en el fondo.

Sobre los troncos inclinados de *C. icaco* crecen algunas orquídeas epífitas de los géneros *Oncidium* y *Epidendrum* y se encontró un musgo y un líquen en la base de los troncos, posiblemente del género *Usnea*. El suelo corresponde a un histosol del gran grupo de los tropofibrists. En un claro de esta comunidad apareció el helecho *Blechnum serrulatum*, así como la Cyperacea dominante en los herbazales del Delta Inferior, *Lagenocarpus guianensis*. La comunidad de matorral se presenta como una franja de 450 m que limita con un helechal medio denso de *B. serrulatum*.

Matorral alto medio siempreverde de pantano asociado a la margen derecha del caño Nabasanuka

A lo largo de un caño de aguas negras en la subregión del Delta Inferior, se caracterizó este tipo de comunidad de *C. icaco* que tiene como principal atributo estar asociada a un plano de turba adyacente al caño Nabasanuka (Figura 8). Se trata de una forma de terreno ligeramente convexa y mejor drenada y por tanto asociada a un hidropériodo más corto que los del herbazal alto denso de pantano de *Fuirena umbellata* que se describen más adelante. Los individuos de *C. icaco* alcanzan aquí una altura de 7 a 9 m y constituyen más del 70 % de la biomasa aérea. También están presentes individuos de *Diospyros lissocarpoides*, *Pterocarpus officinalis* y *Tabebuia insignis*, así como



Figura 8. 1) Vista de un matorral alto denso siempreverde de pantano de *Chrysobalanus icaco* sobre un sustrato de turba aguas abajo en la margen derecha del caño Nabasanuka. 2) Note el color que le confiere la materia orgánica en solución, a las aguas del caño Nabasanuka. 3) En primer plano, el bosque bajo denso siempreverde de *Diospyros lissocarpoides* y *Chrysobalanus icaco* con un estrato emergente de 12 m de altura de *Mauritia flexuosa*, *Tabebuia insignis* y *Macarobium acaciifolium*. Este último, está asociado a un banco convexo de turba adyacente al curso de agua, donde el hidroperíodo se reduce a sólo 4 meses al año y no existe la presencia de un tensor de salinidad.

las palmas *Mauritia flexuosa* y *Bactris campestris*. Como emergentes, por encima del estrato leñoso superior, se encuentran individuos de *Mauritia flexuosa*, *Macarobium acaciifolium*, *Tabebuia insignis* y *Genipa americana* con un altura de 10 a 12 m.

La densidad de *Montrichardia arborescens*, que forma parte del estrato inferior de esta comunidad, es de 85 individuos por 25 m². Dentro de la matriz de 4 m de altura que estructura esta hierba alta crasicauale, están presentes individuos juveniles de menor porte de las especies leñosas ya mencionadas del estrato superior y el arbusto *Palicourea crocea*. A nivel de las plántulas por debajo de 0,5 m solo están presentes algunas pocas de *C. icaco*, así como también de juveniles de *Pterocarpus officinalis* y *Simaba orinocensis*. El suelo es orgánico y muestra un microrelieve donde alternan microcubetas con pequeñas elevaciones de turba, donde tienden a concentrarse los individuos de las especies leñosas.

En esta comunidad se presenta el mismo fenómeno que se ha registrado en otras localidades en relación a la orientación de los troncos y ramas de *C. icaco*. La mayor parte de sus ejes leñosos están orientados hacia al sector con mayores niveles de luz, lo cual coincide con el cauce del caño. Los troncos y las ramas principales están inclinados en esa dirección, lo que trae como consecuencia que muchos de ellos se

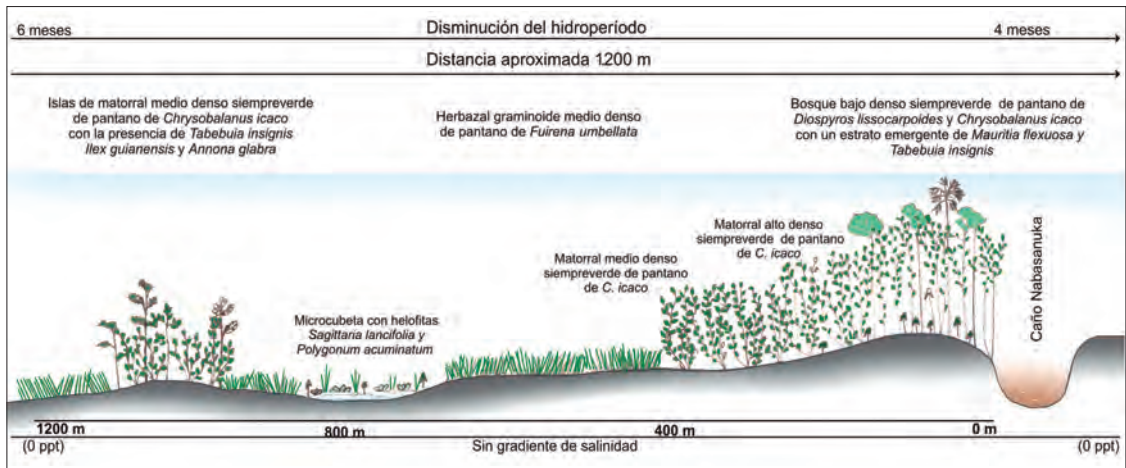


Figura 9. Distintos tipos de comunidades de plantas, presentes en el plano de turba de la margen derecha aguas arriba del caño Nabasanuka. Note la gradual disminución en altura de las comunidades dominadas por *Chrysobalanus icaco* en la medida que aumenta la longitud del hidropériodo. En este sector el tensor de salinidad, es prácticamente inexistente.

disponen prácticamente paralelos a la superficie del sustrato. De nuevo se observa el fenómeno de activación de las yemas adventicias, lo que resulta en la formación de nuevos vástagos que se disponen perpendicularmente al tronco principal.

Bosque bajo denso aguas arriba del caño Nabasanuka

En este sector la vegetación presente en ambas márgenes del caño está representada por un bosque bajo denso que reemplaza al matorral alto medio de *C. icaco* ya descrito. Esta comunidad presenta un estrato arbóreo superior con una altura de 8 a 10 m, constituido mayoritariamente por individuos de *Diospyros lissocarpoides* y *C. icaco* (Figura 8-3). Dentro de la matriz asociada a dicho estrato se encuentran también, aunque en mucho menor densidad, individuos de *Tabebuia insignis*, *Lecythis chartacea*, *Tovomita longifolia* y *Pterocarpus officinalis*. Se reconoce un estrato emergente con un altura de 10 a 12 m, conformado por individuos de *Mauritia flexuosa*, *Tabebuia insignis* y *Macrolobium acaciifolium*, siendo las dos primeras especies las de mayor abundancia relativa.

La especie indicadora de este bosque, además de *C. icaco*, es *Diospyros lissocarpoides*. Sus frutos drupáceos, de color negro al madurar, son relativamente grandes y de importancia como recurso para la fauna, particularmente para los murciélagos frugívoros. Este bosque presenta también una matriz de 4 m de altura, conformada por la hierba crasicaula *Montrichardia arborescens*, con una densidad de 60 a 70 por 25 m². El suelo es orgánico y presenta un microrelieve ondulado con partes más convexas, donde preferencialmente se ubican los individuos arbóreos de las especies presentes. Esta comunidad se inunda durante 4 meses con una lámina de agua cercana a los 2 m de profundidad.

A este bosque, que tiene un ancho de 130 m, le sigue un matorral medio denso de *C. icaco* que ocupa los siguientes 270 m. Este a su vez, colinda con un herbazal de *Fuirena umbellata*, asociado a un plano de turba con una menor altura relativa en relación al nivel medio del sustrato de las dos comunidades anteriores, por lo que el período de inundación es más prolongado.



Figura 10. Vista del herbazal alto denso de *Fuirena umbellata* con la presencia de parches de *Sagittaria lancifolia*, que rodea las islas leñosas de un matorral medio denso siempreverde de pantano de *Chrysobalanus icaco* con individuos aislados o en grupos, de *Ilex guianensis* y *Annona glabra*. Estos se aprecian en el fondo de la foto.

Islas de matorral medio denso siempreverde de pantano rodeadas de un herbazal alto denso de pantano

Otro tipo fisionómico que se presenta con cierta frecuencia es un matorral en forma de islas, rodeado por herbazales de pantano. Estas islas se encuentran sobre un sustrato más elevado relativo al herbazal de pantano. Este herbazal es frecuentemente interrumpido por depresiones alargadas con una lámina de agua, donde están presentes distintos tipos de plantas acuáticas, tales como *Sagittaria lancifolia*

y *Polygonum acuminatum* (Figuras 9 y 10). Las islas de matorral medio denso de *C. icaco* presentan tamaño variable, aunque la dimensión más frecuente promedia 10 m de ancho por 12 de largo. Los individuos de *C. icaco* presentan una altura no mayor de 4 a 5 m. Además, están presentes individuos con altura similar de *Annona glabra*, *Ilex guianensis*, *Tabebuia insignis*, *Pterocarpus officinalis* y *Alchornea castaneifolia*. La especie leñosa con mayor abundancia relativa es *Chrysobalanus icaco*, seguida por *Annona glabra* y *Pterocarpus officinalis* (Figura 10).

Matorral medio denso siempreverde presente en el complejo de dunas costeras de la isla Caneima en el estuario del río Grande del Orinoco

En este sector del delta del Orinoco, la cercanía de la boca del río Grande del Orinoco y de otros caños principales como Merejina, Guayo y Araguao, que desembocan en el estuario del río Grande, provee un aporte importante de agua y sólidos en suspensión. A las partículas de limo y arcilla transportadas en suspensión hay que sumarle la arena proveniente de los afluentes que drenan el Escudo de Guayana, como el Caura y el Caroní. Por su mayor peso, estas partículas se transportan por saltación sobre el fondo de los distributarios que intercambian y mezclan sus aguas por la acción del régimen meso-mareal con las del estuario del río Grande del Orinoco. La acción de las mareas, el oleaje y las corrientes litorales contribuyen a conformar playas arenosas, en particular en las islas más exteriores y cercanas al Océano Atlántico, como es el caso de la isla Caneima. En esta isla, los vientos alisios que se desplazan sobre la extensa playa arenosa costera arrastran partículas de arena que conforman un sistema de dunas de medias a altas a barlovento de la dirección predominante de los vientos. En la sección más baja de las dunas en contacto con las playas arenosas ya se ha establecido un herbazal postrado ralo de *Ipomoea pes-caprae*. En las laderas de barlovento de las dunas medias y altas está presente un

matorral medio denso siempreverde de *Phyllanthus elsiae* y *C. icaco*. Es interesante que la forma morada es también capaz de establecerse en substratos arenosos sedimentarios, similares al hábitat de la forma blanca en las costas sedimentarias del mar Caribe de Venezuela, aunque con menor nivel de salinidad (Figura 11).



Figura 11 Sistema de dunas costeras que preceden un conjunto de cordones litorales, presentes en la isla Caneima, ubicada en el estuario del río Grande del Orinoco. Dichas dunas, y la vegetación asociada se reportan por primera vez para el Delta del Orinoco. En primer plano, se observa un herbazal prostrado ralo de *Ipomoea pes-caprae*. En las laderas de barlovento de las dunas, está presente un matorral medio denso siempreverde de *Phyllanthus elsiae* y *Chrysobalanus icaco*.

Interacción de los tensores de salinidad e hidroperíodo con la estructura y composición florística de las comunidades de *Chrysobalanus icaco*

Las Figuras 6 y 9 presentan modelos conceptuales que representan la fisionomía y los cambios en la composición florística que experimentan las comunidades de *C. icaco* del Delta Inferior del Orinoco, determinadas por las variaciones individuales o combinadas de salinidad e hidroperíodo.

El hidroperíodo anual representa el tiempo durante el cual el sustrato orgánico a nivel de las raíces de la comunidad considerada está completamente saturado y cubierto con una lámina de agua. Los modelos indican que en las comunidades de *C. icaco* se producen aumentos graduales de la altura de los individuos y cambios en su forma de crecimiento, debido a una mayor asignación del carbono fotosintético a la biomasa aérea, en la medida que disminuye el estrés por la acción individual o combinada de los factores salinidad e hidroperíodo. Este cambio en la arquitectura de los individuos y en la asignación del carbono fotosintético, indica un alto grado de plasticidad fenotípica de esta especie. En los experimentos realizados con la var. *icaco* en los Everglades, Estados Unidos de Norteamérica, se ha encontrado que la reducción de la duración del hidroperíodo por debajo de un cierto umbral se traduce en un incremento relativo de la biomasa aérea (Sklar *et al.* 2004, 2006). Sin embargo, aun no se ha esclarecido el valor adaptativo de estas respuestas. Es posible que la mayor biomasa radicular pudiera estar relacionada con la mayor densidad de raíces leñosas gruesas cuando se alarga el hidroperíodo. Este hecho pudiera ser la causa de la elevación local del sustrato que experimentan los matorrales tipo islas de *C. icaco* cuando están rodeados por herbazales de pantano (Figura 9). Este tipo de matorral de *C. icaco* es relativamente común en el Delta Inferior, así como también en la Planicie Cenagosa Costera Nororiental (A en Figura 1). En ambas, los matorrales tipo islas

de *C. icaco* interrumpen la continuidad de los herbazales de pantano dominados por *Lagenocarpus guianensis* o por los de *Fuirena umbellata* asociados con hidroperíodos de 6 a 8 meses al año.

Los bosques donde los individuos de *Chrysobalanus icaco* alcanzan 11 m de altura solo se encuentran en bancos convexos asociados a sustratos orgánicos adyacentes a caños de marea secundarios o terciarios, que se inundan en el Delta Inferior por poco tiempo durante el máximo pico de lluvias en combinación con la acción de las mareas. En estos casos, el hidroperíodo no sobrepasa los 4 meses durante el año, mientras que las aguas son prácticamente limnéticas durante la mayor parte del año (agua dulce con salinidad < 0,5 partes por mil).

Consideraciones finales

Chrysobalanus icaco morado se diferencia claramente por su morfología y distribución geográfica de la *C. icaco* blanco. El primero también está presente en las islas arbóreas que interrumpen la continuidad del herbazal graminoide de pantano oligotrófico dominado por la ciperácea *Cladium jamaicensis* en los pantanos de turba del Parque Nacional de los Everglades del estado de Florida (Givnish *et al.* 2008).

Los resultados del presente trabajo destacan la considerable plasticidad fenotípica de esta especie leñosa y siempreverde, que puede adoptar un forma de crecimiento arbustiva no mayor de 2 m, cuando está limitada en su crecimiento por la acción aislada o combinada de salinidad y duración del hidroperíodo. El carácter de especie polimórfica y estrés tolerante, con una alta variabilidad fenotípica, le permite a *C. icaco* morado establecerse y tener éxito reproductivo en una variedad de condiciones que destacan por su marcada oligotrofia, como ocurre con los suelos arenosos y excesivamente drenados del sistemas de dunas costeras presentes en la isla Caneima, en el estuario del río Grande del Orinoco, así como en las extensas planicies de turba del Delta Inferior del Orinoco.

Bibliografía

- Beard JS (1973) The physiognomic approach. En: Whittaker RH (Ed.) *Ordination and Classification of Communities*. Handbook of Vegetation Science. Dr. Junk. The Hague Pp. 123-160.
- Buschbacher RJ (1984) *Changes in productivity and nutrient cycling following conversion of Amazon rain forest to pasture*. Ph. D. Thesis, University of Georgia, Athens, USA.
- Córdoba JR & M González Sanabria (1999) *Caracterización climática y del funcionamiento hidráulico fluvial del delta del Orinoco*. PDVSA Desarrollo Armónico de Oriente. 70 pp.
- CVG TECMIN (1991) *Clima, geología, geomorfología, suelos, vegetación*. Informe de Avance NC -20-16 Tomo 2. Proyecto Inventario de los Recursos naturales de la región Guayana, Ciudad Bolívar. 817 pp.
- Francis JK & CA Lowe (2000) *Bioecología de árboles nativos y exóticos de Puerto Rico y las Indias Occidentales*. U.S. Department of Agriculture, General Technical Report IITF-15. 582 pp.

- Galloway JS, Likens GE, Keene WE & JM Miller (1982) The composition of precipitation in remote areas of the world. *Journal of Geophysical Research* 87:8771-8786.
- Givnish TJ, Volin JC, Owen VD, Volin VC, Muss JD & PH Glaser (2008) Vegetation differentiation in the patterned landscape of the central Everglades: importance of local and landscape drivers. *Global Ecology and Biogeography* 17:384-402.
- González V (1997) Caracterización de las distintas comunidades de plantas a ser interceptadas por la ruta y el corredor del oleoducto Caripito – Guiria. *Ecology and the Environment*. Caracas. 57 pp.
- González V (1998) *Un análisis preliminar de la vegetación del bloque petrolero Punta Pescador asignado a Conoco*. Estado Delta Amacuro. Geohidra. Caracas. 32 pp.
- González V (1999) *La vegetación del delta del Orinoco. Entre los caños Manamo y Macareo*. PDVSA-DAO-UCV-CorpoMene. 212 pp.
- González V (2003a) *La vegetación del Proyecto Corocoro. Delta Inferior del Orinoco*. Ecology and Environment-Conoco. Caracas. 57 pp.
- González V (2003b) *Evaluación ecológica rápida de la Reserva de Biosfera del Delta del Orinoco y cinco áreas pilotos a mayor resolución*. PNUD, MARNR, Ambioconsult. Caracas. 439 pp.
- González V (2005) *La vegetación y su dinámica en el tiempo del Parque Nacional Laguna de Tacarigua y áreas adyacentes*. Convenio Fonacit – UCV. Anexos I y II de mapas de vegetación del área de estudio en distintos períodos de tiempo. 199 pp.
- González V (2007) La vegetación de la isla de Margarita y sus interrelaciones con el ambiente físico. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 167:131-161.
- Kent M (2012) *Vegetation Description and Data Analysis: A Practical Approach*. Wiley – Blackwell. London. 363 pp.
- Lindeman JC (1953) The vegetation of the coastal region of Suriname. *The vegetation of Suriname*. Van Eeeden Foundation. Amsterdam. I (1):135 pp.
- Lindeman JC & SP Molenaar (1959) Preliminary Survey of the vegetation types of Northern Suriname. *The Vegetation of Suriname*. Van Eeeden Foundation. Amsterdam. I (2):45 pp.
- MARNR (1979) Inventario Nacional de Tierras. Delta del Orinoco y golfo de Paria. *Serie de informes Científicos Zona 2*. 229 pp.
- Sklar F, Coronado-Molina C & A Gras (2004) Ecological effects of hydrology. En: Redfield G & F Nearhoof (Eds) *The 2004 Everglades Consolidated Report*. South Florida Water Management District. West Palm Beach, FL. Pp. 13-19.
- Sklar FH, Cook M, Call E, Shuford R, Kobza M, Johnson R, Miao S, Korvela M, Coronado C, Bauman L, Leeds J, Garrett B, Newman J, Cline E, Newman S, Rutchey K & C McVoy (2006) *Ecology of the Everglades Protection Area*. Chapter 6. Plant Ecology, South Florida Environmental Report. South Florida Water Management District. West Palm Beach, FL. Pp. 31-43.
- The Plant List. <http://www.theplantlist.org/> consultada diciembre 5, 2012.
- Vann JH (1969) *Landforms, Vegetation, and Sea Level Change along the Guiana Coast of South America*. State University College at Buffalo Technical Report No. 3. Buffalo, New York. 128 pp.
- Whittaker RH (1975) *Communities and Ecosystems*. MacMillan. London. 387 pp.

Las cactáceas como elementos de caracterización de ambientes áridos y semiáridos en Venezuela

Jafet M. Nassar¹, Grisel Velásquez¹, Julio César Romero-Briceño² y Ernesto Medina¹

¹Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Venezuela.

²Centro de Investigación y Reproducción de Especies Silvestres (CIRES), Mérida, Edo. Mérida, Venezuela.

Resumen

Dentro del espectro de provincias de humedad caracterizadas en el país con base en la relación precipitación/temperatura, cerca de 5 % es considerado como zonas áridas y semiáridas. Dichas áreas están sometidas a condiciones climáticas extremas, con elevados déficits hídricos durante la mayor parte del año. Las comunidades animales y vegetales que en ellas encontramos poseen numerosas adaptaciones de tipo morfológico, fisiológico y conductual, que les permiten sobrevivir y reproducirse exitosamente en ese tipo de ambientes. Las cactáceas constituyen una de las familias de plantas vasculares más representativas de la flora asociada a este tipo de regiones en el continente americano y el Caribe. Para Venezuela se reconocen 40 especies de cactus con distribuciones geográficas bastante disímiles. A pesar de su ubicuidad, importancia ecológica y potencial uso económico, este grupo de plantas ha sido relativamente poco estudiado en nuestro país. Dentro de las necesidades de conocimiento que deben ser satisfechas, está el lograr entender las interacciones que determinan la distribución espacial de cada especie y su asociación con los distintos ecosistemas. Este capítulo tiene como objetivo fundamental describir la relación existente entre la aridez ambiental en Venezuela, determinada por factores climáticos y edáficos, y la distribución espacial de las cactáceas. No todas las especies de cactus de Venezuela están restringidas a las provincias áridas y semiáridas; varias de ellas se encuentran en las provincias subhúmedas y húmedas del país. Cerca de la mitad (47,5 %) de las especies están principalmente asociadas a ambientes áridos y semiáridos, pudiendo en algunos casos establecerse también en climas subhúmedos secos. Otro grupo menor de especies (12,5 %), por el contrario, no está presente en este tipo de ambientes. La asociación existente entre muchas especies de cactus con las zonas áridas y semiáridas de Venezuela tiene implicaciones importantes en términos del nivel de riesgo al que estas plantas están potencialmente sometidas, ya que la mayor parte de estos ambientes están ubicados fuera de áreas protegidas. Las iniciativas que se pueden plantear a favor de la conservación de las zonas áridas y semiáridas del país, deberían utilizar como uno de los argumentos biológicos el hecho comprobado de que la mitad de todas las especies de cactáceas presentes en Venezuela, y por tanto todos los beneficios que podemos obtener de ellas, dependen en buena medida de la preservación de estos ambientes.

Introducción

Gran parte del territorio de Venezuela se caracteriza por poseer un clima estacionalmente seco (Hueck 1960; Walter & Medina 1971; Sarmiento 1972; Ewel *et al.* 1968). La magnitud de la precipitación y la duración del período seco anual se reflejan en cambios en la densidad, altura y composición de la vegetación, que en

Tabla 1
Designación de tipos de vegetación estacionalmente seca en Venezuela

Hueck (1960)	Ewel <i>et al.</i> (1968)	Sarmiento (1972)	Matteucci (1987)
Bosques deciduos semi secos del Caribe (espinares y cujizales)	Bosque seco tropical	Bosque semi-deciduo	Bosque deciduo
Bosques secos en la región Caribe (cardonales)	Bosque muy seco tropical Monte espinoso tropical	Bosque deciduo Bosque espinoso	Arboleda espinosa Arboleda espinosa decídua
Vegetación extremadamente seca semidesértica	Maleza desértica tropical	Matorral espinoso (cardonal)	Matorral de cactáceas
Bosques secos de valles interandinos	Bosque espinoso premontano Bosque seco premontano Bosque seco montano bajo		

general recibe el nombre de bosques secos o estacionalmente secos (Beard 1944; Sarmiento 1972; Vareschi 1980; Fajardo *et al.* 2005). Este tipo de vegetación ha estado sometida por siglos a una fuerte presión antrópica, derivada de la explotación agrícola, la extracción de leña, o a la ganadería caprina extensiva, al extremo que la mayor parte de ella ha desaparecido o ha sido transformada en comunidades secundarias en diferente estado de degradación (Tamayo 1941, 1963; Medina 1985; Soriano & Ruiz 2003). Los estudios ecológicos de estos bosques en Venezuela son relativamente escasos. Entre ellos deben destacarse los estudios pioneros de Tamayo (1944, 1963, 1967) y Smith (1975), en los que se enfocan los aspectos estructurales y florísticos, y los trabajos de Ewel *et al.* (1968), Sarmiento (1972) y Mateucci (1987), en los que se establecen claras correlaciones entre clima y estructura de la vegetación. En estos últimos, se definen relaciones entre vegetación e índices climáticos que estiman disponibilidad de agua basadas en precipitación y temperatura, pero que calculan valores de evapotranspiración mediante ecuaciones que difieren cualitativamente.

Las denominaciones de los tipos de vegetación estacionalmente seca son variadas según el autor proponente, pero coincidentes en muchas de sus características (Tabla 1). Las denominaciones incluyen características fenológicas (especies caducifolias), estructurales (espinares, cardonales) y climáticas (seco, o muy seco) e incluso geográficas. Hueck (1960) distingue los bosques secos de la región Caribe de los bosques secos de los valles interandinos, mientras que Ewel *et al.* (1968) separan estos bosques por el piso altitudinal en el cual se encuentran.

La fisonomía y composición florística de estas formaciones vegetales han sido descritas repetidamente. Entre las más detalladas se destacan las de Sarmiento (1972, 1975), Ewel *et al.* (1968), Mateucci (1987) y la revisión de Soriano & Ruiz (2003). La única de ellas que considera explícitamente el efecto térmico por variación altitudinal es la de Ewel *et al.* (1968). Estos autores distinguen bosques secos tropicales (Temperatura media anual $T > 24$ °C), premontanos (T 18–24 °C) y montano bajos (T 12–18 °C).

Dentro de este conjunto de formaciones de carácter estacional, la familia Cactaceae gana importancia como componente vegetal representativo y descriptivo de la

flora en función del incremento del grado de aridez, condición ambiental en respuesta a la cual estas plantas han evolucionado caracteres morfológicos, fisiológicos y bioquímicos especializados, siendo la succulencia uno de los más conspicuos (Gibson & Nobel 1990).

En la actualidad, se reconocen 1.438 especies de cactáceas (Hunt 2006), siendo en su gran mayoría especies nativas del continente americano (Anderson 2001), con la excepción de unas pocas epifíticas del género *Rhipsalis* (Roland-Gosselin 1913). En el continente abarcan un ámbito de distribución geográfica muy amplio, incluyendo zonas templadas, subtropicales y tropicales de Norte, Centro y Suramérica, además de estar ampliamente distribuidas en la región del Caribe. La mayor diversidad genérica y específica de las especies terrestres, generalmente muy tolerantes a condiciones áridas, se encuentran en tres centros de radiación: México y el suroeste de los Estados Unidos, los Andes sur occidentales (Perú, Bolivia, Chile y Argentina), y el nordeste de Brasil. Por otra parte, la mayor diversidad de especies epifíticas se encuentra en zonas tropicales más húmedas, como la Mata Atlántica del sureste de Brasil, Bolivia y en bosques húmedos de Centro América (Anderson 2001).

Contrastando con la elevada riqueza observada en las zonas subtropicales, en Venezuela y Colombia se reconocen sólo 40 y 45 especies de cactus, respectivamente (Ponce 1989; Hokche *et al.* 2008), lo que permite afirmar que estos países poseen una flora de cactáceas relativamente pobre en comparación con los centros de radiación de la familia. Esta condición se explica en parte por la relativa baja proporción de zonas áridas y semiáridas representadas en el país (< 5 %) y por el bajo número de formas epifitas presentes en los bosques secos y siempreverdes en comparación con regiones como Centro América (Ponce 1989). Un número importante de especies terrestres se distribuyen principalmente en zonas de clima árido y semiárido, incluyendo enclaves áridos en la cordillera de los Andes (Ponce 1989), pudiendo considerárseles como indicadores de ambientes en los que la disponibilidad de agua es limitada, pero también, como reveladoras de degradación de la vegetación por sobrepastoreo.

En este capítulo se describe la asociación existente entre la aridez ambiental en Venezuela, determinada por factores climáticos y edáficos, y la distribución espacial de las cactáceas como uno de los elementos florísticos característicos de este tipo de ambientes.

Ambientes áridos y semiáridos

La aridez de un ambiente terrestre en su forma más elemental puede definirse como el balance entre precipitación (P) y evaporación (E) o evapotranspiración (Et) cuando se destaca que la transpiración de la capa vegetal es un componente importante del proceso. Et depende de la incidencia de la energía solar en el área de estudio, y el cociente P/Et es un índice de aridez que permite separar climas húmedos (P/Et>1) y climas secos (P/Et<1). Las estimaciones de aridez pueden hacerse con promedios anuales o con promedios más frecuentes (semanales o mensuales), con los que se puede evaluar el grado de estacionalidad del clima y contabilizar el número de períodos (meses o semanas) secos durante el año.

Esta evaluación climática de la aridez ambiental no permite detectar la presencia de biotopos áridos en áreas climáticamente húmedas. Esto se debe a que el concep-

Tabla 2
Provincias de humedad de acuerdo a los índices de Holdridge (1947, 1959) y Bailey (1979)

Provincia de humedad	Relación Holdridge		Índice de Bailey	P/T
	Et/P	P/Et		
Árida	8-4	0,125-0,25	<2,5	<17
Semiárida	4-2	0,25-0,5	2,5-4,7	17-32
Subhúmeda	2-1	0,5-1	4,7-8,7	32-57
Húmeda	1-0,5	1-2	8,7- 16,2	57-110
Perhúmeda	<0,5	>2	>16,2	>110

to de «agua disponible para la vegetación» debe completarse con otros parámetros, tales como infiltración de agua en el suelo y escorrentía superficial. Por ejemplo, bajo un régimen de precipitación y evaporación determinado, la cantidad de agua disponible

depende de la capacidad de retención de agua del suelo. En áreas tropicales con regímenes de precipitación baja (< 500 mm), en suelos arenosos se dispone de mayor cantidad de agua para la vegetación que en suelos arcillosos, puesto que en estos últimos el agua se retiene con mayor fuerza. Lo contrario ocurre bajo regímenes de precipitación alta (> 1500 mm).

Una consideración especial la requieren los hábitats epifíticos, ocupados por una flora muy diversa en regiones tropicales. Estos hábitats tienden a ser mucho más secos que el ambiente en el cual se encuentran, esencialmente porque no tienen capacidad de almacenamiento de agua. Las plantas que allí viven dependen de la precipitación diaria y la deposición nocturna de rocío. En esos hábitats se encuentran especies de Orchidaceae, Bromeliaceae y Cactaceae, tolerantes a la sequía y con capacidad de fijación nocturna de CO₂ (Medina 1996; Medina & Huber 1998).

La medición de la precipitación es metodológicamente sencilla, mientras que la evaporación requiere de dispositivos especiales como lisímetros y evaporímetros. La evaporación potencial puede también estimarse con precisión si se miden simultáneamente varios parámetros climáticos (radiación solar, temperatura y humedad relativa del aire y velocidad del viento). Por lo general, no se dispone ni de dispositivos especiales, ni del conjunto de parámetros climáticos indispensables para los cálculos de evapotranspiración real, como es el caso de la mayor parte del territorio de Venezuela. Por ello, se han desarrollado varios índices utilizando sólo la temperatura media como estimador de evapotranspiración (ver discusión de estos índices en Holdridge 1959; Bailey 1979; Allen *et al.* 2006, entre muchas otras referencias apropiadas). Estas estimaciones son necesariamente menos precisas, pero su empleo a gran escala ha permitido hacer evaluaciones aceptables sobre el grado de aridez climática en muchas regiones del mundo tropical y subtropical.

Distribución de las provincias de humedad climática en Venezuela

Desde un punto de vista práctico, la identificación de áreas con clima estacionalmente seco en Venezuela sobre la base de parámetros simples como precipitación (P) y temperatura (T), permite una estimación cuantitativa trasladable a representaciones cartográficas. Estos mapas climáticos pueden orientar la localización de comunidades vegetales específicas y el análisis del estado de conservación en cada una de ellas.

Holdridge (1947, 1959) propuso que el producto de la biotemperatura media anual (T) (temperaturas por debajo de 0 °C no se toman en cuenta para el promedio), en

esencia la temperatura media anual para regiones tropicales, multiplicada por el factor 58,93, es una estimación de la evapotranspiración del área (Et). Los cocientes Et/P o P/Et permiten separar provincias de humedad (Tabla 2).

Por su parte, Bailey (1958, 1979) propuso una fórmula basada en una teoría más compleja de la relación entre temperatura y evaporación. El índice anual de Bailey (S) se calcula así

$$S = \sum s_i = 0,018 \star P(\text{mm}) / 1,045^{T(^{\circ}\text{C})},$$

donde s_i es el índice de humedad mensual. Para zonas entre 0° y 10° de latitud, pueden utilizarse los promedios anuales de temperatura y la precipitación total. Los valores de este índice también permiten separar provincias de humedad (Tabla 2).

Los cocientes P/Et calculados según Holdridge y S calculados según Bailey son funciones lineales entre sí y del cociente P/T (Figura 1). El gráfico se elaboró con valores reales de promedios de precipitación y temperatura para estaciones meteorológicas de Venezuela, tomados del Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología (<http://www.inameh.gob.ve/>). Como se observa, ambos índices tienen una estrecha relación con los cocientes P/T, lo cual es particularmente aplicable para regiones tropicales, donde las diferencias entre medias máximas y mínimas mensuales de temperatura son menores que las variaciones térmicas diarias (Walter & Medina 1971).

Seleccionamos el índice más simple, P/T, para elaborar un mapa de provincias de humedad de Venezuela que pudiese orientar sobre la extensión geográfica de las regiones con mayor probabilidad de albergar vegetación xerofítica, que son los tipos de vegetación donde se presentan con mayor frecuencia y abundancia especies de cactáceas.

Para elaborar el mapa de provincias de humedad, utilizamos como base las imágenes *raster* de temperatura media anual y precipitación anual de las variables climáticas del WorldClim, disponibles en el portal <http://www.worldclim.org/bioclim>. Estas capas se generaron a través de la interpolación de los datos climáticos de promedios mensuales de estaciones meteorológicas en una cuadrícula de resolución de 30 segundos de arco (a menudo denominado como resolución de «1 km²») (Hijmans *et al.* 2005). Con el programa ARCGIS versión 10.0, en el módulo de análisis espacial, utilizamos la herramienta de mapa de álgebra para generar los índices de aridez expresados como P(mm)/T(°C). Se obtiene así una imagen *raster* con gradientes delimitados de acuerdo a los límites entre provincias de humedad indicados en la Tabla 2. Sobre este mapa se superpuso la capa de la división política de Venezuela y se colocaron nombres de centros poblados.

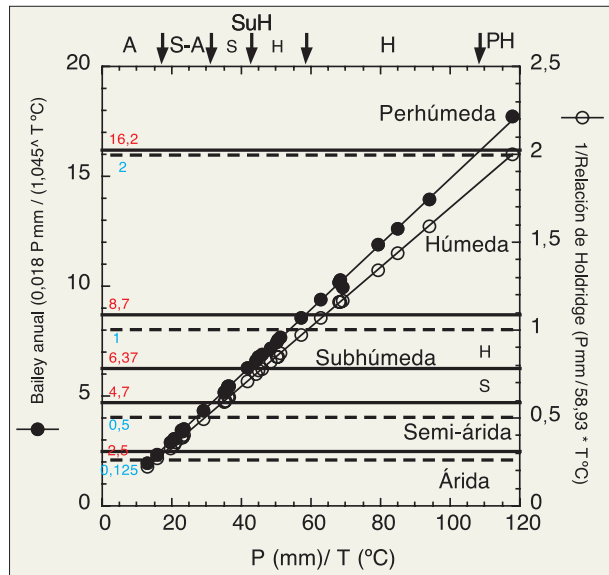


Figura 1. Relación lineal entre las provincias de humedad determinadas con los índices de Holdridge (Ewel *et al.* 1968) y Bailey (1958) con los cocientes simples de precipitación anual (mm) y temperatura media anual (°C). Las líneas horizontales y los números asociados indican los límites de las provincias de humedad. Bailey S: líneas continuas y números en rojo; Holdridge P/Et: líneas cortadas y números azules.

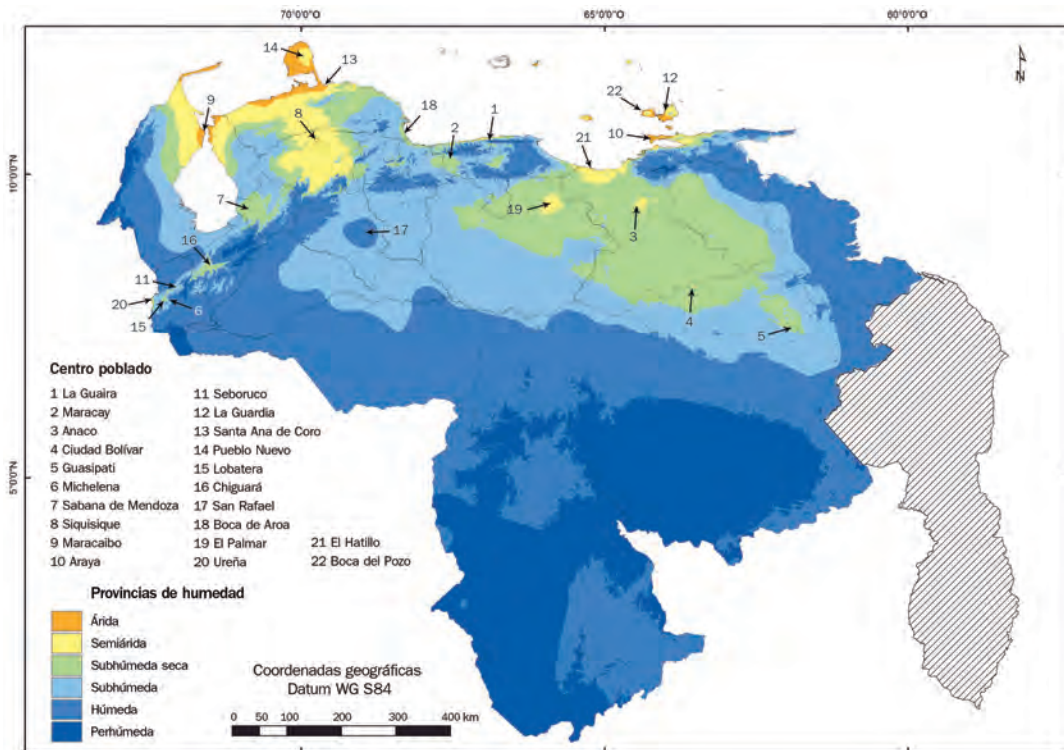


Figura 2. Delimitación de provincias de humedad de acuerdo a los cocientes P/T.

El mapa generado (Figura 2) presenta una separación de provincias de humedad por encima de los 7° N, similar o más detallada de lo que se puede inferir del mapa de Ewel *et al.* (1968). Las provincias húmedas y perhúmedas no se separan apropiadamente. Las similitudes entre el presente mapa y el de Ewel *et al.* (1968) derivan de que este último fue desarrollado con base en el sistema de Holdridge explicado antes, basado en parámetros promedio de precipitación y temperatura, pero complementado con observaciones de campo y fotografías aéreas. Algunas diferencias se derivan probablemente de que las bases de datos climáticos utilizadas en estos procedimientos difieren en densidad y duración.

El mapa de provincias de humedad, revela varios aspectos de importancia con relación a la distribución de climas secos en Venezuela y la asociación de especies de cactáceas con estas áreas:

- 1) Los Llanos occidentales, que incluyen gran parte del estado Apure y el suroeste de Barinas, tienen un clima húmedo. Hacia el centro de la región, el norte de Barinas, el centro y sur de Portuguesa y Cojedes y todo el sur del Guárico, son subhúmedos. En la región oriental, el este de Guárico, todo Anzoátegui y el oeste de Monagas pertenecen a la provincia subhúmeda seca. Esta separación climática tiene implicaciones muy significativas sobre el tipo de sabanas y bosques que en ellas se desarrollan. Las características climáticas se agregan a la fuerte diferenciación edáfica que caracteriza a estas mismas regiones. Las provincias húmeda y subhúmeda son relativamente pobres en cactáceas terrestres. Por el contrario, dentro de la provincia subhúmeda seca pueden encontrarse enclaves con suelos de baja capacidad de retención de agua, en los que encontramos a las cactáceas como un elemento más de la vegetación (p. ej. *Acanthocereus tetragonus* y *Subpilocereus repandus*).

- 2) Al nororiente se destacan regiones áridas y semiáridas, especialmente en las islas y zonas costeras. En la isla de Margarita se distingue sólo una pequeña región subhúmeda que corresponde al Cerro El Copey, cuya humedad efectiva aumenta notablemente por el efecto de condensación de la humedad transportada por los vientos alisios. La península de Araya es esencialmente árida, así como también la costa norte de Anzoátegui. En todas estas zonas se observan poblaciones abundantes de varias especies de cactáceas. Llama la atención la presencia de bolsones semiáridos en Guárico y Anzoátegui, en los cuales pueden existir poblaciones de cactáceas relativamente aisladas de sus áreas de distribución principal.
- 3) Al oeste del país se encuentra la mayor concentración de áreas áridas y semiáridas, en las que las cactáceas constituyen un elemento conspicuo y en muchos casos predominante. Se observan gradientes de humedad en dirección noreste-suroeste, seguramente asociados a la influencia de los vientos alisios. La región norte de Zulia y Falcón, que incluye parte de la península de Guajira y la península de Paraguaná, corresponde a provincias de humedad predominantemente áridas. En la península de Paraguaná se observa el efecto de elevación del cerro Santa Ana. Gran parte del centro-sur de Falcón y el norte de estado Lara tienen un clima semiárido propicio para el desarrollo de cactáceas. En el estado Lara la zona semiárida colinosa presenta variaciones notables en sus características edáficas, lo cual podría estar asociado con la distribución heterogénea de cactáceas terrestres (Ferrer-Veliz & De Paz y Bautista 1985).
- 4) En la región de la cordillera de los Andes se distinguen claramente tres zonas pertenecientes a la provincia subhúmeda seca. Estas zonas se localizan al este de Trujillo y en las zonas de Lagunillas en el estado Mérida y Ureña en el estado Táchira. Una cuarta zona al noreste de Ureña, relativamente pequeña, conocida como La Quinta, completaría el conjunto de enclaves subhúmedos secos de la cordillera andina venezolana. En su conjunto, estas regiones son de particular interés para el estudio de la biología de cactáceas por la presencia de especies y subespecies endémicas (Ponce 1989; Soriano & Ruiz 2003).

Cactáceas de Venezuela y su relación con las zonas áridas y semiáridas

La información nacional más actualizada disponible sobre las especies de cactus presentes en Venezuela es la publicada en el *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela* (Hokche *et al.* 2008). En esta publicación, revisada por Baltasar Trujillo (Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela, Maracay), la lista de cactáceas reconocidas incluye 18 géneros y 40 especies:

Subfamilia Cactoideae:

Tribu: Cacteeae: *Mammillaria*

Mammillaria columbiana subsp. *columbiana* Salm-Dyck

M. mammillaris (Linnaeus) H. Karsten

Tribu Cereaeae: *Cereus*, *Melocactus*, *Pilosocereus*, *Praecereus*, *Subpilocereus*

Cereus hexagonus (Linnaeus) P. Miller

- Melocactus andinus* subsp. *andinus* R. Gruber ex N.P. Taylor
M. curvispinus subsp. *caesius* (H.L. Wendland) N.P. Taylor
M. curvispinus subsp. *curvispinus* Pfeiffer
M. mazelianus Riha
M. neryi K. Schumann
M. schatzlii H. Till & R. Gruber
Pilosocereus kanukuensis (Alexander) Leuenberger
P. lanuginosus (Linnaeus) Byles & G.D. Rowley
P. moritzianus (Otto) Byles & G.D. Rowley
P. tillianus Gruber & Schaltz
Praecereus euchlorus subsp. *smithianus* (Britton & Rose) N.P. Taylor
Subpilocereus horrispinus (Backeberg) Backeberg
S. mortensenii (Croizat) Trujillo & Ponce
S. repandus (Linnaeus) Backeberg
S. russelianus (Otto) Backeberg
- Tribu Hylocereeae: *Disocactus*, *Epiphyllum*, *Hylocereus*, *Pseudorhipsalis*, *Rhipsalis*,
Selenicereus
Disocactus amazonicus (K. Schumann) D.R. Hunt
Epiphyllum hookeri Haworth
E. phyllanthus (Linnaeus) Haworth
Hylocereus lemairei (W.J. Hooker) Britton & Rose
Pseudorhipsalis ramulosa (Salm-Dyck) Barthlott
Rhipsalis baccifera subsp. *baccifera* (J.S. Miller) Stearn
R. floccosa subsp. *pittieri* (Britton & Rose) Barthlott & N.P. Taylor
Selenicereus inermis (Pfeiffer) Britton & Rose
S. wittii (K. Schumann) G.D. Rowley
- Tribu Pachycereeae: *Acanthocereus*, *Pseudoacanthocereus*, *Stenocereus*
Acanthocereus tetragonus (Linnaeus) Hummelinck
Pseudoacanthocereus sicariguensis (Croizat & Tamayo) N.P. Taylor
Stenocereus griseus (Haworth) Buxbaum
- Subfamilia Opuntioideae: *Cylindropuntia*, *Opuntia*
Cylindropuntia caribaea (Britton & Rose) F.M. Knuth
Opuntia bisetosa Pittier
O. boldinghii Britton & Rose
O. caracassana Salm-Dyck
O. curassavica (Linnaeus) P. Miller
O. elatior P. Miller
O. lilae Trujillo & Ponce
O. pubescens Pfeiffer

O. schumannii A. Berger

Subfamilia Pereskioideae: *Pereskia*

Pereskia aculeata P. Miller

P. guamacho F.A.C. Weber

En esta lista se identifican siete especies endémicas para Venezuela: *Mammillaria mammillaris*, *Melocactus andinus*, *M. schatzlii*, *Pilosocereus tillianus*, *Subpilocereus mortensenii*, *Opuntia bisetosa* y *O. lilae*. Las láminas 1-5 muestran especies de cactáceas características de diversos ecosistemas de Venezuela.

En el ámbito internacional, la publicación más actualizada y completa sobre los taxones reconocidos para la familia Cactaceae es *The New Cactus Lexicon* (Hunt 2006), obra basada en una consulta exhaustiva y amplia a los más destacados especialistas mundiales de los distintos grupos de cactáceas. De acuerdo a esta fuente, para Venezuela se reconocen solo 35 especies, eliminándose de la lista a *Pilosocereus kanukuensis*, *P. moritzianus* y *P. tillianus*, todas consideradas sinónimos de *Pilosocereus lanuginosus*, y a dos opuntias, *O. bisetosa*, considerada sinónimo de *O. caracassana*, y *O. lilae*, considerada sinónimo de *O. curassavica*. Sin embargo, *O. lilae* es tratada por Majure *et al.* (2012) como una especie plena en un reciente análisis filogenético realizado para el género, solo que esta especie se propone como un miembro del género *Tacinga*, mayormente asociado a especies distribuidas en Brasil. Por otro lado, para varias especies los nombres reconocidos cambian: *Disocactus amazonicus* es reconocida como *Pseudorhypsalis amazonica* (K. Schumann) Bauer 2003, *Selenicereus wittii* es reconocida como *Strophocactus wittii* (K. Schumann) Britton & Rose 1913, *Hylocereus lemairei* es reconocida como *H. monacanthus* (Lemaire) Britton & Rose 1920, y el género *Subpilocereus* es reconocido como *Cereus*: *Cereus horrispinus* Backeberg 1930, *C. mortensenii* (Croizat) D.R. Hunt & N.P. Taylor 1991, *C. repandus* (Linnaeus) P. Miller 1768 y *C. fricii* Backeberg 1930; esta última especie en sustitución de *Subpilocereus russelianus*. De acuerdo a esta fuente, sólo se aceptarían dos especies endémicas para Venezuela: *Cereus mortensenii* y *C. fricii*, debido a que *Melocactus andinus* y *M. schatzlii* están reportadas también para Colombia, razón por la cual se podría hablar de endemismos de Venezuela sólo a nivel de las subespecies de estos dos melocactus.

Escapa de los objetivos del presente trabajo fijar posición sobre las discrepancias observadas entre las dos fuentes bibliográficas citadas respecto a la lista de especies de cactáceas reconocidas para Venezuela; sin embargo, para el fin práctico de describir y discutir la relación que presentan estas plantas con las regiones áridas y semiáridas del país, hemos decidido utilizar la lista de cactáceas del *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*.

Formas de crecimiento de las cactáceas venezolanas

Las cactáceas presentes en Venezuela muestran algunas de las formas de crecimiento más comúnmente reportadas para la familia: Arborescentes foliadas, arborescentes columnares, arbustos columnares decumbentes, arbustos, arbustos matorralosos, hierbas suculentas, formas globosas-cilíndricas, epífitas, epífitas-trepadoras y lianas (Hokche *et al.* 2008).

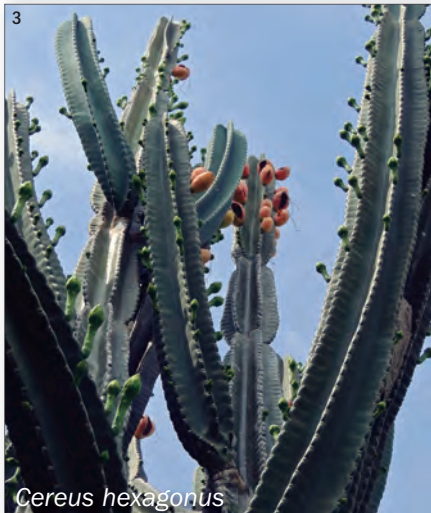


Lámina 1.



Lámina 2.

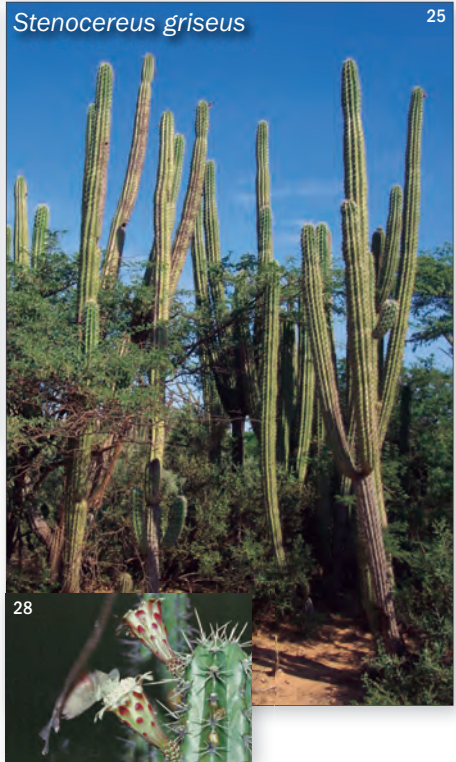


Lámina 3.



Opuntia bisetosa

29



O. bisetosa

30



Opuntia schumanni

31



32

Opuntia curassavica



33

Opuntia caracassana



34

O. caracassana



35

Opuntia elatior



36

Cylindropuntia caribaea

Lámina 4.



Pereskia guamacho



P. guamacho

Lámina 5.

Fotografías: Valter Goncalvez (1); Julio C. Romero-Briceño (2, 6, 9, 11, 16, 26); Jafet Nassar (5, 7-8, 13-14, 17, 23, 25, 27, 28, 31-32); Ernesto Medina (3-4, 10, 12, 15, 18-22, 24, 29-30, 33-38).

La única forma arborescente foliada corresponde a *Pereskia guamacho*, que se presenta como árboles con abundantes ramas, más o menos alargadas, de 4-8 m de altura. Donde se la observa, es relativamente abundante.

La condición arborescente columnar se presenta en varias especies que asemejan la forma de candelabros, llegan a alcanzar varios metros de altura (3-12 m) y pueden estar ramificadas desde la base o presentar un tronco principal, a partir del cual ocurre la ramificación. Se incluyen en este grupo a: *Cereus hexagonus*, *Pilosocereus kanukuenensis*, *P. lanuginosus*, *P. moritzianus*, *P. tillianus*, *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus*. Con excepción de *P. tillianus*, las otras especies se presentan en amplias extensiones y son relativamente abundantes. Mientras que *C. hexagonus* se observa generalmente en áreas montañosas y sabanas con los individuos relativamente distanciados entre sí, las otras especies de cactus columnares pueden formar agregaciones bastantes densas, sobre todo en planicies, llegando a constituir una formación vegetal típica de muchas zonas áridas conocida con el nombre de «cardonales».

Los cactus columnares arborescentes de tallos decumbentes difieren de los anteriores en este singular aspecto de sus tallos, que a medida que se extienden se inclinan hasta tocar el suelo y enraízan, y desde ese punto producen nuevas ramas, expandiéndose en una forma de dispersión vegetativa. Dentro de esta forma de crecimiento se incluyen: *Subpilocereus horrispinus*, *S. russelianus* y *Praecereus euchlorus*. Estas especies nunca llegan a formar las congregaciones de individuos que dan origen a los cardonales.

Los cactus en forma de arbustos presentan una estructura básica conformada por un tallo central basal, a partir del cual se producen ramas que se continúan subdividiendo reiteradamente durante la vida de la planta. La mayoría de las opuntias corresponden a esta forma de crecimiento, en la cual los cladodios serían las unidades articuladas de desarrollo del individuo. Estos arbustos llegan a alcanzar entre 0,5 y 5 m de altura. Se incluyen en este grupo: *Opuntia bisetosa*, *O. boldinghii*, *O. caracassana*, *O. elatior*, *O. lilae* y *O. schumannii*. Los cactus en forma de arbustos matorralosos, como su nombre lo indica, forman matorrales espinosos con múltiples ramas que pueden llegar a ser bastante

intrincados, y dependiendo de la especie, pueden ser de bajo porte o alcanzar varios metros de altura. Se incluyen en este grupo a *Cylindropuntia caribaea*, *Acanthocereus tetragonus* y *Pseudoacanthocereus sicariguensis*.

Como hierbas suculentas se reconocen a dos especies de opuntias de hábitos rastrojos, en las que domina el crecimiento de tipo horizontal sobre el suelo, llegando a producir en ocasiones alfombras bastante tupidas, aunque a veces pueden tener crecimiento vertical. Dentro de esta forma de crecimiento encontramos dos especies: especies: *Opuntia curassavica* y *O. pubescens*.

Las formas globoso-cilíndricas son fácilmente distinguibles como forma de crecimiento entre los cactus, ya que el cuerpo de los individuos es de tipo esferoidal o cilíndrico, variando el diámetro y altura según la especie. Estas especies pueden crecer solitarias o formando pequeños grupos o conglomerados. Por lo general, donde se las encuentra son abundantes, ocupando espacios abiertos en terrenos planos o pedregosos con cierto grado de inclinación. Las especies incluidas en esta forma de crecimiento son: *Mammillaria mammillaris*, *M. columbiana*, *Melocactus curvispinus*, *M. andinus*, *M. schatzlii*, *M. mazelianus* y *M. neryi*. Todas las especies de melocactus se distinguen además por presentar un cefalio en la región apical, a manera de cojín denso formado por fibras blancas suaves y espinas rojas muy delgadas. Este cefalio se desarrolla al alcanzar el individuo la madurez reproductiva, y dentro de él se forman las flores.

Las cactáceas epífitas, como su nombre lo indica, enraízan y desarrollan su cuerpo vegetativo sobre otras plantas. Aunque comúnmente asociadas a hábitats boscosos, algunas especies pueden crecer en hábitats secos y abiertos de tipo estacional. Los tallos presentan crecimiento indeterminado y son alargados y variables en forma, desde cilíndricos y colgantes hasta aplanados y adosados a la superficie de la cual se apoyan. Son varias las especies clasificadas en esta forma de crecimiento: *Disocactus amazonicus*, *Epiphyllum hookeri*, *E. phyllanthus*, *Pseudorhypsalis ramulosa*, *Rhypsalis baccifera* y *R. floccosa*. Las cactáceas trepadoras-epífitas pueden crecer a partir del suelo y trepar sobre arbustos y árboles, de los cuales se apoyan, pudiendo independizarse del suelo. También pueden crecer directamente sobre otras plantas y trepar sobre sus ramas, no estableciendo nunca contacto con el suelo. Con esta forma de crecimiento se reconocen tres especies: *Hyllocereus lemairei*, *Selenicereus inermis* y *S. wittii*. Finalmente, para Venezuela se reconoce una especie con el hábito de crecimiento tipo liana, *Pereskia aculeata* que crece desde el suelo verticalmente y puede alcanzar las ramas de otras especies arbóreas.

Ámbito de distribución geográfica de las cactáceas en Venezuela

Vareschi es el coautor del primer estudio detallado de las condiciones ecológicas de la vegetación de los médanos de Coro (Edo. Falcón) (Lasser & Vareschi 1957), en el cual se describen las condiciones microclimáticas (radiación, temperatura, precipitación y evaporación) y el efecto del viento en el desarrollo y desplazamiento de dunas. En ese estudio se incluye por primera vez una detallada descripción de las unidades de vegetación características de la región de las dunas, entre las cuales se destaca la presencia de una comunidad dominada por suculentas, descrita por Vareschi como «Lemaireocereetum opuntiosum», y constituida por *Lemaireocereus (Stenocereus) griseus*, *Opuntia wentiana (caracassana)* y *Melocactus caesius (curvispinus)*. En su libro sobre ecología de la vegetación tropical (Vareschi 1980, 1992), se incluye una descripción detallada de la estructura de los bosques de suculentas en el estado

Lara. Los estudios de Vareschi confirman observaciones previas de Tamayo (1941, 1963, 1967) que indican un alto grado de perturbación de estas comunidades debido al pastoreo extensivo de caprinos.

Ponce (1989) señala una serie bastante amplia de formaciones vegetales en las que se distribuyen las cactáceas dentro de cuatro pisos climáticos en Venezuela: macrotérmico (0–800 m), macromesotérmico (800–1500 m), mesotérmico (1500–2200 m) y micromesotérmico (2200–2800 m). En estos pisos o estratos, la vegetación más rica en cactáceas está asociada a zonas con climas secos, principalmente áridos y semiáridos. La mayor parte de las especies se comportan como macrotérmicas, al menos en su límite inferior de distribución, pero en muchos casos poseen intervalos altitudinales de distribución relativamente amplios (p. ej. *Rhipsalis baccifera*, *Pilosocereus lanuginosus*, *Opuntia pubescens*, *O. bisetosa* y *Mammillaria columbiana*). Las principales formaciones vegetales con presencia de cactáceas identificadas por Ponce (1989) incluyen: vegetación subdesértica, cardonales, bosques deciduos y semideciduos, espinares, matorrales bajo-armados, matorrales alto-armados, bosques siempreverdes secos y lajas graníticas en bosques siempreverdes.

En este trabajo mostramos la distribución geográfica de las cactáceas venezolanas en ocho mapas generados a partir de combinar la información disponible en tres fuentes: 1) el trabajo de Ponce (1989), titulado *Distribución de cactáceas en Venezuela y su ámbito mundial*, 2) información compilada a partir de la revisión de muestras existentes en cuatro herbarios nacionales (Herbario «Luis Ruiz Terán», Facultad de Farmacia, Universidad de los Andes» [MERF]; Herbario «Víctor Manuel Badillo», Facultad de Agronomía, Instituto de Botánica Agrícola [MYPORT]; Herbario Nacional de Venezuela, Fundación Instituto Botánico de Venezuela «Dr. Tobías Lasser» [VEN]), y 3) observaciones de campo de los autores de esta publicación. Es importante aclarar que los datos de distribución espacial de especies derivados de trabajo de Ponce (1989), deben considerarse como aproximaciones, ya que en dicha publicación no se reportan coordenadas geográficas específicas para los registros presentados en los mapas que ilustran la distribución de cada especie. En general, consideramos que los datos disponibles sobre la distribución de la mayoría de las cactáceas presentes en Venezuela son insuficientes, y es necesario contribuir activamente en la generación de una base de datos más amplia y completa de registros georreferenciados, que nos permitan hacer mapas precisos de distribución espacial de estas especies. La distribución de especies se señala en mapas en los cuales se destacan las provincias de humedad árida, semiárida y subhúmeda seca, porque en las dos primeras se esperaba encontrar el mayor número de especies de cactáceas, mientras que en la provincia subhúmeda seca se encuentran bosques deciduos sometidos a una fuerte presión por la expansión de la frontera agrícola. Ellas representan las principales áreas de expansión potencial de cactáceas por procesos de degradación de vegetación y suelos.

A partir de los mapas producidos, podemos formular un índice de asociación de las especies a ambientes áridos y semiáridos (Índice AAS), simplemente dividiendo el número de localidades en las que una especie aparece dentro de áreas clasificadas como áridas y semiáridas entre el número total de localidades para las que existen registros de esa especie. Este índice varía entre 0,00 y 1,00. Valores iguales a 0,00 indican que la especie no está presente en ambientes áridos y semiáridos. A medida que el valor del índice incrementa, la asociación de la especie con estos ambientes va aumentando. Finalmente, valores iguales a 1,00 indican que la especie se encuentra estrictamente

asociada a ambientes de este tipo. Es importante aclarar que los valores calculados del índice AAS deben considerarse como preliminares, por cuanto éste depende de la frecuencia de colecciones registradas en los herbarios y la experiencia de campo de los autores. Es obvio que el área de distribución de varias de las especies listadas para el país es más amplia que la sugerida por los sitios de colección. En la medida que las colecciones botánicas de cactáceas venezolanas mejoren, se podrán obtener valores del índice AAS más representativos de la asociación de las especies con los ambientes áridos y semiáridos.

En función del valor de AAS encontrado para cada especie (Tabla 3), tenemos que cerca de la mitad (47,5 %) de las cactáceas venezolanas están principalmente asociadas a ambientes áridos y semiáridos ($AAS \geq 0,75$), pudiendo en algunos casos establecerse también en climas subhúmedos secos. Un subconjunto de estas especies, correspondiente al 27,5 % del total, están estrictamente asociadas a las zonas áridas y semiáridas. Dentro de este último grupo podemos citar a formas columnares como *Stenocereus griseus*, *Pilosocereus tillianus* y *Subpilocereus russelianus*, la mayor parte de las opuntias y la mayoría de las especies globosas. En el otro extremo del índice, encontramos que un 12,5 % de las especies del país no están presentes en ambientes áridos y semiáridos. Dentro de este grupo están *Melocactus neryii* y *M. mazelianus*, que ocupan un nicho muy particular dentro de la matriz de bosques húmedos, caracterizado por la presencia de afloramientos rocosos en forma de lajas. Las otras especies son *Epiphyllum phyllanthus*, *Rhipsalis floccosa* y *Selenicereus wittii*, todas epífitas o trepadora-epífitas. El resto de las especies, aunque se las ha reportado en ambientes áridos y semiáridos, también ocupan de manera importante otros tipos de paisajes con climas más húmedos.

En función de la amplitud de distribución geográfica de las especies, podemos agrupar a las cactáceas venezolanas en tres categorías (Tabla 3): distribución amplia, parcialmente restringida y restringida.

Las especies con distribución amplia (Figuras 3, 4, 5 y 6) están presentes en la mayor parte de las zonas áridas y semiáridas de Venezuela (*Melocactus curvispinus*, *Mammillaria mammillaris*, *Opuntia boldinghii*, *O. caracassana*, *O. elatior*, *Pilosocereus lanuginosus*, *P. moritzianus*, *Praecereus euchlorus*, *Stenocereus griseus*), y además, en varios casos, también aparecen en otros paisajes vegetales, incluyendo ecosistemas de sabana, bosques secos y bosques de galería en la región de los Llanos (*Acanthocereus tetragonus*, *Cereus hexagonus*, *Epiphyllum hookeri*, *Hylocereus lemairei*, *Pereskia guamacho*, *Selenicereus inermis*, *Subpilocereus repandus*), algunas porciones de los estados Anzoátegui (región central), Monagas y noroeste de Bolívar con bajas precipitaciones (*A. tetragonus*, *C. hexagonus*, *E. hookeri*, *H. lemairei*, *P. guamacho*, *Rhipsalis baccifera*, *S. inermis*, *S. repandus*), y bosques semi-siempreverdes y siempreverdes de tierras bajas en varios estados (*C. hexagonus*, *H. lemairei*, *R. baccifera*). *Epiphyllum phyllanthus* es la única especie dentro de esta categoría que, aunque tiene distribución amplia, no está presente en zonas áridas y semiáridas. Se trata de una especie epífita asociada a ambientes boscosos, distribuida en los estados considerados amazónicos desde el punto de vista biogeográfico (Amazonas, Bolívar y Delta Amacuro).

Muchas de estas especies poseen buenas capacidades de dispersión vía semillas o por dispersión vegetativa, lo que contribuye a explicar su amplia distribución. En el caso de los cactus columnares, la polinización y dispersión sobre largas distancias es posible gracias a la acción de murciélagos nectarívoro-frugívoros (Nassar *et al.* 1997; Naranjo *et al.* 2003) y aves frugívoras (Soriano *et al.* 1999; Naranjo *et al.* 2003). En el caso de *Mammillaria mammillaris* y las opuntias, la dispersión podría estar mediada por aves (ambas) y

Tabla 3
Ámbito de distribución geográfica de las cactáceas de Venezuela y valores del Índice de Asociación a Ambientes Áridos y Semiáridos (AAS)

Especie	Ámbito de distribución geográfica	Índice AAS
<i>Acanthocereus tetragonus</i>	Distribución amplia, 0–1.450 m (AN, AP, AR, BO, CA, CO, DE, DF, FA, GU, LA, MI, MO, NE, SU, TA, TR, ZU)	0,48
<i>Cereus hexagonus</i>	Distribución amplia, 0-1.700 m (AM, AN, AP, AR, BO, CA, CO, DE, DF, FA, GU, LA, ME, MI, NE, SU, TA, TR, YA, ZU)	0,23
<i>Cylindropuntia caribaea</i>	Distribución parcialmente restringida, 0–1.200 m (DE, DF, FA, LA, ME, NE, SU)	1,00
<i>Disocactus amazonicus</i>	Distribución parcialmente restringida, 0–1.600 m (AR, CA, DF, MI, YA, ZU)	0,71
<i>Epiphyllum hookeri</i>	Distribución amplia, 0–1.500 m (AN, AR, CA, CO, DF, FA, LA, MI, MO, SU, YA, ZU)	0,36
<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	Distribución amplia, 50–1.100 m (AM, BO, DA)	0,00
<i>Hylocereus lemairei</i>	Distribución amplia, 0–1.000 m (AM, AN, AP, AR, BA, BO, CA, CO, DA, DE, DF, FA, GU, LA, ME, MI, MO, NE, PO, SU, TA, TR, YA, ZU)	0,29
<i>Mammillaria columbiana</i>	Distribución parcialmente restringida, 350–2.500 m (AR, FA, GU, LA, ME, TA, TR)	0,86
<i>Mammillaria mammillaris</i>	Distribución amplia, 0–1.300 m (AN, AR, DE, DF, FA, LA, ME, NE, SU, TA, TR, ZU)	1,00
<i>Melocactus andinus</i>	Distribución restringida, 1.500–3.000 m (ME, TR)	1,00
<i>Melocactus curvispinus</i>	Distribución amplia, 100–1.400 m (AN, AR, CA, DF, FA, GU, LA, NE, SU, TA, TR, ZU)	1,00
<i>Melocactus mazelianus</i>	Distribución restringida, 0-100 m (AM, AP, BO)	0,00
<i>Melocactus neryi</i>	Distribución restringida, 0-600 m (AM, AP, BO, GU)	0,00
<i>Melocactus schatzlii</i>	Distribución muy restringida, 500-1.150 m (ME)	1,00
<i>Opuntia bisetosa</i>	Distribución parcialmente restringida, 700-2.900 m (FA, LA, ME, TA, TR)	0,91
<i>Opuntia boldinghii</i>	Distribución amplia, 0–950 m (AR, CA, DE, DF, FA, MI, ME, SU, TA, YA, ZU)	0,75
<i>Opuntia caracassana</i>	Distribución amplia, 0-1.400 m (AN, AR, CA, DE, DF, FA, GU, LA, MO, NE, SU, TR, ZU)	0,83
<i>Opuntia curassavica</i>	Distribución restringida, 0-800 m (DE, DF, NE)	1,00
<i>Opuntia elatior</i>	Distribución amplia, 0-800 m (AN, AR, BO, DE, DF, FA, GU, LA, MO, NE, SU, TR, ZU)	0,67
<i>Opuntia lilae</i>	Distribución restringida, 0-800 m (LA, SU)	1,00
<i>Opuntia pubescens</i>	Distribución parcialmente restringida, 150-2.200 m (DF, LA, ME, TA)	0,83

por vía vegetativa (opuntias), al desprenderse los cladodios y ser transportados por animales en su cuerpo. Por otra parte, en el caso de algunas de las especies, también debe existir la suficiente plasticidad fisiológica como para permitir su establecimiento en un espectro amplio de hábitats, aparte de los ambientes áridos. Por ejemplo, *Acanthocereus tetragonus*, *Cereus hexagonus* y *Hylocereus lemairei* tienen un espectro de tolerancia lumínica y edáfica muy amplio, y en el caso de la última especie, también se ha comprobado tolerancia a amplia variación en el nivel de humedad ambiental (Ponce 1989).

Tabla 3 (continuación)
Ámbito de distribución geográfica de las cactáceas de Venezuela y valores del Índice de Asociación a Ambientes Áridos y Semiáridos (AAS)

Especie	Ámbito de distribución geográfica	Índice AAS
<i>Opuntia schumannii</i>	Distribución restringida, 750-1.250 m (TA)	1,00
<i>Pereskia aculeata</i>	Distribución parcialmente restringida, 0-1.600 m (BO, CA, DF, FA, MI, SU, TA, ZU)	0,50
<i>Pereskia guamacho</i>	Distribución amplia, 0-1.000 m (AN, AP, AR, BO, CA, DF, FA, GU, LA, ME, MI, NE, SU, TA, TR, ZU)	0,62
<i>Pilosocereus kanukuensis</i>	Distribución parcialmente restringida, 0-830 (AN, AR, BO, DF, GU, MO, SU)	0,20
<i>Pilosocereus lanuginosus</i>	Distribución amplia, 0-2.200 m (AN, DE, FA, LA, ME, NE, SU, TA, TR, ZU)	0,93
<i>Pilosocereus moritzianus</i>	Distribución amplia, 0-1.700 m (AN, AR, CA, DE, DF, FA, LA, ME, NE, SU, TR, ZU)	0,78
<i>Pilosocereus tillianus</i>	Distribución restringida, 600-1.200 m (ME)	1,00
<i>Praecereus euchlorus</i>	Distribución amplia, 0-1.500 m (AN, AR, CA, DE, DF, FA, LA, ME, SU, TA, TR)	0,69
<i>Pseudoacanthocereus sicariguensis</i>	Distribución parcialmente restringida, 100-1.000 m (FA, LA, ZU)	0,53
<i>Pseudorhipsalis ramulosa</i>	Distribución restringida, 500-1.470 m (AN, AR, FA, YA)	0,33
<i>Rhipsalis baccifera</i>	Distribución amplia, 0-2.800 m (AM, AN, AP, AR, BA, BO, CA, CO, DA, DF, FA, LA, ME, MI, MO, NE, PO, SU, TA, TR, YA, ZU)	0,35
<i>Rhipsalis floccosa</i>	Distribución restringida, 0-1.600 m (AR, CA, DF, LA, YA)	0,00
<i>Selenicereus inermis</i>	Distribución amplia, 0-1.600 m (AP, AR, CA, DF, FA, LA, MI, MO, SU, TA, TR, YA, ZU)	0,45
<i>Selenicereus wittii</i>	Distribución restringida, 0-100 m (AM)	0,00
<i>Stenocereus griseus</i>	Distribución amplia, 0-1.100 m (AN, AR, DE, DF, FA, LA, ME, MO, NE, SU, TA, TR, ZU)	1,00
<i>Subpilocereus horrispinus</i>	Distribución restringida, 0-700 m (FA, LA, ZU)	0,88
<i>Subpilocereus mortensenii</i>	Distribución restringida, 200-1.000 m (FA, LA, TR)	0,56
<i>Subpilocereus repandus</i>	Distribución amplia, 0-1.200 m (AN, BO, CA, DE, DF, FA, GU, LA, ME, MO, NE, SU, TR, ZU)	0,59
<i>Subpilocereus russelianus</i>	Distribución parcialmente restringida, 0-970 m (AR, CA, DF, FA, LA, MI, ZU)	1,00

Estados: AM (Amazonas), AN (Anzoátegui), AP (Apure), AR (Aragua), BA (Barinas), BO (Bolívar), CA (Carabobo), CO (Cojedes), DA (Delta Amacuro), DE (Dependencias Federales), DF (Distrito Federal), FA (Falcón), GU (Guárico), LA (Lara), ME (Mérida), MI (Miranda), MO (Monagas), NE (Nueva Esparta), PO (Portuguesa), SU (Sucre), TA (Táchira), TR (Trujillo), YA (Yaracuy), ZU (Zulia).

Las especies con distribución parcialmente restringida (Figuras 7 y 8) están presentes en una porción significativa del conjunto de zonas áridas y semiáridas, pero faltan en otra porción. En este grupo encontramos a *Cylindropuntia caribaea*, *Disocactus amazonicus*, *Mammillaria columbiana*, *Opuntia bisetosa*, *O. pubescens*, *Pilosocereus kanukuensis*, *Pseudoacanthocereus sicariguensis* y *Subpilocereus russelianus*. *Cylindropuntia caribaea* falta en los paisajes costeros centrales y centro occidentales, *D. amazonicus* no está presente en el complejo Lara-Falcón ni en la región centro-oriental, *M. columbiana* tampoco está

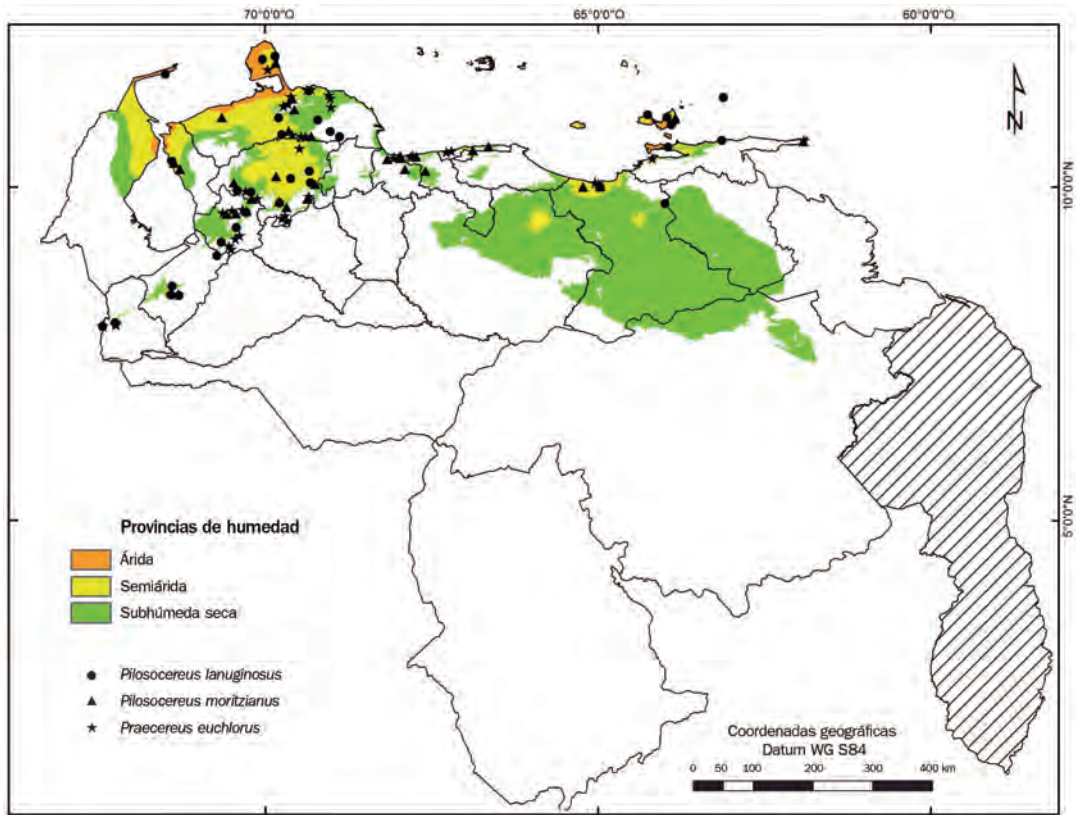


Figura 3. Especies de cactáceas de distribución amplia.

en la región centro-oriental, *O. bisetosa* y *O. pubescens* se distribuyen principalmente a lo largo del eje árido norte-sur en el occidente del país, desde Falcón hasta los bolsones áridos andinos, *P. kanukuensis* no está en el complejo Lara-Falcón, *P. sicariguensis* está circunscrita a zonas áridas de Falcón, Lara y Zulia, y *S. russelianus* no está presente en el oriente del país. También ubicamos en esta categoría a especies que, aunque no predominan en este tipo de ambientes, han sido reportadas asociadas a otros hábitats en varios estados del país. A este caso correspondería *P. aculeata*. Comprender los factores asociados a la ausencia de estas especies en parte del sistema de zonas áridas y semiáridas de Venezuela implica entender la historia evolutiva de esas especies y sus requerimientos de nicho. Estos son problemas de investigación que esperan por ser resueltos mediante estudios más detallados de ecofisiología, amplitud de nicho y filogeografía.

Las especies con distribución restringida (Figura 9 y 10) están presentes en sólo una pequeña proporción de la matriz de zonas áridas y semiáridas del país o en un área relativamente reducida en otro tipo de ambientes. *Melocactus andinus* y *M. schatzlii* están restringidas a los enclaves áridos de Mérida (ambas) y Trujillo (solo *M. andinus*). *Pilosocereus tillianus* ha sido reportada únicamente en el enclave árido Lagunillas-Estanques, en el estado Mérida. Estas tres especies deben haberse formado a partir de procesos históricos de aislamiento geográfico y ecológico en la región andina (Figueredo *et al.* 2010). *Melocactus neryi* y *M. mazelianus* están asociadas principalmente a los afloramientos graníticos distribuidos a lo largo del Orinoco medio, en los estados Amazonas, Apure, Guárico y Bolívar, y posiblemente se originaron a partir de un ancestro común de más amplia distribución durante períodos más secos en el pasado. *Opuntia curassavica* presenta una distribución restringida y disyunta en la región costera central y Nueva Esparta. *Opuntia*

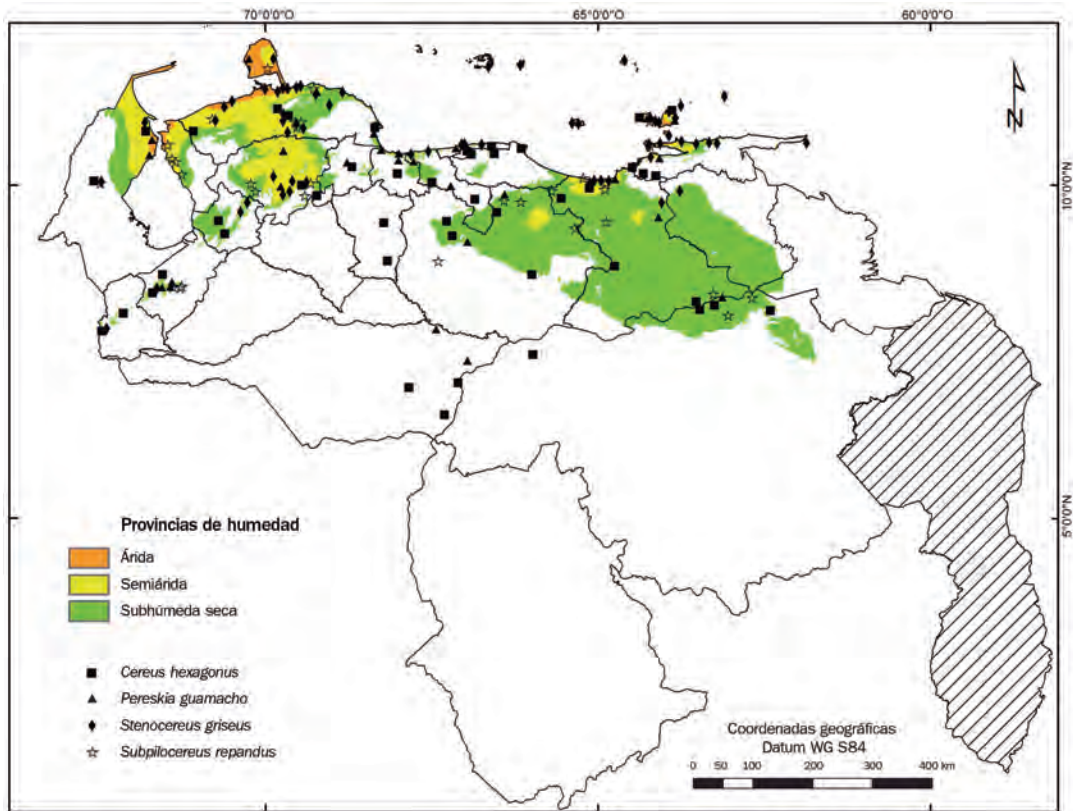


Figura 4. Especies de cactáceas de distribución amplia.

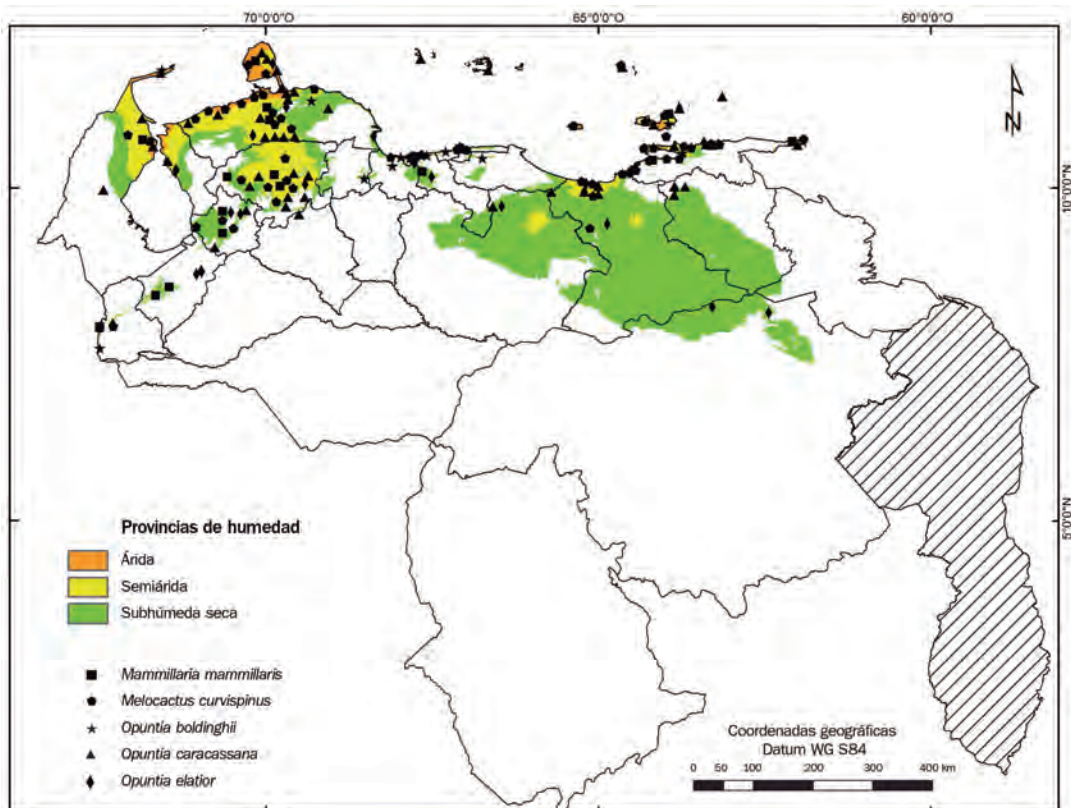


Figura 5. Especies de cactáceas de distribución amplia.

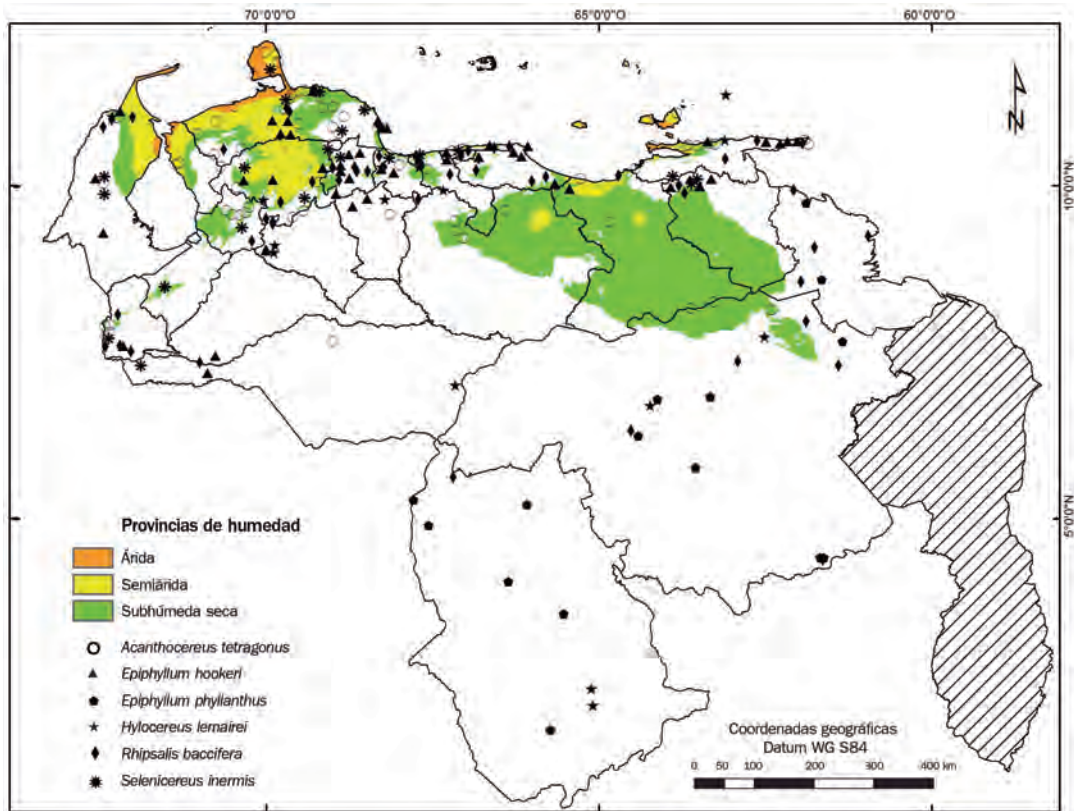


Figura 6. Especies de cactáceas de distribución amplia.

lilae también presenta una distribución disyunta, en las zonas áridas de Sucre y parte del estado Lara. *Opuntia schumannii* solo está reportada para la Depresión del Táchira, pero se extiende en territorio colombiano. *Subpilocereus horrispinus* está restringida a algunas áreas de la porción árida noroccidental, en los estados Falcón, Lara y Zulia. *Pseudorhipsalis ramulosa* se encuentra en cuatro estados de la región costera del país, Anzoátegui, Aragua, Yaracuy y Falcón. *Rhipsalis floccosa* se distribuye en cinco estados de la región central: Lara, Yaracuy, Aragua, Carabobo y Distrito Federal. *Subpilocereus mortensenii* se distribuye a lo largo del eje Falcón-Lara-Trujillo. Y por último, *Selenicereus wittii*, especie asociada a bosques lluviosos inundables, está únicamente reportada para el país en el estado Amazonas, aunque también está presente en otros países de la cuenca amazónica.

Por su estrecha relación con los ambientes áridos y semiáridos, un número importante de especies de cactus venezolanos, en particular especies de hábito terrestre, representan un componente florístico característico e indicativo para estas regiones en el país. Son particularmente importantes las especies con distribución amplia y parcialmente restringida, porque muchas de ellas son relativamente abundantes en sus áreas de distribución, donde constituyen recursos importantes para las comunidades de animales invertebrados y vertebrados. Dentro de este grupo de plantas podemos mencionar a varias especies de cactus columnares, algunas opuntias y los cactus globosos. Pero solo tres especies de cardones, *Stenocereus griseus*, *Subpilocereus repandus* y *Pilosocereus lanuginosus*, llegan a definir la fisonomía del paisaje vegetal en algunas áreas dentro de estas zonas, formando los llamados cardonales, particularmente extensos en la región Zulia - Falcón - Lara, y espacialmente más restringidos en las penínsulas de Paraguaná (Falcón), Macanao (Nueva Esparta), y Araya (Sucre). En estos cardonales la densidad de individuos

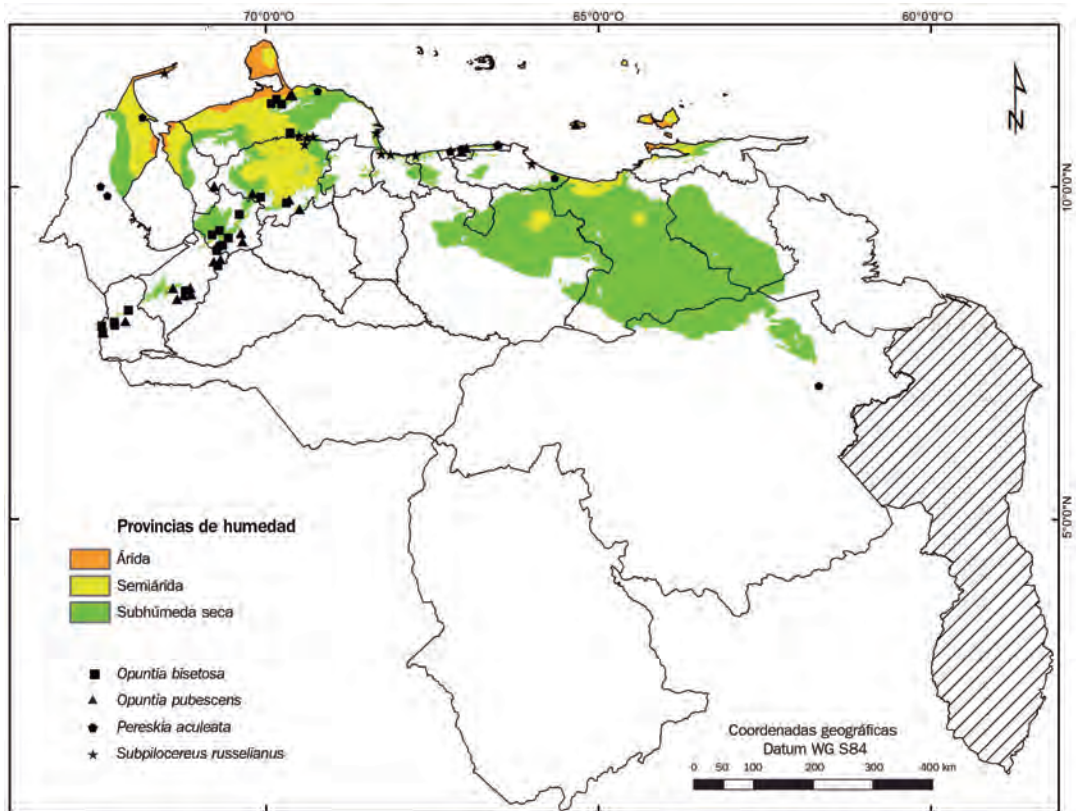


Figura 7. Especies de cactáceas de distribución parcialmente restringida.

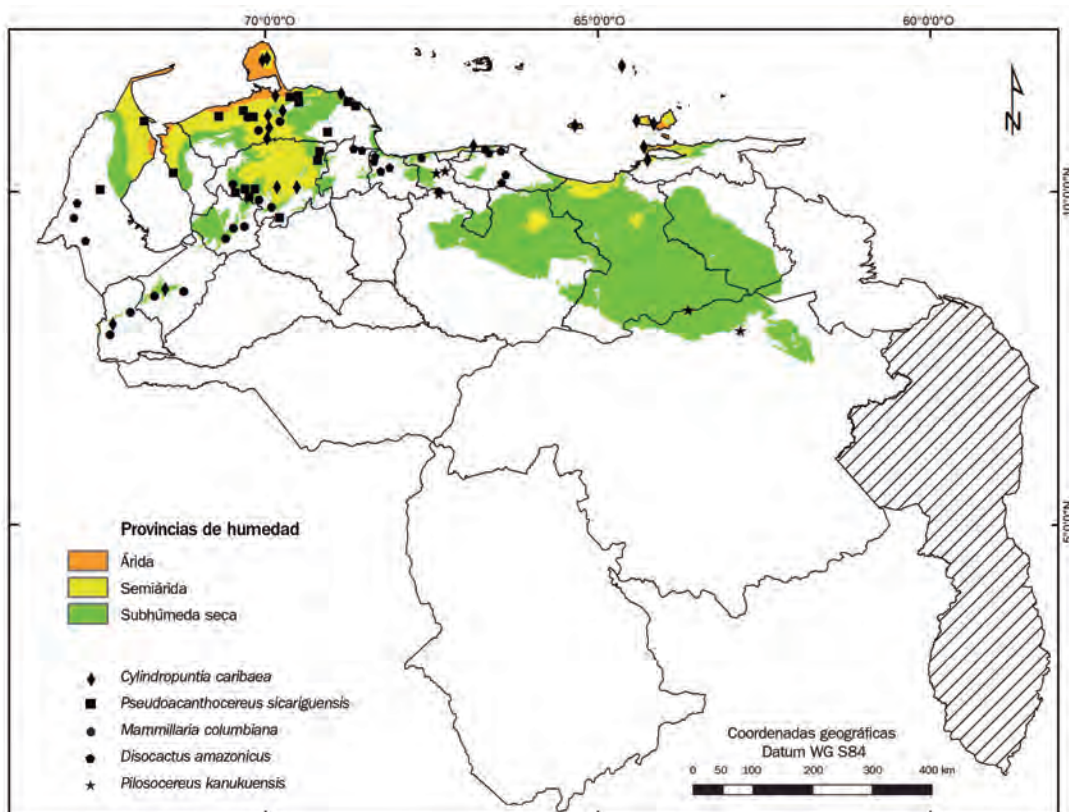


Figura 8. Especies de cactáceas de distribución parcialmente restringida.

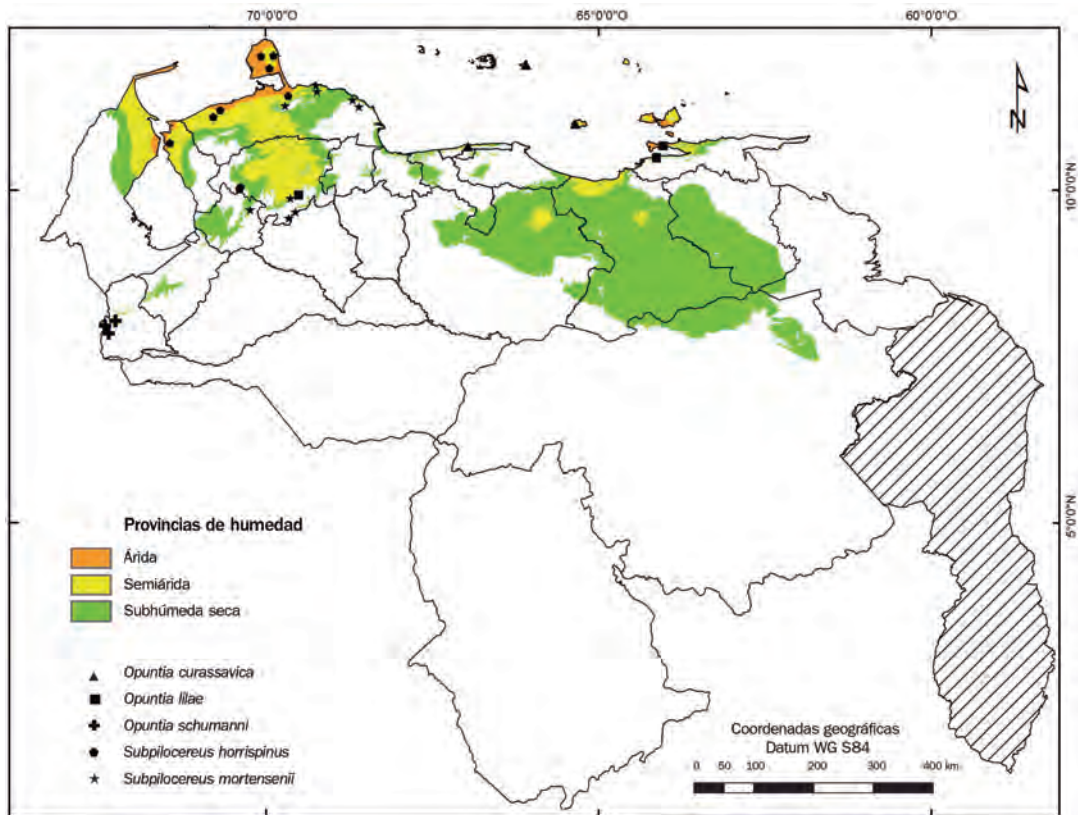


Figura 9. Especies de cactáceas de distribución restringida.

puede llegar a ser considerablemente alta (> 1.000 ind/ha, Nassar *et al.* 2003). En el caso de las opuntias, *Opuntia caracasana* es probablemente la especie más abundante con esta forma de vida en nuestras zonas áridas, considerándosele en algunos casos una maleza (Ponce 1989). Con relación a las especies globosas, *Mammillaria mammillaris* y *Melocactus curvispinus* son los dos cactus más abundantes (Nassar *et al.* 2001), y aunque presentes en altas densidades en algunos casos, no llegan a constituir el elemento dominante dentro de la comunidad vegetal de esos ambientes por su reducida biomasa.

Ahora bien, la asociación existente entre muchas especies de cactus con las zonas áridas y semiáridas de Venezuela tiene implicaciones importantes en términos del nivel de riesgo al que estas plantas están potencialmente sometidas. De los cerca de 41.000 km² que abarcan estas zonas (Matteucci 1984-1986), menos de 800 km² están incluidos dentro de áreas bajo régimen de administración especial (Parque Nacional Médanos de Coro, Parque Nacional Cerro Saroche, monumento natural Las Tetras de María Guevara), lo cual representa menos del 2 % del total. Un conjunto de amenazas, entre las que destacan la erosión eólica e hídrica, la pérdida de vegetación perenne, la sobreexplotación de áreas naturales por turismo no planificado, la desertización y la expansión urbana, atentan contra las comunidades vegetales y animales representadas en estas zonas (Matteucci 1984-1986), y por lo tanto, las cactáceas circunscritas a estos ambientes están expuestas a este conjunto de fuentes de impacto ambiental.

En el más reciente diagnóstico llevado a cabo sobre el estado de conservación de las cactáceas venezolanas, se reportan un total de 10 especies bajo la categoría de Vulnerables (Romero-Briceño 2011), de las cuales siete están circunscritas a las zonas áridas y semiáridas (*Melocactus curvispinus*, *M. schatzlii*, *M. andinus*, *Mammillaria columbia-*

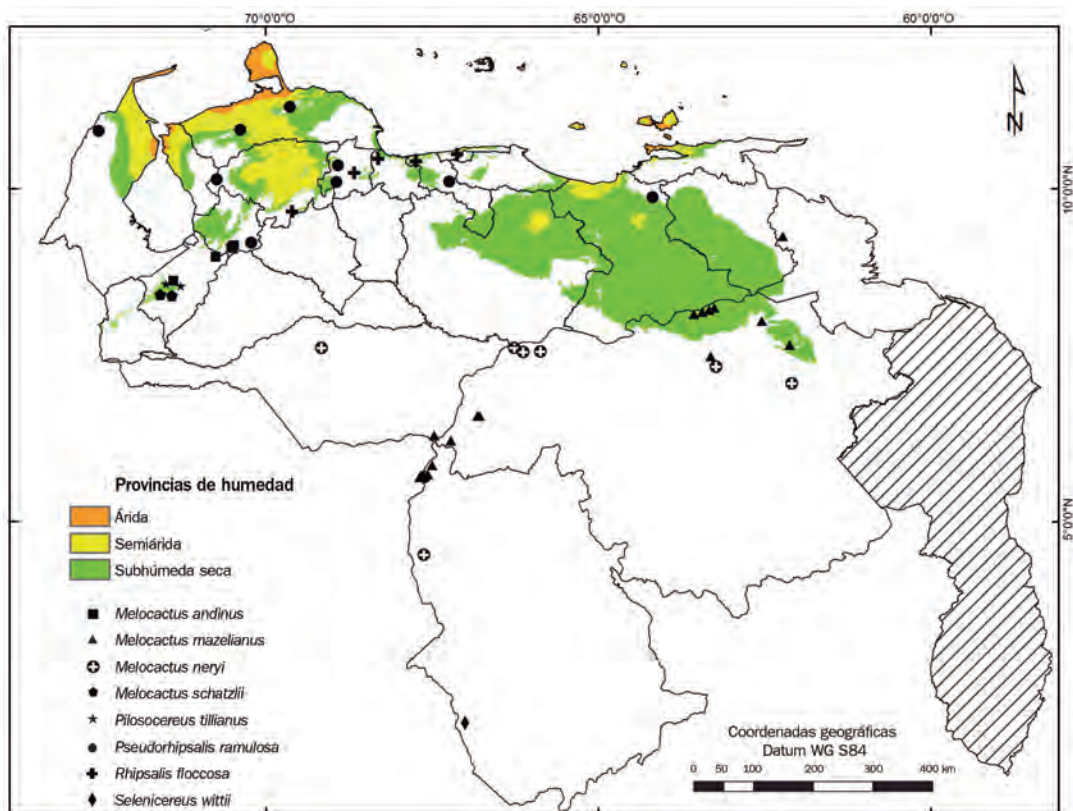


Figura 10. Especies de cactáceas de distribución restringida.

na, *M. mammillaris*, *Pilosocereus tillianus* y *O. lilae*). Es importante destacar que, aparte de las fuentes de impacto mencionadas, la extracción de especímenes por coleccionistas y comerciantes contribuye notablemente a la reducción poblacional de estas especies.

En función de lo anterior, las iniciativas que se pueden plantear a favor de la conservación de zonas áridas y semiáridas representativas del país, deberían utilizar como uno de los argumentos ecológicos, el hecho comprobado de que la mitad de todas las especies de cactáceas presentes en Venezuela, y por tanto todos los beneficios que podemos obtener de ellas, dependen en buena medida de la preservación de estos ambientes.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Dr. Guillermo Sarmiento de la Universidad de Los Andes por los valiosos comentarios emitidos sobre una versión previa de este capítulo.

Bibliografía

- Allen RG, Pereira LS, Raes D & M Smith (2006) *Evapotranspiración del cultivo: Guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos*. FAO-Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma.
- Anderson EF (2001) *The Cactus Family*. Timber Press. Pentland, Oregon. 776 pp.

- Bailey HP (1958) A Simple Moisture Index Based upon a Primary Law of Evaporation. *Geografiska Annaler* 40(3/4):196-215.
- Bailey HP (1979) Semi-Arid Climates: Their Definition and Distribution. En: Hall AE, Cannell GH & HW Lawton (Eds.) *Agriculture in Semi-Arid Environments*. Ecological Studies Vol. 34. Capítulo 3. Springer-Verlag, Berlin. Pp. 73-97.
- Beard JS (1944) Climax vegetation in tropical America. *Ecology* 25:127-158.
- Ewel J, Madriz A & J Tosi (1968) *Zonas de vida de Venezuela*. MAC-FONAIAP. 2da. Edición (1976). Caracas, Venezuela. 270 pp.
- Fajardo L, González V, Nassar JM, Lacabana P, Portillo C, Carrasquel F & JP Rodríguez (2005) Tropical dry forests of Venezuela: characterization and current conservation status. *Biotropica* 37(4):531-546.
- Ferrer-Veliz E & H De Paz y Bautista (1985) *Análisis ambiental de la región centro-occidental de Venezuela*. Fundación para el Desarrollo de la Región Centro-Occidental de Venezuela. Barquisimeto, Venezuela. 257 pp.
- Figueredo C, Nassar JM, García AE & JA González (2010) Population genetic diversity and structure of *Pilosocereus tillianus* (Cactaceae, Cereaceae), a columnar cactus endemic to the Venezuelan Andes. *Journal of Arid Environments* 74:1392-1398.
- Gibson A & PS Nobel (1990) *The Cactus Primer*. Arizona Press. Tucson. 296 pp.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & A Jarvis (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hokche O, Berry PE & O Huber (Eds.) (2008) *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela «Dr. Tobías Lasser». Caracas, Venezuela. 859 pp.
- Holdridge LR (1947) Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science* 105:367-368.
- Holdridge LR (1959) Simple method for determining potential evapotranspiration from temperature data. *Science* 130: 572.
- Hueck K (1960) Mapa de la vegetación de la República de Venezuela. *Boletín IFLA* 7:3-15. Mérida, Venezuela.
- Hunt D (2006) *The New Cactus Lexicon (Text)*. DH Books. England. 373 pp.
- Lasser T & V Vareschi (1957) La vegetación de los médanos de Coro. *Boletín Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 17(87):223-272.
- Majure LC, Puente R, Griffith MP, Judd WS, Soltis PS & DE Soltis (2012) Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): Clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. *American Journal of Botany* 99(5):847-864.
- Matteucci SD (1984-1986) Las zonas áridas y semiáridas de Venezuela. *Zonas Áridas* 4:41-56.
- Matteucci SD (1987) The vegetation of Falcón State, Venezuela. *Vegetatio* 70:67-91.
- Medina E (1985) Estudio ecológico de zonas áridas y semi-áridas del neotrópico. *Interciencia* 10(5):223-224.
- Medina E (1996) CAM and C4 Plants in the humid tropics. En: Mulkey SS, RL Chazdon & AP Smith (Eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapter 2. Chapman & Hall, ITP. New York. Pp. 56-88.
- Medina E & O Huber (1998) Bosques nublados tropicales: el hábitat óptimo de las epífitas vasculares. En: Michelangeli F (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande*. Armitano Editores. Caracas. Pp. 103-121.

- Naranjo ME, Rengifo C & PJ Soriano (2003) Effect of ingestion by bats and birds on seed germination of *Stenocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology* 19(1):19-25.
- Nassar JM, Ramírez N & O Linares (1997) Comparative pollination biology of Venezuelan columnar cacti and the role of nectar-feeding bats in their sexual reproduction. *American Journal of Botany* 84:918-927.
- Nassar JM, Hamrick JL & TH Fleming (2001) Genetic variation and population structure of the mixed-mating cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Heredity* 87:69-79.
- Nassar JM, Hamrick JL & TH Fleming (2003) Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of Botany* 90:1628-1637.
- Ponce M (1989) *Distribución de cactáceas en Venezuela y su ámbito mundial*. Trabajo de Ascenso, Universidad Central de Venezuela. Maracay. 284 pp.
- Roland-Gosselin R (1913) Are the species of *Rhipsalis* discovered in Africa indigenous? *Torreya* 13(7):121-150.
- Romero-Briceño JC (2011) Lista preliminar de cactáceas a ser incluidas en la lista roja de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas* 8(3):10-12.
- Sarmiento G (1972) Ecological and floristic convergences between seasonal plant formations of tropical and subtropical South America. *Journal of Ecology* 60:367-410.
- Sarmiento G (1975) The dry formations of South America and their floristic connections. *Journal of Biogeography* 2:233-251.
- Smith RF (1975) Ecología de las plantas leñosas del espinar de los estados Lara y Falcón de Venezuela, y clave ilustrada en base a sus características vegetativas. *Acta Botanica Venezuelica* 10 (1-4):87-129.
- Soriano PJ & A Ruiz (2003) Arbustales xerófilos. En: Aguilera M, Azócar A & E González-Giménez (Eds.). *Biodiversidad en Venezuela*. Fundación Polar, Ministerio de Ciencia y Tecnología, Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación, (Fonacit). Caracas. Pp. 696-715.
- Soriano PJ, Naranjo ME, Rengifo C, Figuera M, Rondón M & RL Ruiz (1999) Aves consumidoras de frutos de las cactáceas columnares *Stenocereus griseus* y *Subpilocereus repandus* en el enclave semiárido de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Ecotropicos* 12:91-100.
- Tamayo F (1941) Exploraciones botánicas en la península de Paraguaná, estado Falcón. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 7:1-90.
- Tamayo F (1963) Los bosques xerófilos de Maracaibo. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 23:294-299.
- Tamayo F (1967) El espinar costanero. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 27:163-68.
- Vareschi V (1980) *Vegetationsökologie der Tropen*. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart. 293 pp.
- Vareschi V (1992) *Ecología de la vegetación tropical*. Edición Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas. 306 pp.
- Walter H & Medina E (1971) Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 29 (119-120):211-240.

Selvas y bosques nublados de Venezuela

Michele Ataroff y Carlos García-Núñez

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

Resumen

Las selvas o bosques nublados de Venezuela son las unidades forestales húmedas de montaña más importantes en extensión y conservación. Comprenden un grupo importante de unidades forestales que se ubican en la zona de condensación de nubes orográficas, lo cual determina características ambientales que les son comunes, como altas precipitaciones, alta humedad relativa y baja radiación. Su distribución altitudinal, y por ende su temperatura media, varía enormemente dependiendo, entre otros, de la continentalidad y masa del bloque montañoso en la que se encuentren, pudiendo ocupar entre 600-800 m en las montañas aisladas costeras hasta su rango máximo entre 1.800-3.000 m en cordilleras como la de los Andes. Son siempreverdes, con alta riqueza de árboles y epífitas, con estructura compleja, cuyo dosel se encuentra a más de 20 m en la mayoría de los casos. La peculiar combinación de mucha agua y poca luz, en las laderas medias y altas de las montañas tropicales, ha determinado patrones propios en las respuestas de las especies (ecofisiológicas y reproductivas), así como de todo el sistema como un conjunto (ecohidrológicas y nutricionales). En este capítulo tratamos de resumir las contribuciones de las investigaciones realizadas en Venezuela sobre la ecología vegetal de estos espectaculares ecosistemas, uno de los cuales Vareschi consideró como «óptimo global de la vegetación de nuestro planeta».

Introducción

Los sistemas forestales tropicales de montaña afectados por la presencia de neblinas o nubes bajas, frecuentes y persistentes, presentan una serie de características comunes, tanto ambientales como morfofuncionales de la vegetación, que los distinguen de otros tipos forestales, formando un grupo que ha recibido muchos nombres dependiendo del país, autor, año, etc., pero siendo el más común selva nublada o bosque nublado (Figura 1).

El conocimiento que tenemos sobre estas importantes selvas se inició a comienzos del siglo XIX, a raíz de expedicionarios como Alexander von Humboldt y Aimé Bonpland, que difundieron en el ámbito científico la existencia de los distintos pisos altitudinales de vegetación sobre las montañas del trópico americano, diferentes en muchos aspectos de las conocidas para montañas europeas. Sin embargo, en Venezuela desde entonces la acumulación de trabajos que han ido contribuyendo al conocimiento de las selvas nubladas ha sido lenta y progresiva, abarcando desde reconocimientos de su riqueza (inventarios florísticos), estudios sobre diferentes aspectos ambientales de estas selvas (geología, geomorfología, suelos, clima), hasta ecología funcional (ecohidrología, productividad, aspectos ecofisiológicos).



Selvas nubladas (Beebe & Crane 1948; Ginés y Foldats 1953; Steyermark & Agostini 1966; Sarmiento *et al.* 1971; Steyermark 1975; Huber 1986b; Vareschi 1986, 1992a; Veillon 1994; Monasterio & Ataroff 1994; Bono 1996; Michelangeli 1998; Ataroff & Sarmiento 2003, 2004).

Selvas de neblina (Vareschi 1992a).

Bosques nublados (Medina 1986; Medina & Huber 1998).

Selvas ombrófilas (Tamayo 1941).

Bosques ombrófilos montanos siempreverdes (Huber & Alarcón 1988).

Bosques siempreverdes montano altos (Huber 1995b).

Bosques húmedos altos (Hoyos 1985),

Asociación higrofítica megatérmica (Ginés & Foldats 1953).

Selvas subtropicales (Ginés *et al.* 1953).

Selvas siempreverdes asociación mesotérmica nublada (Steyermark & Delascio 1985).

Selvas siempreverdes montana altas (Bono 1996).

Figura 1. Nombres que las selvas y bosques nublados han recibido en Venezuela. Foto: Pascual Soriano.

A principios de los años 50, a su llegada a Venezuela, Volkmar Vareschi contribuyó a la creación de la Escuela de Biología de la Universidad Central de Venezuela (UCV), y de su cátedra de Ecología Vegetal, con un enfoque florístico y funcional, lo que marcó el comienzo de estudios sistemáticos con estos enfoques en las selvas nubladas, principalmente en la cordillera de la Costa. Para la misma época, se comenzaron los primeros estudios fitosociológicos de la selva nublada andina, particularmente de La Mucuy y La Carbonera, por dos botánicos suizos, Hans Lamprecht y Jean Pierre Veillon, contratados por la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de los Andes (ULA). Desde la década de los ochenta, con la consolidación de los diferentes grupos de investigación y posgrados en ecología de Venezuela, el conocimiento ecológico de nuestras selvas de montaña ha alcanzado los diferentes ámbitos que se resumen en esta revisión.

El hecho de que Venezuela tenga una gama poco común de sistemas montañosos, diversos en masa, continentalidad, distribución y origen, y que en consecuencia todos tengan selvas nubladas a diferentes altitudes y aisladas entre sí, ha complicado el estudio global de este tipo de vegetación. En algunos casos, como en la sierra de Perijá o el cerro Santa Ana, el conocimiento en general ha quedado a nivel exploratorio si se compara con la cordillera de la Costa o la cordillera de Mérida, donde la importancia económica y la cercanía a centros de investigación seguramente han sido determinantes en el interés por su estudio. En este capítulo, queremos hacer un resumen de la información que se tiene en Venezuela sobre los diversos aspectos de la ecología vegetal de las selvas nubladas.

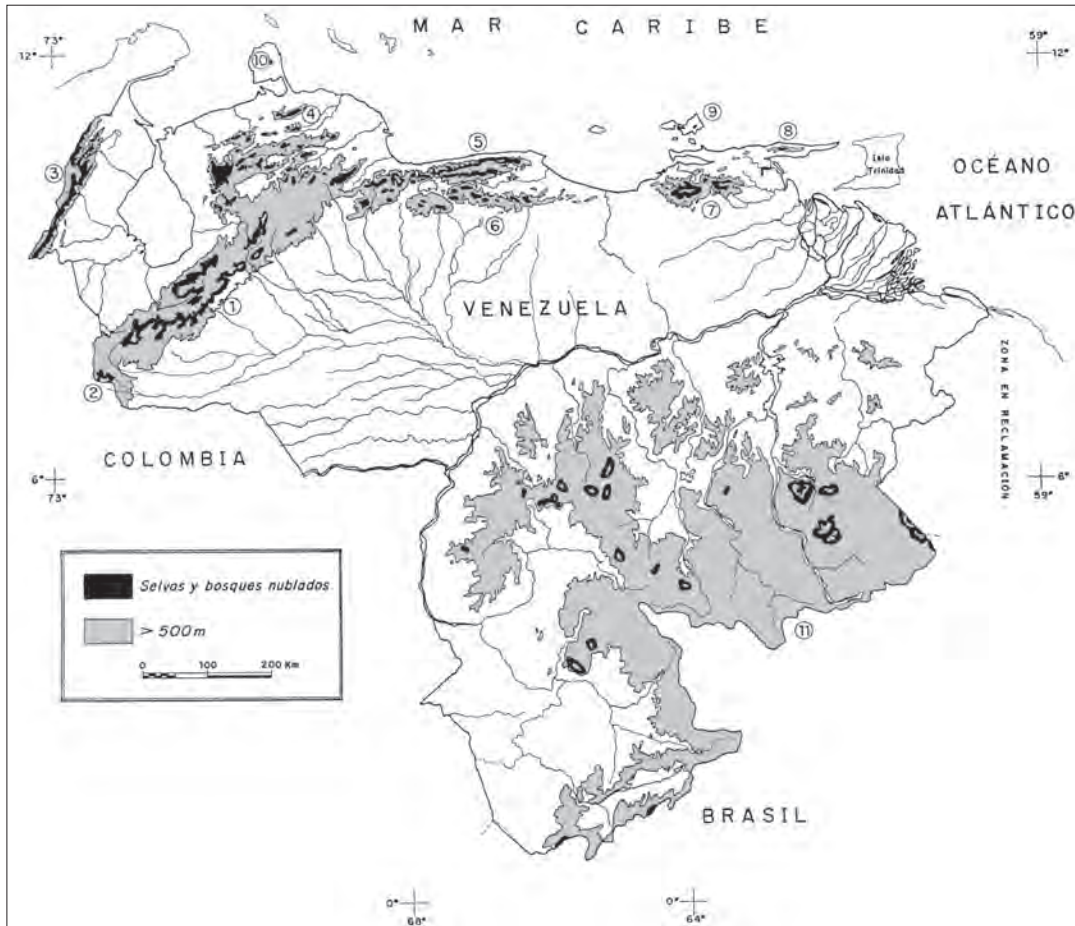


Figura 2. Distribución de las selvas y bosques nublados en los principales sistemas montañosos de Venezuela. 1: Cordillera de Mérida, 2: Macizo de El Tamá, 3: Sierra de Perijá, 4: Serranías de Falcón y Lara, 5: Cordillera de la Costa, 6: Serranía del Interior Central, 7: Serranía del Interior Oriental, 8: Cordillera Araya-Paria, 9: Cerro Copey, 10: Cerro Santa Ana, 11: Escudo Guayanés (Adaptado de Ataroff 2001).

Características ambientales

Distribución

El carácter montano de las selvas y bosques nublados hace que su distribución dependa en primera instancia de la de los sistemas montañosos. En Venezuela, estos sistemas están separados entre sí, determinando un aislamiento geográfico entre estas selvas, el cual ha sido difícil de vencer para muchas especies (Figura 2, Ataroff 2001). Dentro de cada sistema montañoso en particular, el cinturón de selva o bosque nublado es generalmente continuo, sólo interrumpido, como en el caso de los Andes, por la ocurrencia de valles intramontanos secos que quedan intercalados, o en el caso del Escudo Guayanés, por la separación entre los tepuyes. Sobre las montañas, el rango altitudinal de estas unidades ecológicas en todos los casos se extiende desde el límite altitudinal de la línea continua de selvas o bosques (límite superior), hasta el límite inferior que coincide con la línea de condensación o de formación de nubes y neblinas orográficas. Ambos límites se presentan a altitudes distintas en distintos

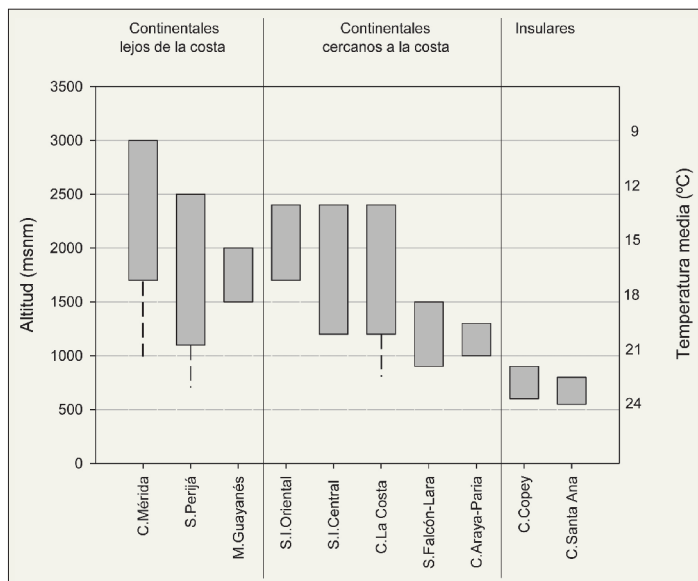


Figura 3. Distribución altitudinal de selvas y bosques nublados en los distintos sistemas montañosos de Venezuela, con rangos de temperatura media anual. Línea punteada: límite inferior en las vertientes más septentrionales. Fuentes: Tamayo 1941; Ginés y Foldats 1953; Steyermark y Agostini 1966; Sarmiento *et al.* 1971; Steyermark 1975; Steyermark y Huber 1978; Steyermark 1979; Steyermark y Delascio 1985; Hoyos 1985; Smith 1985; Cavelier 1986; Huber 1986ab; Sugden 1986; Acosta 1986; Ataroff & Monasterio 1987; Matteucci 1987; Cavelier & Goldstein 1989; Veillon 1994; Huber 1995ab; Monedero & González 1995; Bono 1996; Bisbal 1998; Ataroff & Sarmiento 2003.

bloques montañosos. Así, en Venezuela, se observan diferencias de 1.200 m entre el límite inferior de la selva en montañas aisladas insulares comparado con el mismo límite en los Andes, con mayor masa y continentalidad (Figura 3). Igualmente, existe una diferencia importante entre las laderas de barlovento y sotavento, en particular para las montañas costeras, con el límite inferior de la selva en las laderas de barlovento entre 100–400 m más bajo que en las de sotavento.

El aislamiento de los distintos sistemas montañosos tiene su origen en la historia de cada levantamiento. Por ejemplo, se estima que fue durante el mioceno superior y plioceno que las montañas andinas ve-

nezolanas alcanzaron elevaciones que permitieron la aparición de ambientes de selva nublada hasta 2.400 msnm, y debió haber ocurrido una evolución adaptativa de ciertos elementos de la flora neotropical de zonas más bajas a las nuevas condiciones de alta montaña, así como la inmigración de especies de la flora y fauna subtropical y templada, primero de América del Sur y más tarde desde América del Norte, luego de la formación del istmo de Panamá, (Kelly *et al.* 1994; La Marca 1998). Durante el cuaternario, los cambios climáticos que acompañaron los ciclos glaciales e interglaciales, probablemente ejercieron un efecto notable en la especiación, emigración e inmigración de la flora y fauna de las selvas nubladas y páramos (La Marca 1998).

Nubosidad y radiación

El análisis del clima de las selvas nubladas en Venezuela se dificulta por la escasez de datos climáticos en este ambiente, en muchos casos sólo basados en registros de corta duración. Sin embargo, la información dispersa en la literatura y perteneciente a sistemas montañosos muy diferentes, permite presentar los rasgos más resaltantes.

Neblinas - nubes bajas

La presencia de neblinas o nubes bajas es determinante en la distribución de las selvas nubladas. Ellas ocurren en forma frecuente a altitudes distintas en sistemas montañosos con características diferentes, ya que dependen de la topografía y orientación, del tamaño y continentalidad de las masas montañosas, de los vientos pre-

dominantes, de la humedad relativa del aire y la diferencia de temperatura entre superficie y atmósfera, etc. (Stadtmüller 1987).

Los datos cuantificables sobre ocurrencia de neblinas y nubes bajas son escasos, pero existen registros de frecuencias en:

- a) La cordillera de la Costa, donde el porcentaje de horas diurnas con nubosidad o neblina se ha registrado entre 26-44 % durante los meses secos y entre 35-51 % en los meses lluviosos, medido en las localidades de Rancho Grande (1.007 msnm, 6 meses), El Ávila (2.150 msnm, 9 meses) y Altos de Pipe (1.750 msnm, 9 meses) (Beebe & Crane 1948; Gordon *et al.* 1994), siendo las horas de mayor frecuencia las de la madrugada.
- b) En los Andes, se ha reportado que entre 27-71 % de los días con intercepción de neblina o nubes bajas, y entre el 74-81 % de los eventos ocurrieron entre las 12-24h (Capaz 2.200 msnm y La Mucuy 2.300 msnm, respectivamente) (Pacheco & Ataroff 2005; Ataroff & Naranjo 2007).
- c) En el cerro Copey (entre 600 y 900 msnm) Sugden (1986) registró eventos de neblina 95 % de los 271 días de medida.

El ingreso de agua a la selva por intercepción de neblina y nubes bajas ha sido estimado en la cordillera de Mérida entre 4-11 % de las entradas totales de agua atmosférica para las localidades de La Mucuy (2.350 msnm, estado Mérida; Ataroff & Rada 2000; Pacheco & Ataroff 2005), y El Zumbador (3.100 msnm, estado Táchira; Cavelier & Goldstein 1989). En la cordillera de la Costa los valores reportados son mayores. Gordon *et al.* (1994) estimaron la intercepción de neblina en 71-35 % de la precipitación anual en El Ávila (2.150 msnm) y Altos de Pipe (1.750 msnm), respectivamente. En las montañas costeras aisladas, Cavelier & Goldstein (1989) estimaron la intercepción en el cerro Santa Ana, (815 msnm, Península de Paraguaná) y en el cerro Copey (987 msnm, isla de Margarita), correspondientes a 24 % y 10 % de las entradas, respectivamente.

Radiación

Como consecuencia de la frecuencia de nubosidad y neblina, las selvas nubladas presentan los menores promedios de radiación e insolación de los sistemas tropicales. Por ejemplo, los valores de insolación promedio anual de horas diarias con radiación directa en Santa Rosa (cordillera de Mérida) son poco mayores de 5h (4 a 7h). Por su parte los registros de radiación en las selvas nubladas de La Carbonera y Santa Rosa, en la cordillera de Mérida, la Colonia Tovar y Rancho Grande, en la cordillera de la Costa, muestran valores medios entre 300 y 400 cal cm⁻² día⁻¹ (Veillon 1989; Vareschi 1992a; Ataroff 2001). Engwald (1999) obtuvo valores de radiación fotosintéticamente activa (PAR) de más de un orden de magnitud mayores sobre el dosel que 2 m por debajo, dentro de la copa de *Retropylum rospigliosii* en La Carbonera, con valores medios de 622 y 794 μmol m⁻² s⁻¹ sobre el dosel a 34,8 m, en febrero y agosto, respectivamente, mientras a 32,8 m dentro de la copa midió 49 y 88 μmol m⁻² s⁻¹, en febrero y agosto, respectivamente, entre 7-11 % menor que sobre el dosel.

En el piso del bosque, la alta cobertura y compleja estratificación de estas selvas impone un filtro que puede reducir la luminosidad en el sotobosque hasta 1,75 % com-

parado con sobre el dosel, disminución que puede llegar hasta 0,3 % durante eventos de neblina (Vareschi 1992a). Para la selva nublada de Rancho Grande (1.000–1.800 msnm), valores de densidad de flujo de fotones (DFF) medidos en el piso del bosque (1 m sobre el suelo) fueron entre 20–50 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en días despejados y entre 3–5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante la presencia de neblina espesa (Huber 1986). Mediciones en el Bosque Universitario «San Eusebio» (La Carbonera, 2.200 msnm, cordillera de Mérida) muestran que la sombra del piso del bosque y un claro de 100 m² reciben valores promedio de DFF entre 26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (1,12 mol m⁻² d⁻¹; 2 % de la radiación total medida a campo abierto) y 93 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (4,02 mol m⁻² d⁻¹; 7 % de la radiación total medida a campo abierto), respectivamente (García-Núñez *et al.* 1995). En cuanto al efecto de la nubosidad en la atenuación de la DFF recibida en el piso (1,4 – 1,8 m de altura) del bosque nublado de Altos de Pipe (cordillera de la Costa, 1.747 msnm), se encontró que los días soleados recibieron 2,9 mol m⁻² d⁻¹, los días parcialmente nublados 1,6 mol m⁻² d⁻¹ y los días nublados 0,7 mol m⁻² d⁻¹ (3,1 %, 2,7 % y 2,6 % de la radiación total medida a campo abierto, respectivamente) (Anten *et al.* 1996). Mediciones puntuales en montañas tropicales muestran que la cobertura de nubes reduce la DFF en comparación con la recibida en tierras bajas entre 16 % y 53 % (Cavelier 1996).

Dado que la cantidad y calidad de luz en el sotobosque dependen, entre otros, de las aberturas del dosel, éstas han mostrado ser pequeñas y heterogéneamente distribuidas, dejando abierta sólo 5 % del área de dosel en el caso de La Mucuy (cordillera de Mérida, Acevedo *et al.* 2001). Como consecuencia, el paso de la luz directa al sotobosque es poca, siendo más importante la reflejada y transmitida por las hojas del dosel, lo que hace que el espectro general muestre una atenuación fuerte en la banda fotosintética y un flanco de subida de transmisión en las cercanías de los 700 nm (Acevedo *et al.* 2001). La variación en cantidad y calidad de luz también es notable en un gradiente vertical desde el dosel hasta el piso del bosque (Acevedo *et al.* 2003). En conjunto, la poca luz recibida por estos sistemas sugiere que se trata de ambientes con problemas energéticos, los cuales deben tener repercusiones en las actividades fisiológicas de las plantas y en sus respuestas adaptativas (Medina 1986; Ataroff & Schwarzkopf 1992; Cavelier 1996, entre otros).

Temperatura

El gradiente térmico en montañas tropicales implica una disminución en la temperatura media anual cercana a 0,6 °C por cada 100 m de ascenso, y es relativamente constante a lo largo del año (contrariamente a lo que ocurre en otras latitudes). Las temperaturas medias anuales también tienen poca variación; en el caso de Venezuela, la diferencia entre el mes más caliente y el más frío es menor de 3 °C. En contraste, las variaciones térmicas diarias en general son muy importantes. En las selvas nubladas de la cordillera de Mérida se han medido diferencias de 10 a 15 °C en el sotobosque (Ataroff & Sarmiento, no publ.).

Las notables diferencias en la distribución altitudinal de las selvas nubladas en los diferentes sistemas montañosos determinan, en la misma medida, importantes diferencias en las temperaturas medias de cada una de ellas (Figura 3). La selva nublada montana alta de la cordillera de Mérida es la más alta de Venezuela y llega a 9 °C de temperatura media anual en su límite superior, en contacto con el páramo. El extremo más cálido, la selva nublada del cerro Santa Ana en Paraguaná, presenta temperaturas

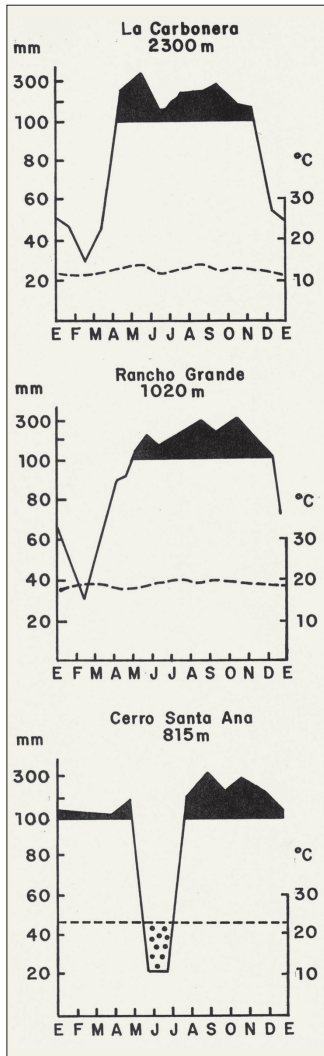


Figura 4. Climadiagramas de tres selvas nubladas venezolanas. a: La Carbonera (Bosque Universitario San Eusebio) en la cordillera de Mérida, b: Rancho Grande en la cordillera de la Costa, c: Cerro Santa Ana en la península de Paraguaná. Fuentes: Cavellier & Goldstein 1989; Vareschi 1992a.

medias anuales de hasta 23 °C. Entre esos dos extremos, se ubica el resto de las selvas y bosques nublados: las selvas nubladas montano alta y montano baja de la cordillera de Mérida tienen temperaturas medias anuales de 9 a 14 °C y de 14 a 17 °C, respectivamente, la selva nublada de la Sierra de Perijá entre 12 y 22 °C, la de las serranías de Falcón y Lara entre 17 y 22 °C, en la cordillera de la Costa la selva nublada montano alta entre 13 y 19 °C y la montano baja entre 17 y 22 °C, en la serranía del Interior Central entre 17 y 20 °C, en la serranía del Interior Oriental entre 13 y 17 °C, en la cordillera Araya-Paria entre 19 y 21 °C, el bosque nublado en el Escudo Guayanés está entre 12 y 18 °C, mientras el bosque nublado del cerro Copey (isla de Margarita) está entre 19 y 21 °C y la selva nublada del cerro Santa Ana (península de Paraguaná) está entre 20 y 23 °C.

Precipitaciones

En las selvas nubladas de Venezuela las precipitaciones son altas, independientemente del sistema montañoso donde se encuentren. Generalmente, reciben entre 1.000 y 3.000 mm anuales, y tienen menos de dos meses climáticamente secos (Steinhardt 1979; Sarmiento 1986; Cavellier & Goldstein 1989; Veillon 1989; Vareschi 1992a; Ataroff 2001, 2003, entre otros).

El ritmo anual de las precipitaciones depende del sistema montañoso y su orientación en relación a los vientos dominantes. En el caso de las montañas venezolanas, reconocemos patrones de dos y cuatro estaciones: i) tetraestacional con dos máximos de precipitaciones, uno entre mayo-junio y otro entre septiembre-octubre, por ejemplo en toda la vertiente norte de la cordillera de Mérida (Monasterio & Reyes 1980, Sarmiento 1986), o con los máximos invertidos (noviembre-febrero y junio-agosto), por ejemplo en montañas insulares como el cerro Copey (Sugden 1986); ii) biestacional con un máximo en junio-agosto, por ejemplo en toda la vertiente sur de la cordillera de Mérida (Monasterio & Reyes 1980; Sarmiento 1986) y la cordillera de la Costa (Veillon 1989); y iii) biestacional con un máximo entre noviembre-febrero, por ejemplo en el cerro Santa Ana (Cavellier & Goldstein 1989).

A modo de ejemplo, presentamos en la Figura 4 los climadiagramas de selvas nubladas de tres sistemas montañosos contrastantes: La Carbonera en la cordillera de Mérida (masivo y continental), Rancho Grande en la cordillera de la Costa (masivo y costero) y cerro Santa Ana (montaña aislada y costera).

Aunque las medias de varios años muestren estos ambientes como muy húmedos, las variaciones interanuales pueden ser muy grandes. Por ejemplo, en la cordillera de la Costa, registros de 50 años en la Colonia Tovar muestran 9 años con precipitaciones medias ≤ 1.000 mm (18 %), 6 meses pueden ser secos (Veillon 1989), y en Rancho Grande, en la década de los 70, 3 años llegaron a tener 4 meses secos (Vareschi 1992a).

Estructura y composición

Estructura y biomasa

La estructura vertical de las selvas nubladas es complicada por tener múltiples estratos, no siempre fáciles de definir. No existe un estrato cerrado, aunque entre todos producen una cobertura alta que en La Mucuy se ha medido como 95 % (cordillera de Mérida, Acevedo *et al.* 2001). En muchos casos existe un estrato emergente con pocas especies, como por ejemplo *Gyranthera caribensis* (que alcanza 50 m) en la cordillera de la Costa o *Retrophyllum rospigliosii* (que alcanza 40 m) en la cordillera de Mérida. Le sigue el dosel, en general abierto, de árboles cuya altura depende mucho del tipo de selva nublada y de las características del sistema montañoso. En las selvas nubladas ubicadas a gran altitud como las encontradas en los Andes, el dosel está a 20–30 m en la selva nublada montano alta (pudiendo disminuir hasta 10 m en su límite con el páramo), y entre 20 y 35 m en la selva nublada montano baja (Ataroff 2003, Ataroff & Sarmiento 2003). En las selvas nubladas ubicadas a mediana altitud, como las de la cordillera de la Costa, el dosel se encuentra entre 20 y 30 m en la selva nublada montano alta, y entre 25 y 30 m en la montano baja (Huber 1986b; Vareschi 1992a). En las selvas nubladas de baja altitud como en el cerro Santa Ana, el dosel se encuentra entre 14 y 20 m. Bajo el dosel, se encuentra un conjunto de árboles medios y bajos de distintas alturas, que conforman uno o dos estratos, y finalmente un estrato bajo entre 0 y 4–6 m con arbustos, hierbas y juveniles de árboles (Huber 1986b; Vareschi 1992a; Acevedo *et al.* 2003).

Ese gradiente vertical tiene impacto sobre algunas características del follaje. Es así como, cerca del 90 % de las especies tienen hojas entre mesófilas y macrófilas (20 a 100 cm² y 100 a 1.000 cm² respectivamente), lo cual implica tamaños grandes en relación a otras selvas (Roth *et al.* 1986; Vareschi 1986, 1992a). En la selva nublada de Rancho Grande (cordillera de La Costa) se ha encontrado una gradación vertical de tamaños según la cual los tamaños grandes son más frecuentes en estratos intermedios altos, en segundo lugar en el dosel, y los tamaños menores son más frecuentes en el estrato más bajo (Roth *et al.* 1986). También en Rancho Grande, Roth *et al.* (1986) encontraron que de 80 especies de todos los estratos sólo 31 % presentó punta de goteo, de las cuales la mitad estaban a 1,3 m del suelo, y la densidad y largo de los estomas variaron en un gradiente vertical desde el suelo hasta el dosel de 73 a 542 estomas por mm² y de 0,032 a 0,017 mm de largo, respectivamente. Por su parte, en Monterrey (cordillera de Mérida), las hojas del dosel (9 spp.) tuvieron un peso por área foliar estadísticamente mucho mayor que especies del sotodosel (3 spp.) y del sotobosque (8 spp.) con 10,85, 4,32 y 5,17 mg cm⁻², respectivamente. Esas hojas también mostraron diferencias importantes entre los tres grupos en su absorbancia y transmitancia, aunque no en su reflectancia (Acevedo & Ataroff 2012).

A lo largo de todo el perfil vertical dentro de la selva, sobre los árboles y algunos arbustos crece un número grande de epífitas y algunas trepadoras, las cuales contribuyen a aumentar la complejidad de la estructura vertical, y que se distribuyen en forma diferencial dependiendo de las condiciones microambientales y las adaptaciones de cada especie (Medina 1986; Engwald 1999; Walker & Ataroff 2002). Engwald (1999), en La Carbonera (cordillera de Mérida), mostró cómo la proporción de los principales grupos de epífitas cambia del dosel hasta el suelo, siendo las bromeliáceas mucho

más importantes en el dosel (45–85 %) junto con las orquídeas (10–30 %), mientras a lo largo del fuste hacia el suelo las bromeliáceas van disminuyendo, terminando en proporciones similares con polipodiáceas, piperáceas, orquídeas, aspleniáceas y aráceas.

La estructura horizontal ha sido menos estudiada. En Monte Zerpa (cordillera de Mérida), el análisis de la distribución espacial de las angiospermas del sotobosque (menores de 3 m) reveló que la mayoría de las especies (50 %) tenían distribución aleatoria, en particular las de mayor densidad, mientras el 44 % presentó macroheterogeneidad, con una asociación significativa a altas humedades del suelo, mientras sólo el 6 % presentó un patrón agregado (Schwarzkopf *et al.* 1985, 2004).

La biomasa en sistemas tan complejos siempre es difícil de estudiar. Una de las medidas de que disponemos es de La Carbonera (2.300 msnm, cordillera de Mérida), donde Brun (1976 en Steinhardt 1979; Medina 1986) midió 343 Mg ha⁻¹ (toneladas métricas por hectárea) (leño 337,8 y follaje 4,68) para biomasa aérea de árboles, 3,8 Mg ha⁻¹ (leño 1,1 y follaje 2,74) de biomasa de epífitas, 0,89 Mg ha⁻¹ de biomasa de hierbas, 24 Mg ha⁻¹ de troncos muertos en pie y 73,3 Mg ha⁻¹ de biomasa de raíces. Delaney *et al.* (1997) calcularon el monto de carbono en diferentes componentes del ecosistema en La Carbonera (entre 2.300 y 2.450 msnm) y en La Mucuy (2.640 y 3.000 msnm), obteniendo como resultado 173 y 157 Mg C ha⁻¹ en biomasa aérea con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm, 38,0 y 34,5 Mg C ha⁻¹ en biomasa de raíces, 3,1 y 2,7 Mg C ha⁻¹ en hojarasca fina sobre el suelo (mantillo), 21,2 y 17,2 Mg C ha⁻¹ en troncos muertos en pie y caídos con DAP ≥ 2,5 cm (mantillo grueso), y 253 y 257 Mg C ha⁻¹ en suelo de 0 a 100 cm de profundidad, para La Carbonera y La Mucuy, respectivamente (ambas en la cordillera de Mérida). Estos valores muestran, en general, un leve decremento en la densidad de C en material vegetal con la altitud, pero son significativamente más altos que en los bosques secos de baja altitud (menos de 200 msnm) y de los bosques húmedos también de baja altitud, a excepción de la biomasa aérea de árboles.

Siendo los árboles los dominantes en biomasa, otras medidas como número de individuos por unidad de área, área basal, diámetro a la altura del pecho (DAP) y altura media del fuste o total, en general dan una buena idea indirecta del monto y distribución de la biomasa de árboles. La Tabla 1 resume los datos sobre estas variables para algunas selvas nubladas. A pesar de que los valores allí expresados dependen del diámetro a partir del cual se contaron los árboles, el número de individuos por ha está entre 360 y 1.000, y el área basal entre 36 y 166 m² ha⁻¹ (ambos para árboles con diámetro ≥ 10cm).

Composición

El análisis de la riqueza y diversidad florística en las selvas nubladas tropieza con el problema de la carencia de listas exhaustivas de especies. Para ciertas localidades como Rancho Grande en la cordillera de la Costa, y La Carbonera, La Mucuy y La Montaña en la cordillera de Mérida, pueden encontrarse buenas listas de árboles, pero el resto de las plantas (hierbas, sufrutices, arbustos, lianas, epífitas, etc.) no siempre son consideradas. Si sumamos a esto una marcada heterogeneidad espacial de las comunidades asociada a variabilidad en las condiciones edáficas, especialmente las condiciones hídricas, entonces la elaboración de estas listas, así como las curvas especies/área, se vuelven particularmente complicadas (Hetsch & Hoheisel

Tabla 1
Características dendrológicas en selvas nubladas.

DAP: diámetro a la altura del pecho; ind.: individuos; em.: emergentes; (min/max): valores máximo y mínimo.

Localidad	Altitud m	N° spp. ha ⁻¹	N° de ind. de árboles ha ⁻¹	Área basal m ² ha ⁻¹	DAP cm	Altura media m
Cordillera de Mérida						
La Mucuy ¹	2.270-3.120	35 (20/48)	272 (204/308) ¹⁸	33 (26/41) ¹⁸	35 (31/42) ¹⁸	Fuste= 9 (5/12)
La Mucuy ²	2.400-2.700		580 ¹⁷			
La Mucuy ³	2.300		2.131 (312/4.231) ¹⁴ 981 (156/2.031) ¹⁷	61 (6/345) ¹⁴		
La Mucuy ⁴	2.590		723 ¹⁷	166 ¹⁷		21
La Montaña ⁵	2.600	44 en 1,5 ha	235 ¹⁸ ; 3.488 ¹⁵	35		
Monte Zerpa ⁴	2.220		366 ¹⁷	49 ¹⁷		24
La Carbonera ¹	1.860-2.220	35 (30/40)	216 (186/244) ¹⁸	29 (23/36) ¹⁸	37 (35/40) ¹⁸	Fuste= 11 (10/13)
La Carbonera ⁶	2.200-2.500	26 (15/37)	905 (690/1.313) ¹⁷	45 (43/48)		24 (em =35)
La Carbonera ⁷	2.340	65	746 ¹⁷	36 ¹⁷		
La Carbonera ⁴	2.320		850 ¹⁷	38 ¹⁷		27
La Carbonera ¹²	2.340		1.788 ¹⁶			
La Carbonera ¹³	2.310-2.450	55	717-808 ¹⁷			
Guaramacal ⁸	1.830-2.580		4.123 ¹⁴	53 ¹⁴		16 (14/20)
Cordillera de la Costa						
Rancho Grande ⁹	1.170		500 ¹⁷			20-30
Rancho Grande ⁹	1.670		980 ¹⁷			10-20
El Ávila ⁹	2.060		600-1.400 ¹⁷			
Serranía del Interior Central						
Loma de Hierro ¹⁰	1.355		274 ¹⁸ ; 721 ¹⁷ ; 2.714 ¹⁵	40 ¹⁷ -45 ¹⁵		
Montañas aisladas						
Cerro Copey ¹¹	600-900				max:35-75	13-15 a 22

¹: Veillon (1965), ²: Veillon (1985), ³: Acevedo *et al.* (2003), ⁴: Schwarzkopf *et al.* (2011), ⁵: Kelly *et al.* (1994), ⁶: Hetsch y Hoheisel (1976, en Huber 1986b, Kelly *et al.* 1994), ⁷: Lamprecht (1980), ⁸: Cuello (2002), ⁹: Huber (1986b), ¹⁰: Monedero y González (1994), ¹¹: Sugden (1986), ¹²: Ramos y Plonczak (2007), ¹³: Ramírez *et al.* (2002), ¹⁴: árboles con DAP > 2,5 cm, ¹⁵: árboles con DAP > 3,2 cm, ¹⁶: árboles con DAP > 5 cm, ¹⁷: árboles con DAP > 10 cm, ¹⁸: con DAP > 20 cm.

1976; Quiroz 2010; Schwarzkopf 2011). Entre varios autores que han señalado este problema, Vareschi (1992a) propuso como posibles áreas mínimas más de 7.500 m² para árboles y del orden de 15.000 m² para todo el conjunto de especies en Rancho Grande (cordillera de la Costa). Para la cordillera de Mérida se han referido áreas mínimas superiores a 1.600 m² en La Carbonera (Ramos & Plonczak 2007), a 3.000 m² en La Montaña (Kelly *et al.* 1994) y a más de 4.000 m² en La Caña (Schneider 2001).

A modo de ejemplo, en la Tabla 2 resumimos las especies que distintos autores han considerado más representativas en varias de las selvas o bosques nublados de Venezuela.

Las epífitas no suelen estar bien representadas en las listas, sin embargo, en La Montaña (cordillera de Mérida) se ha reportado que son entre el 43 y 57 % de las especies; es decir, cerca de 120 especies de angiospermas (Kelly *et al.* 1994; Bono 1996). Para la selva nublada de Rancho Grande (cordillera de la Costa), Medina & Huber (1998) reportaron 154 spp. de angiospermas. Por su parte, en relación a la

Tabla 2

Especies vegetales más representativas de las selvas nubladas venezolanas.

(Nombres de las especies de acuerdo a la referencia original).

Cordillera de Mérida	<p>Selva nublada montano alta: Más de 100 spp. de árboles. Árboles importantes (20-30 m): <i>Podocarpus oleifolius</i>, <i>Oreopanax reticulatus</i>, <i>Hedyosmum brasiliense</i>, <i>Ocotea calophylla</i>, <i>Billia rosea</i>, <i>Brunellia acutangula</i>, <i>Persea mutisii</i>, <i>Weinmannia jahnii</i>, <i>Clusia multiflora</i>. El sotobosque es relativamente denso, con más de 100 especies: <i>Palicourea demissa</i>, <i>Psychotria aubletiana</i>, <i>Solanum meridense</i>, <i>Monochaetum meridense</i>, <i>Fuchsia venusta</i>, <i>Begonia mariae</i>, <i>Dodonea viscosa</i>. Trepadoras: <i>Anthurium gehrigeri</i>, <i>A. julianii</i>, <i>Passiflora mollissima</i>, <i>Mikania</i> spp., <i>Bomarea multiflora</i>. Las epífitas son muy importantes (> 155 spp. vasculares), como ejemplo: <i>Tillandsia biflora</i>, <i>Epidendrum dendrobii</i>, <i>Oncidium falcipetalum</i>, <i>Pleurothallis roseo-punctata</i>, <i>Peperomia microphylla</i>. (1,2,3,4,5,6,7,8,9,27)</p> <p>Selva nublada montano baja: Más de 150 spp. de árboles. Árboles importantes (20-35 m): <i>Retrophyllum rospigliosii</i>, <i>Montanoa quadrangularis</i>, <i>Alchornea grandiflora</i>, <i>Cecropia telenitida</i>, <i>Billia rosea</i>, <i>Ilex laurina</i>, <i>Protium tovarense</i>, <i>Guettarda crispiflora</i>, <i>Brunellia integrifolia</i>, <i>Weinmannia balbisiana</i>. Trepadoras: <i>Anthurium subsagittatum</i>, <i>Philodendron karstenianum</i>, <i>Bomarea setacea</i>. El sotobosque tiene más de 140 especies: <i>Miconia meridensis</i>, <i>Piper diffamatum</i>, <i>Palicourea thyrsoiflora</i>, <i>Psychotria meridensis</i>, <i>Chusquea fendleri</i>, <i>Solanum perfidum</i>. Las epífitas son muy importantes: <i>Tillandsia usneoides</i>, <i>T. denudata</i>, <i>Odontoglossum odoratum</i>, <i>Oncidium zebrinum</i>. (1,2,3,4,5,6,7,8,9)</p>
Sierra de Perijá	<p>Árboles emergentes (30-40 m): <i>Ficus nymphaeifolia</i>, <i>Cordia alliodora</i>, <i>Guarea guidonia</i>, y del dosel (20-25 m): <i>Weinmannia pinnata</i>, <i>Heliocarpus americanus</i>, <i>Bravaisia integerrima</i>, <i>Miconia serrulata</i>. En el sotobosque se encuentran <i>Piper aequale</i>, <i>P. glanduligerum</i>, <i>Palicourea crocea</i>, <i>Hyptis mutabilis</i>, <i>Psychotria araguana</i>, <i>Ps. hebeclada</i>, <i>Hoffmannia pauciflora</i>, <i>Chamaedorea pinnatifrons</i> y los helechos <i>Adiantum macrophyllum</i>, <i>A. polyphyllum</i>, <i>Diplazium celtidifolium</i>, <i>D. centripetale</i>, <i>Dryopteris aspidioides</i>, <i>Pteris gigantea</i>, y helechos arborescentes como <i>Cyathea divergens</i>. Las epífitas son muy importantes: las orquídeas <i>Pleurothallis chamaensis</i> y <i>Dichaea muricata</i>, así como especies de los géneros <i>Stanhopea</i>, <i>Epidendrum</i>, <i>Oncidium</i>, <i>Stelis</i>, <i>Maxillaria</i>, <i>Koellensteinia</i> y <i>Zygopetalum</i>, las bromeliáceas <i>Tillandsia deppeana</i> y <i>Guzmania patula</i>, y los helechos <i>Salpichlaena volubilis</i> y <i>Campyloneurum</i> sp. Las trepadoras: <i>Passiflora adenopoda</i>, <i>Cuphea melvilla</i>, <i>Tournefortia bicolor</i> y <i>Manettia calycosa</i>, todas ellas en la cuenca del río Negro (10). En la cuenca del río Tokuko (11) destacan los árboles <i>Chimarrhis perijaensis</i>, <i>Posoqueria coriacea</i>, <i>Micropholis crotonoides</i>, <i>Matayba arborescens</i>, <i>Ficus macbridei</i>, <i>Miconia dodecandra</i>, también <i>Cyathea divergens</i> y <i>C. caracasana</i>, y entre las epífitas cerca de 100 spp. como <i>Maxillaria spilotantha</i>, <i>Epidendrum siphonosepalum</i>, <i>Pleurothallis truxillensis</i>. (10,11)</p>
Serranías de Falcón y Lara	<p>Más de 200 especies de árboles: <i>Ficus cuatrecasana</i>, <i>Guapira offersiana</i>, <i>Tetrorchidium rubrivenium</i>, <i>Hieronyma fendleri</i>, <i>Alchornea triplinervia</i>, <i>Protium tovarense</i>, <i>Ruagea pubescens</i>, <i>Clusia multiflora</i>, <i>Miconia spinulosa</i>, <i>Myrsine coriacea</i>, <i>Persea mutisii</i>, <i>Qualea calophylla</i>, <i>Gordonia fruticosa</i>, <i>Eschweilera tenax</i>, <i>Graffenrieda latifolia</i>, <i>Dendropanax fendleri</i>, <i>Ladenbergia moritziana</i>. Sobre estos árboles se apoyan más de 74 especies de epífitas vasculares y más de 42 especies de trepadoras, entre las epífitas más importantes: <i>Polypodium levigatum</i>, <i>P. duale</i>, <i>Maxillaria miniata</i>, <i>M. venusta</i>, <i>Elaphoglossum lingua</i>, <i>Anthurium scandens</i>, <i>Tillandsia tovarensis</i>, <i>Pleurothallis monocordia</i>, <i>Oncidium meirax</i>, <i>Epidendrum secundum</i>, <i>Peperomia tetraphylla</i>. Entre las trepadoras <i>Philodendron karstenianum</i>, <i>P. ornatum</i>, <i>Iresine diffusa</i>, <i>Begonia glabra</i>, <i>Tournefortia bicolor</i>, <i>Lycianthes pauciflora</i>, <i>Solanum caripense</i>, <i>S. aturense</i>, <i>Passiflora laurifolia</i>, <i>P. subpeltata</i>. En el sotobosque se encuentran más de 30 especies de arbustos y 66 especies de hierbas terrestres, entre ellos <i>Piper aequale</i>, <i>P. marginatum</i>, <i>P. guayranum</i>, <i>Solanum tovarense</i>, <i>Monnina pubescens</i>, <i>Miconia racemosa</i>, <i>Psychotria deflexa</i>, <i>Cyathea arborea</i>, <i>Geonoma paraguayensis</i>, <i>Diplazium hians</i>, <i>Panicum glutinosum</i>, <i>Anthurium nymphaefolium</i>, <i>Canna indica</i>, <i>Heliconia bihai</i>, <i>Renealmia thyrsoides</i>, <i>Psychotria aubletiana</i>. (12,13)</p>

continúa

flora líquénica, Marcano (1994) señaló 208 especies de líquenes para las selvas nubladas andinas de Venezuela.

A pesar de la desigualdad en el tratamiento de los taxones y los grupos morfofuncionales en los distintos estudios, se han realizado análisis biogeográficos entre varias localidades. Kelly *et al.* (1994), comparando La Montaña (2.600 msnm, cordillera de Mérida) y otras selvas nubladas de Venezuela y Colombia, revelaron que la mitad de las familias de

Tabla 2 (continuación)

<p>Cordillera de la Costa</p>	<p>Selva nublada montano alta: Árboles importantes del dosel (20-30 m): <i>Ecclinusa abbreviata</i>, <i>Sloanea</i> sp., <i>Guapira olfersiana</i>, <i>Chimarrhis microcarpa</i>, <i>Cordia alliodora</i>, <i>Protium araguense</i>, <i>Licania cruegeriana</i>, <i>Rhodostemonodaphne kunthiana</i>, <i>Nectandra reticulata</i>, <i>Inga coruscans</i>, <i>I. marginata</i>, <i>I. cardozana</i>, <i>Platymiscium pinnatum</i>, <i>Euterpe precatória</i>, <i>Dictyocaryum fuscum</i>, <i>Cecropia peltata</i>, <i>Pouteria rigidopsis</i>. Entre 8 y 15 m: <i>Rollinia fendleri</i>, <i>R. mucosa</i>, <i>Alchornea triplinervia</i>, <i>Inga fastuosa</i>, <i>I. cuaternata</i>, <i>Ficus guianensis</i>, <i>F. mathewsii</i>, <i>Trophis racemosa</i>, <i>Urera caracasana</i>, <i>Piper reticulatum</i>, las palmas <i>Bactris setulosa</i>, <i>Chamaedorea pinnatifrons</i>, <i>Euterpe precatória</i>, <i>Geonoma</i> spp., las trepadoras <i>Tournefortia foetidissima</i>, <i>Dolichandra unguis-cati</i>, <i>Mascagnia eggersiana</i>. Las epífitas son muy importantes: orquídeas <i>Jacquinella teretifolia</i>, <i>Oncidium boothianum</i>, <i>Pleurothallis loranthophylla</i>, bromeliáceas <i>Guzmania lingulata</i>, <i>Tillandsia anceps</i>, <i>T. complanata</i>, las cactáceas <i>Epiphyllum hookeri</i> y <i>Rhipsalis baccifera</i>. (14,16,28)</p> <p>Selva nublada montano baja: Especies importantes: emergente (40-50 m) <i>Gyranthera caribensis</i>, en el dosel (25-30 m) <i>Trichilia pleeana</i>, <i>Guarea kunthiana</i>, <i>Guapira ferruginea</i>, <i>Zinowiewia australis</i>, <i>Heliocarpus americanus</i>, <i>Turpinia occidentalis</i>, <i>Poulsenia armata</i>, <i>Myrcianthes karsteniana</i>, <i>Tetrorchidium rubrinervium</i>, <i>Alchornea</i> sp., <i>Gustavia hexapetala</i>, <i>Pouteria filipes</i>, y <i>Bactris setulosa</i>. (15,16,17,18,28)</p>
<p>Cordillera de Araya-Paria</p>	<p>Árboles importantes del dosel (15-30 m): <i>Gordonia fruticosa</i>, <i>Eschweilera tenax</i>, y <i>Topobea steyermarkii</i>, con un sotobosque con árboles más pequeños y arbustos como <i>Psychotria cuspidata</i>, <i>Piper parianum</i>, <i>Clibadium surinamense</i>, y un estrato herbáceo con los helechos <i>Dryopteris leprieurii</i>, <i>Trichomanes trigonum</i>, y las hierbas <i>Heliconia revoluta</i>, <i>Renalmia thyrsoidea</i>, <i>Calathea casupito</i> y <i>Besleria hirsutissima</i>. Las epífitas son muy importantes: <i>Asplundia moritziana</i>, <i>Elleanthus arpophyllostachys</i>, <i>Epidendrum dunstervilleorum</i>, <i>Anthurium aripoense</i>, <i>Philodendron</i> sp., <i>Guzmania coriostachya</i>, <i>Aechmea aripensis</i>, <i>Peperomia tenuipes</i>, <i>Trichomanes cristatum</i>, <i>Asplenium serra</i>, <i>Elaphoglossum lingua</i>, <i>Hymenophyllum polyanthos</i>, <i>Nephrolepis biserrata</i>, <i>Oleandra articulata</i>, <i>Olfersia cervina</i>, y <i>Polypodium loriceum</i>. (19)</p>
<p>Escudo Guayanés</p>	<p>Árboles principales (5-10 m): en Macizo Chimantá <i>Bonnetia tepuiensis</i>, <i>B. roraimae</i>, <i>Magnolia ptaritepuiana</i>, <i>Podocarpus</i> spp., <i>Schefflera</i> spp. y <i>Weinmannia</i> spp.; en la sierra de Maignalida <i>Cyrilla racemiflora</i>, <i>Clusia</i> spp., <i>Perissocarpa</i> sp., <i>Ecclinusa ulei</i>, <i>Gongylolepis</i> sp., <i>Byrsonima</i> sp., <i>Schefflera</i> spp. y <i>Brocchinia tatei</i>; en la serranía Uasadi <i>Perissocarpa</i> sp., <i>Clusia</i> sp., <i>Schefflera</i> sp. y muchas palmas; en cerro Yaví <i>Schefflera hitchcockii</i>, <i>Clusia</i> sp., <i>Ilex retusa</i>, <i>Ternstroemia</i> sp., <i>Cyrilla racemiflora</i> y <i>Weinmannia</i> sp.; en cerro Yutajé <i>Micropholis</i> sp., <i>Clusia pachyphylla</i>, <i>Ilex</i> sp., <i>Hedyosmum</i> sp., <i>Schefflera hitchcockii</i>, y las palmas <i>Geonoma appuniana</i> y <i>Euterpe</i> sp.; en cerro Duida <i>Tyleria floribunda</i>, <i>T. spathulata</i>, <i>Neotatea longifolia</i>, <i>Gongylolepis</i> sp. y <i>Schefflera</i> sp.; en sierra de la Neblina <i>Bonnetia neblinae</i> y <i>Neotatea neblinae</i>.</p> <p>Sotobosque denso con: <i>Orectanthe ptaritepuiana</i>, <i>Brocchinia tatei</i>, <i>Didymiandrum stellatum</i>, y las bambusoides <i>Myriocladus</i> spp., en macizo Chimantá, y <i>Saxofridericia duidae</i>, <i>Stegolepis grandis</i>, <i>Everardia</i> sp. y <i>Brocchinia</i> sp. en cerro Duida. (20,21,22)</p>
<p>Cerro Santa Ana</p>	<p>Árboles importantes (14-20 m): <i>Ardisia cuneata</i>, <i>Clusia rosea</i>, <i>Coccoloba coronata</i>, <i>C. swartzii</i>, <i>Myrcia splendens</i>, <i>Weinmannia pinnata</i>, <i>Annona purpurea</i>, <i>A. glabra</i>, <i>Myrsine guianensis</i>, son importantes también numerosas epífitas bromeliáceas, helechos y orquídeas de los géneros <i>Oncidium</i> y <i>Epidendrum</i>. Las trepadoras son raras. El sotobosque alcanza 2 m y lo componen mayormente arbustos, palmas y helechos. (13,23,24).</p>
<p>Cerro Copey</p>	<p>Árboles representativos (9-15 m): <i>Ilex guianensis</i>, <i>Dendropanax arboreus</i>, <i>Ocotea leucoxylon</i>, <i>Persea caerulea</i>, <i>Margaritaria nobilis</i>, <i>Inga macrantha</i>, <i>Blakea monticola</i>, <i>Symplocos martinicensis</i>, <i>Styrax glaber</i>, <i>Esenbeckia grandiflora</i>, y las palmas <i>Bactris setulosa</i> y <i>Euterpe precatória</i>. Arbustos representativos: <i>Psychotria</i> spp., <i>Tournefortia</i> spp., <i>Symplocos suaveolens</i>, <i>Rinorea</i> sp., <i>Acalypha macrostachya</i>, <i>Solanum arboreum</i>, <i>Mikania johnstonii</i> y las palmas <i>Coccothrinax barbadensis</i> y <i>Geonoma interrupta</i>. Epífitas importantes: orquídeas (géneros <i>Pleurothallis</i>, <i>Elleanthus</i> y <i>Epidendrum</i>), bromeliáceas (<i>Tillandsia</i> spp., <i>Guzmania lingulata</i>), helechos (géneros <i>Elaphoglossum</i>, <i>Trichomanes</i> y <i>Polypodium</i>), musgos y hepáticas. (25,26)</p>

1) Sarmiento et al. 1971, 2) Veillon 1994, 3) Bono 1996, 4) Ataroff & Sarmiento 2003, 5) Lamprecht 1954, 6) Kelly et al. 1994, 7) Pietrangeli 1997, 8) Ortega et al. 1987, 9) Ataroff & Monasterio 1987, 10) Ginés & Foldats 1953, 11) Steyermark & Delascio 1985, 12) Steyermark 1975, 13) Matteucci 1987, 14) Steyermark & Huber 1978, 15) Monedero & González 1994, 16) Huber 1986b, 17) Huber & Alarcón 1988, 18) Rodríguez & De Martino 1997, 19) Steyermark & Agostini 1966, 20) Vareschi (1992b), 21) Huber (1992), 22) Huber 1995b, 23) Tamayo 1941, 24) Cavelier 1986, 25) Hoyos 1985, 26) Sugden 1986, 27) Schneider 2001, 28) Cardozo 2012.

angiospermas y pteridofitas de esa localidad tienen afinidades con zonas templadas de Norte y Suramérica. La Montaña no presenta tanta afinidad con otras selvas nubladas de Colombia, sugiriendo que la depresión del Táchira, que separa la cordillera de Mérida del resto de los Andes con un espacio de 17 km, donde las elevaciones son menores de 1.000 msnm, es una importante barrera en la distribución de especies vegetales. Para la Sierra de Perijá, Steyermark & Delascio (1985) mencionan que son importantes las afinidades con Colombia y con el resto de los Andes, y menores con América Central, el Caribe y los tepuyes del Escudo Guayanés. Por su parte, en la Sierra de San Luis (serranías de Falcón y Lara), Steyermark (1975) determinó que el 65 % de la flora es de amplia distribución, 27 % es endémico de Venezuela y 6 % endémico del estado Falcón.

La importante riqueza de especies, en particular las arbóreas, ha motivado otros estudios a nivel comunitario y específico, en la cordillera de la Costa (Fernández-Badillo 2000; Cardozo 2007, 2012). Entre los más resaltantes, pero que no profundizaremos aquí, está la ecología reproductiva y demográfica, con estudios que abarcan desde los sistemas de polinización y dispersión más importantes en estas comunidades (Sobrevila 1978; Sobrevila & Arroyo 1982; Sobrevila *et al.* 1983; Ramírez & Seres 1994), hasta los análisis sobre mortalidad y reclutamiento (Ataroff & Schwarzkopf 1992; Flores 1992; Ramírez *et al.* 2002).

Dinámica del ecosistema

Respuestas a nivel del sistema

Aspectos hídricos

Las selvas nubladas tienen una especial importancia como captadoras y reservorios de agua, así como protectoras de sistemas hidrológicos estables (Stadtmüller 1987; Hamilton *et al.* 1995; Bruijnzeel & Proctor 1995; FAO 2003, entre otros).

A pesar de la importancia de estas selvas en la captación y redistribución de agua, son pocos los trabajos que intentan un análisis de la dinámica hídrica del sistema. En la cordillera de Mérida se han desarrollado investigaciones con el fin de evaluar los principales flujos hídricos en las selvas nubladas y determinar el impacto de su deforestación sobre esos flujos al ser reemplazadas por pastizales de *Pennisetum clandestinum* (kikuyo) y *Melinis minutiflora* (capín melado o yaraguá), que son su principal sistema de reemplazo. Estas investigaciones muestran que la selva nublada de La Mucuy (2.300 msnm), con ingresos por precipitación vertical (lluvia) entre 3.000-3.200 mm y estimados de captación de neblina de más de 300 mm anuales (entre 9 y 11 % del ingreso total), presenta valores muy altos de intercepción (49-51 % de las entradas totales) (Ataroff & Rada 2000; Pacheco & Ataroff 2005). En La Carbonera (2.300 msnm), con ingresos por precipitación vertical menores, entre 1.400-1.600 mm, los valores de intercepción resultaron entre 20-35 % (Steinhardt 1979, Ataroff *et al.* 2005; Montilla 2009). Estos valores representan un rango muy amplio pero ellos reflejan las grandes diferencias que pueden encontrarse en estas selvas tanto en características de las precipitaciones como en estructura de la vegetación. Para otras selvas nubladas y con métodos comparables se han dado valores entre 11-30 % (Bruijnzeel & Proctor 1995).

La intercepción determina que entre 49 y 80 % de las entradas llegan al suelo como precipitación neta para La Mucuy y La Carbonera respectivamente (Steinhardt 1979, Ataroff *et al.* 2005; Ataroff & Rada 2000; Pacheco & Ataroff 2005; Montilla 2009). Estos valores de precipitación neta no incluyen el escurrimiento por los troncos, puesto que éste ha resultado tener valores de sólo 0,2 y 1 % del ingreso en La Mucuy y La Carbonera, respectivamente (Ataroff & Rada 2000; Steinhardt 1979). Al llegar al suelo, a) parte del agua es interceptada por la hojarasca (cerca de 6 % para La Mucuy, Ataroff & Rada 2000), de donde se evapora hacia el sotobosque, b) parte se infiltra, y c) el resto escurre superficialmente en una proporción baja, de 1 % para La Mucuy y La Carbonera (Ataroff & Rada 2000; Pacheco & Ataroff 2005; Montilla 2009). De la fracción infiltrada, a) parte es retenida en el suelo, b) cerca del 16 % es tomado por las plantas en La Mucuy y devuelto a la atmósfera por transpiración (Ataroff & Rada 2000), y c) un remanente cercano a 26 % pasa al flujo subsuperficial, que finalmente contribuirá al mantenimiento del caudal de quebradas y ríos (Ataroff & Rada 2000). Por su parte, la baja proporción de escorrentía superficial (1 %) mantenida así a lo largo del año, disminuye el riesgo de crecidas máximas en los ríos de las zonas donde se conserva la selva.

En La Carbonera, Steinhardt (1979) calculó la evapotranspiración (980 mm) como el 62 % de las precipitaciones (1.575 mm), mientras en La Mucuy, Ataroff & Rada (2000) estimaron 73 % (16 % transpiración, 51 % evaporación del follaje y 6 % evaporación del suelo).

Aspectos productivos y nutricionales

La producción de materia orgánica de las selvas nubladas es menor que la de las selvas húmedas de tierras bajas, y disminuye a medida que se asciende en el gradiente altitudinal, lo cual está asociado a la disminución de la temperatura, de la radiación fotosintéticamente activa, y de la precipitación, que influyen las condiciones nutricionales e hídricas de los suelos (Grubb 1977; Cavelier 1996). Dependiendo de la posición topográfica, un alto grado de saturación de los suelos se asocia con déficits nutricionales debido a las bajas tasas de mineralización de la materia orgánica, alta acidez del suelo y la calidad de la materia orgánica a descomponer (alta C/N) (Grubb & Tanner 1976; Whitmore 1984).

Los estudios sobre la productividad de las selvas nubladas en Venezuela se han dirigido mayormente a la medición de la producción de hojarasca. Para selvas nubladas andinas y de la cordillera de la Costa, se han medido cantidades de producción anual de hojarasca entre 4,5 y 10,7 Mg ha⁻¹ (Medina 1968; Fassbender & Grimm 1981; Tanner *et al.* 1992; Monedero & González 1995; Ramírez & Ataroff 2004), lo cual está dentro del rango reportado para selvas húmedas de tierras bajas (2,43–10,9 Mg ha⁻¹) (Cuevas & Medina 1986; Scott *et al.* 1992; Pendry & Proctor 1996; Lisanewok & Michelsen 1994). El ritmo de producción de hojas nuevas ha sido estudiado por Huber (1986b) en la cordillera de la Costa, encontrando una producción continua en la comunidad de árboles con un máximo que corresponde al período de mayores precipitaciones. Generalmente, la producción es estacional, con ocurrencia de picos máximos, que en la cordillera de Mérida pueden ser desde uno como en La Montaña (Tanner *et al.* 1992), hasta tres como en La Carbonera y La Mucuy (Fassbender & Grimm 1981; Ramírez & Ataroff 2004). La fenología reproductiva ha sido poco estudiada, pero podemos

mencionar como ejemplo a Sobrevila (1978), Soriano (1983), Huber (1986b), Medina (1986), Rodríguez & De Martino (1997), Seres & Ramírez (1990).

Antes de la abscisión foliar, muchas especies muestran tasas importantes de retraslocación de ciertos nutrientes como parte de las estrategias de economía de nutrientes. Las tasas para selvas nubladas de todo el mundo abarcan desde el 16 al 48 % del nitrógeno y del 25 al 69 % del fósforo. En ese marco, en Venezuela se han medido valores relativamente bajos de 20 y 31 % para el nitrógeno en La Mucuy y La Carbonera, respectivamente (Fassbender & Grimm 1981; Ramírez & Ataroff 2004) y 25 % para el fósforo en La Carbonera (Fassbender & Grimm 1981). En balance del sistema, el nitrógeno transferido por esta vía se ha medido entre 52 y 104 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Steinhardt 1979; Fassbender & Grimm 1981; Tanner *et al.* 1992; Ramírez & Ataroff 2004).

Al caer, la hojarasca restituye a la superficie del suelo una fracción de lo asimilado por las plantas. Sin embargo, la liberación de los nutrientes hacia el suelo depende de los procesos de descomposición. Monedero & González (1995) midieron tasas de desaparición del mantillo de 45 % anual (con un máximo al inicio de la época lluviosa) en Loma del Hierro (serranía del Interior Central), mientras en la Carbonera y La Mucuy (cordillera de Mérida) se han medido tasas anuales del 72 y 75 %, respectivamente (Fassbender & Grimm 1981; Ramírez & Ataroff 2004). Para la selva nublada de La Mucuy (Ramírez & Ataroff 2004), las tasas de desaparición del mantillo se encuentran en rangos intermedios ($k_L = 2$) entre la selva húmeda tropical de menor altitud ($k_L = 5$) y los bosques templados (k_L de 0,5 a 1,0) (Swift *et al.* 1979).

La fracción gruesa del mantillo o madera muerta (troncos y ramas gruesas) ha sido poco estudiada. En la cordillera de Mérida, Delaney *et al.* (1998) midieron 21 Mg ha⁻¹ en La Carbonera (2.300–2.400 msnm) y 8 Mg ha⁻¹ en La Mucuy (2.640–3.000 msnm) en el mantillo, pero estos montos aumentan a 42 y 35 Mg ha⁻¹, respectivamente, si se incluye a los troncos muertos en pie, con un contenido de carbono de 21 y 17 Mg C ha⁻¹ para estas localidades, de 6 a 7 veces mayor que el contenido de carbono en el resto del mantillo (fracción fina) (Delaney *et al.* 1997).

Además de la producción de hojarasca, existe un importante movimiento de nutrientes desde la biomasa aérea hacia el suelo que depende de los flujos de agua. Esta dinámica fue estudiada por Steinhardt (1979) en La Carbonera para N, P, K, Al, Ca, Mg, Fe, Na y Mn. Este autor pudo determinar que las entradas de estos elementos por precipitación son superiores a las salidas por percolación (medidas con lisímetros), indicando por estas vías un balance positivo para la selva.

Las características de la selva cambian cuando son alteradas o están en proceso de sucesión secundaria. En La Carbonera (Bosque Universitario «San Eusebio») a 2.200 msnm, Arends *et al.* (1992) estudiaron la vegetación secundaria luego de 10 años de abandono de parcelas pequeñas (0,7 ha) totalmente taladas. Encontraron que la recuperación fue muy lenta, a pesar de estar rodeadas de selva original, con sólo 12 % de la biomasa de la selva original vecina y 14 % de las especies de árboles (9 *vs.* 65 spp. ha⁻¹ en la selva original). En contraste, la producción de hojarasca fue muy similar (7,1 *vs.* 7,4 Mg ha⁻¹ en la selva original).

Grimm & Fassbender (1981), en un estudio sobre las reservas orgánicas y minerales en La Carbonera (2.200 msnm), reportaron 348 Mg ha⁻¹ de biomasa aérea, un valor relativamente alto que está dentro del rango encontrado en la literatura (Golley *et al.* 1971; Grubb 1977; Kira 1977; Klinge 1977) para bosques de tierras bajas (233 – 435

Mg ha⁻¹). La materia orgánica del suelo representa 55 % de las reservas totales, lo cual se interpreta como un factor de estabilidad de este ecosistema (Grimm & Fassbender 1981). Los autores señalan que la cantidad de N acumulado (1.107 kg ha⁻¹) en la vegetación es relativamente baja, mientras que las reservas de P (66 kg ha⁻¹) se encontraban dentro del rango reportado para selvas de tierras bajas. Sin embargo, una mayor limitación por P que por N ha sido reportada para bosques tropicales de tierras bajas (Vitousek 1984). Con el fin de poner a prueba la hipótesis de crecimiento limitado por deficiencias de nutrientes (Grubb 1977), experimentos de fertilización con N y P en una selva nublada andina (La Montaña, 2.450–2.650 msnm) mostraron mayores tasas de crecimiento de los troncos de árboles y mayor producción de hojarasca con respecto a los controles, concluyendo que el N es más limitante que el P en esta selva (Tanner *et al.* 1992). Por otra parte, en La Carbonera, Grimm & Fassbender (1981) destacaron la importancia del régimen hídrico del suelo, influenciado por la posición topográfica, como determinante en la productividad del bosque y de las reservas de materia orgánica e inorgánicas del suelo (N, P, K), encontrándose que la acumulación de materia orgánica tanto en la vegetación como en el suelo es marcadamente reducida en los suelos de pendientes ligeras con marcado hidromorfismo. De igual modo, para esta localidad, se ha descrito una estrecha relación entre la estructura de la comunidad (composición florística y área basal) y el régimen hídrico del suelo (Quiroz 2010).

En cuanto al índice de área foliar, algunos estudios realizados en selvas nubladas andinas muestran valores más bajos (1,6–5,9; Ataroff & Rada 2000; Quevedo *et al.* 2011; Schwarzkopf *et al.* 2011) que las selvas húmedas de tierras bajas (6,9–12,0; Grubb 1977).

Respuestas ecofisiológicas

Los estudios de la ecofisiología de plantas en las selvas nubladas de Venezuela se han realizado principalmente en tres áreas: en la cordillera de la Costa (selva nublada de «Rancho Grande», estado Aragua), en la serranía del Interior Central (selva nublada de Los Altos de Pipe, estado Miranda) y en la cordillera de Mérida (Bosque Universitario «San Eusebio» en La Carbonera; La Mucuy y La Montaña en el Parque Nacional Sierra Nevada; y páramo del Zumbador). También se han realizado algunos trabajos en la sierra de San Luis (serranías de Falcón y Lara) y en montañas costeras aisladas (cerro Copey, isla de Margarita) y en el cerro Santa Ana (península de Paraguaná).

Los trabajos se han enfocado, por un lado, a nivel ecosistémico, al estudio de la productividad vegetal y aspectos nutricionales (Medina 1968; Steinhardt 1979; Fassbender & Grimm 1981; Grimm & Fassbender 1981; Arends *et al.* 1991–1992; Tanner *et al.* 1992; Monedero & González 1995; Ramírez & Ataroff 2004). A nivel de individuos, los trabajos se han concentrado mayormente al estudio de la fotosíntesis y su relación con el contenido nutricional foliar (contenido de nitrógeno) y con el ambiente de luz (plantas de sol y sombra, capacidad de aclimatación fotosintética) (Huber 1986; Medina 1986; Cavelier 1986; Añez 1987; Rada & Jaimez 1992; Hernández & Medina 1995; García-Núñez *et al.* 1995; Anten *et al.* 1996; Vilanova 1996; Quilici & Medina 1998; Cabrera 1999; Cavieres *et al.* 2000; Dávila 2009; Rada *et al.* 2009), relaciones hídricas y regulación del intercambio de gases (Cavelier 1986;

Rada & Jaimez 1992; García-Núñez *et al.* 1995; Vilanova 1996; Cabrera 1999; Dávila 2009; Rada *et al.* 2009), metabolismo CAM en especies del género *Clusia* (Franco *et al.* 1994; Olivares 1997; Grams *et al.* 1997), morfología y anatomía foliar (Quintero 1981; Roth *et al.* 1986; Napp-Zinn & Franz 1986; Ricardi *et al.* 1987; García-Núñez 1992), propiedades espectrales de las hojas (Poorter *et al.* 2000; Acevedo & Ataroff 2012), adaptaciones fisiológicas y estructurales en epífitas (Medina *et al.* 1977), y adaptaciones a las condiciones químicas de los suelos, tales como asociaciones micorrícicas, que permiten la obtención de fósforo de suelos ácidos y la tolerancia a la elevada movilidad de aluminio y manganeso (Cuenca *et al.* 1990; Cuenca *et al.* 1991; Izaguirre-Mayoral & Flores 1995; Haag-Kerwer *et al.* 1996; Grams *et al.* 1997; Olivares 1997; Chacón *et al.* 1998; Olivares & Aguiar 1999; Cuenca *et al.* 2001; Olivares *et al.* 2002).

Conductancia estomática y potenciales hídricos

Las selvas nubladas tropicales se caracterizan, entre otras cosas, por condiciones ambientales muy húmedas, que incluyen entrada «extra» de agua por interceptación de neblina (precipitación horizontal), bajas temperaturas y alta humedad relativa del aire durante todo el año. Mediciones de intercambio de gases en plantas de diferentes formas de vida (árboles del dosel, plántulas e individuos juveniles de árboles en el sotobosque, sufrutíctes, arbustos, palmas, helechos y epífitas del sotobosque) en selvas nubladas andinas, muestran que durante los períodos de iluminación directa, las plantas transpiran a tasas comparables a las registradas en bosques húmedos de menor altitud, pudiendo ocurrir una disminución significativa de la conductancia estomática (G_s) durante los breves períodos secos. Esta disminución de la G_s no siempre conlleva a una disminución de E , debido al concomitante aumento de la diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV) que ocurre durante la sequía (Cavelier 1986; Rada & Jaimez 1992; García-Núñez *et al.* 1995; Vilanova 1996; Cabrera 1999; Dávila 2009; Rada *et al.* 2009). Aunque se considera que las selvas nubladas experimentan precipitación constante, se pueden presentar variaciones estacionales que pueden inducir cortos períodos de estrés hídrico (Bruijnzeel & Veneklass 1998) con efectos adversos en la ganancia de carbono, crecimiento y supervivencia de las plantas. Por ejemplo, mediciones del intercambio de gases en *Alchornea triplinervia*, especie arbórea de la sucesión temprana, muestran que no existen cambios significativos estacionales (período lluvioso-sequía) en individuos juveniles localizados en claros pequeños ($< 100 \text{ m}^2$) dentro de la selva (Bosque Universitario «San Eusebio», 2.200 msnm), mientras que individuos localizados en el interior y en los bordes de un fragmento pequeño de selva ($< 10 \text{ ha}$; fragmento rodeado por pastizal) mostraron disminuciones significativas en la conductancia estomática y supervivencia durante la sequía (García-Núñez *et al.* 1995; Dávila 2009). Las hojas del dosel pueden estar sujetas a condiciones hídricamente desfavorables, debido a un mayor déficit de saturación del aire en días despejados que no necesariamente determinen una disminución en la disponibilidad hídrica del suelo y por consiguiente del potencial hídrico de la planta. Para diferentes especies en el dosel (Monterrey, cordillera de Mérida, 2.400 msnm), se encontraron diferentes respuestas al incremento del DPV que ocurre diariamente en los períodos de iluminación directa, por lo general al mediodía, y en la época seca, habiendo especies muy sensibles como *Clusia multiflora* en términos de la G_s (46 % de reducción de la G_s entre épocas), que determinaron restricciones a la ganancia de carbono (A), hasta especies

como *Miconia resinoides*, en las que hubo un incremento de la Gs y A durante la época seca (Rada *et al.* 2009). La respuesta directa de los estomas al incremento del DPV determinando una disminución de la Gs, constituye una estrategia conservadora que evita un mayor déficit hídrico para la planta (Schulze *et al.* 1972) y ha sido encontrada en diferentes especies de la selva nublada andina, en Venezuela (Meinzer *et al.* 1984; Cavelier 1986; García-Núñez *et al.* 1995).

Con relación al estatus hídrico de las hojas medido a través del potencial hídrico, en general, los valores del potencial mínimo y promedio en diferentes especies arbóreas de selvas nubladas de la cordillera de Mérida y de la Serranía del Interior Central, muestran valores mayores (menos negativos) y con menor fluctuación a lo largo del año debido a la estacionalidad de las precipitaciones que los bosques húmedos tropicales de tierras bajas (Cavelier 1986, 1996; Añez 1987; Rada & Jaimez 1992; García-Núñez *et al.* 1995, Vilanova 1996; Cabrera 1999; Dávila 2009; Rada *et al.* 2009).

Respuesta fotosintética

El factor principal que impone limitaciones a la ganancia de carbono para las plantas de diferentes tipos de bosques, es la baja irradiación solar que se recibe en sotobosque, siendo aproximadamente menos del 2 % de la densidad de flujo de fotones (DFF) incidente sobre el dosel (Percy 1983; Chazdon & Fetcher 1984) (ver Radiación).

A pesar de que pueden ocurrir períodos breves de sequía que eventualmente podrían determinar limitaciones para la ganancia de CO₂, el ambiente húmedo y fresco del sotobosque de las selvas nubladas establece que la disponibilidad de luz sea el factor determinante de la capacidad fotosintética de las plantas. Bajo estas condiciones de umbría, una alta eficiencia en la captación de la luz, bajas tasas de respiración en la oscuridad y bajos puntos de compensación de luz son esenciales para mantener un balance de carbono positivo en el piso del bosque. Estudios ecofisiológicos pioneros en Venezuela sobre las características adaptativas del aparato fotosintético en plantas de diferentes formas de vida del sotobosque de la selva nublada de Rancho Grande (cordillera de la Costa), muestran bajos puntos de compensación de luz (1-1,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), bajas tasas de respiración en la oscuridad (0,15-0,50 $\text{mg CO}_2 \text{g}^{-1} \text{p. seco h}^{-1}$) y una alta relación clorofila/nitrógeno en las plantas de sombra (0,41-0,75), en concordancia con los bajos niveles de radiación recibidos en el piso del bosque (Huber 1986; Medina 1986). En un estudio sobre la capacidad de aclimatación fotosintética a cambios repentinos en el ambiente de luz en individuos juveniles de una especie arbórea tolerante a la sombra (*Retrophyllum rospigliosii* = *Decussocarpus rospigliosii*) y una especie colonizadora de claros (*Alchornea triplinervia*), se encontró para individuos de sol y sombra de ambas especies, igualmente, bajos puntos de compensación de luz (1,7-7,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), bajas tasas de respiración en la oscuridad (-0,1 a -0,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y una alta relación clorofila/nitrógeno en las plantas de sombra (0,39-0,85) (García-Núñez *et al.* 1995).

Debido a la alta correlación entre la tasa de fotosíntesis (A) y el contenido de nitrógeno foliar (N) (Medina 1984; Field & Mooney 1986, Evans 1989), y tomando en cuenta que la disponibilidad del N puede ser limitante en las selvas nubladas (Grubb 1977; Vitousek 1984; Tanner *et al.* 1992), es de esperarse tasas bajas de fotosíntesis en las plantas de este ecosistema. Comparativamente las tasas máximas de asimilación de CO₂ (A_{max}) reportadas para plantas de la selva nublada en Venezuela (Huber 1986; Medina 1986; Cavelier 1986; Rada & Jaimez 1992; Hernández & Medina 1995; Gar-

cía-Núñez *et al.* 1995; Anten *et al.* 1996; Vilanova 1996; Cabrera 1999; Cavieres *et al.* 2000; Dávila 2009; Rada *et al.* 2009) son bajas ($1,6-7,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), particularmente las reportadas en plantas en el sotobosque y también en árboles maduros en el dosel, encontrándose dentro del rango medido en diversas especies de la sucesión tardía (hojas de sol) de bosques húmedos tropicales, que muestran valores alrededor de $1,4-9,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1996). Sin embargo, tasas máximas de fotosíntesis relativamente altas ($11,6-20,6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) han sido encontradas (Quilici & Medina 1998; Cabrera 1999) para especies arbustivas y arbóreas pioneras en áreas perturbadas abiertas del bosque nublado del IVIC, estado Miranda (*Verbesina turbacensis* y *Crotalaria micans* = *C. anagyroides*), y en claros en la selva nublada de La Mucuy, estado Mérida (*Montanoa quadrangularis*), estando en el rango de las tasas registradas (Strauss-DeBenedetti & Bazzaz 1996) para hojas de sol de especies sucesionales tempranas de bosques húmedos de tierras bajas ($5-27,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Diferentes estudios en plantas de la selva nublada (García-Núñez *et al.* 1995; Hernández & Medina 1995; Anten *et al.* 1996; Quilici & Medina 1998) muestran una alta correlación entre A_{max} y N, encontrándose, generalmente, una mayor eficiencia instantánea en el uso del nitrógeno ($\text{EIUN} = A_{\text{max}}/\text{N}$) en plantas de sol, características de la sucesión temprana (Añez 1987; García-Núñez *et al.* 1995; Quilici & Medina 1998), lo cual debe estar relacionado a una mayor inversión del carbono en la formación de hojas (alta área foliar específica) y del nitrógeno en la capacidad de carboxilación y transporte de electrones (Evans 1989). Por otra parte, en la sombra, las plantas están más limitadas por la capacidad de captación de la luz (mayor inversión del nitrógeno en pigmentos), encontrándose que los cambios (plasticidad) en la morfología de la hoja hacia una mayor expansión foliar (mayor área foliar específica) son importantes para la sobrevivencia en el piso del bosque (García-Núñez *et al.* 1995; Hernández & Medina 1995; Anten *et al.* 1996; Evans & Poorter 2001). En un trabajo sobre la capacidad fotosintética y la utilización del nitrógeno en relación al ambiente de luz en *Tetrorchidium rubrivenium*, una especie arbórea del sotobosque, se encontró que el contenido de nitrógeno foliar fue mayor que el contenido óptimo al cual la fotosíntesis por unidad de nitrógeno es maximizada, concluyendo que el crecimiento de esta especie está mayormente limitado por la disponibilidad de luz (Anten *et al.* 1996). Sin embargo, en las selvas nubladas donde las hojas comúnmente son esclerófilas siempreverdes (Grubb 1977), la maximización de la relación A_{max}/N no siempre ocurre, lo cual puede ser el producto de una mayor asignación del nitrógeno a compuestos no relacionados con el aparato fotosintético (Field & Mooney 1986; Hernández & Medina 1995), tal como compuestos requeridos para una mayor longevidad de las hojas (por ejemplo, compuestos antiherbívoros como alcaloides).

Del pasado y hacia el futuro

A lo largo de la historia de Venezuela, son muy pocos los pueblos que se han asentado en zonas de selva nublada, y en consecuencia, éstos han sido los ecosistemas forestales de montaña menos alterados desde épocas prehispánicas hasta comienzos del siglo XX. En la cordillera de Mérida, los estudios arqueológicos revelan una importante ocupación humana en los valles altos secos, pero los registros para las selvas nubladas no son claros (Monasterio 1980; Wagner 1993). Tal vez las investigaciones arqueológicas no sean suficientes o quizás la población prehispánica sólo utilizó estos

ambientes húmedos y con problemas energéticos para la extracción de ciertos productos, como por ejemplo carne de cacería.

Igualmente, para la cordillera de la Costa, no se conocen evidencias de ocupación humana prehispánica importante en áreas de selva nublada. Las evidencias arqueológicas de grupos como los valencioides, asentados en los valles intramontanos, muestran que entre los restos de animales dejados en montículos, algunos pertenecen a fauna que puede ser de la selva nublada de esa cordillera, como paují (*Pauxi pauxi* = *Crax pauxi*), venado matacán (*Mazama americana*) y danta (*Tapirus terrestris*), lo que indicaría un posible uso de las selvas para cacería (Fernández-Badillo & Sykora 1998). Luego, hasta finales del siglo XIX, no hay evidencias de asentamientos importantes.

Entre finales del siglo XIX y mediados del siglo XX ocurrió una importante tala de las selvas nubladas andinas, mayormente para la obtención de carbón, dejando luego el terreno para ganadería extensiva. Algunos intentos de colonización para desarrollo agrícola a comienzos del siglo XX, como por ejemplo en la cuenca alta del río El Molino (cordillera de Mérida), fracasaron aparentemente por probar cultivos como el trigo, no aptos para ambientes tan húmedos; sin embargo, la selva ya había sido talada y finalmente quedó para ganadería extensiva de vacunos (Tulet & Ataroff 1986).

La apertura o mejoramiento de vías de comunicación para vehículos automotores permitió a lo largo del siglo XX la introducción de cultivos mejor adaptados a las condiciones ambientales de estas zonas de selva nublada, mayormente hortalizas, flores y ciertos frutales (duraznos, manzanas, moras, fresas, etc.) que no eran posibles cuando productos como éstos (de corta duración, no almacenables) no podían llegar en buenas condiciones a los grandes mercados (Tulet & Ataroff 1986), pero que ahora son comunes sobre los depósitos aluviales y coluviales en la cuenca alta de muchos valles andinos, como por ejemplo en la cuenca alta de los ríos La Grita, Mocotíes, Río Negro y Mucujún. También se ha desarrollado este tipo de agricultura en la cordillera de la Costa en ciertos centros como La Colonia Tovar y Galipán.

Desde mediados del siglo XX, la ganadería es el tipo de manejo que ha causado la tala de mayor superficie de selva. Principalmente ganadería de vacunos para obtención de leche y en menor grado ganadería para lidia, la cual ha venido disminuyendo entrando el siglo XXI, mientras la ganadería lechera ha ocupado sus espacios. Sin embargo, se trata en su mayoría de ganadería extensiva, puesto que la intensiva tiene muchos requerimientos de insumos que no pueden ser afrontados por la mayor parte de los productores. En la mayoría de los casos, se han implantado los pastos africanos kikuyo (*Pennisetum clandestinum*) y capín melado (*Melinis minutiflora*), que cubren grandes extensiones, por ejemplo, entre 30 y 38 % en la cuenca alta del río Capaz (cordillera de Mérida; Rodríguez *et al.* 2009). Sin embargo, el impacto ecológico de este manejo sólo comienza a estudiarse, revelando consecuencias importantes en los flujos hídricos (Ataroff & Naranjo 2009; Ataroff & Rada 2000; Ataroff & Sánchez 2000; Rincón *et al.* 2005) y procesos erosivos (Forti 1999; Montilla 2009; Sánchez *et al.* 2002). Sin embargo, hay que considerar que las selvas nubladas, en particular las altas, están bien representadas en Áreas Bajo Régimen de Administración Especial (ABRAE) del Gobierno Nacional, generalmente dentro de Parques Nacionales y Monumentos Naturales, siendo los más conocidos:

Cordillera de Mérida: P.N. General Cruz Carrillo, P.N. Dinira, P.N. Yacambú, P.N. Sierra Nevada, P.N. Sierra de La Culata, P.N. General Juan Pablo Peñaloza y M.N. Chorreras Las González;

Macizo de El Tamá: P. N. El Tamá;
Sierra de Perijá: P.N. Sierra de Perijá;
Cordillera de la Costa: P.N. Henri Pittier, P.N. Waraira Repano, P.N. Macarao,
P.N. Yurubí; M.N. Pico Codazzi;
Serranía del Interior Central: P.N. Guatopo;
Serranías de Falcón y Lara: P. N. Sierra de San Luis;
Cordillera Araya-Paria: P. N. Península de Paria;
Escudo Guayanés: P.N. Serranía de La Neblina, P.N. Duida-Marahuaca, P.N. Pari-
ma-Tapirapécó, P.N. Yapacana; M.N. Cerro Yaví, M.N. Serranía Yutajé-Coro-
coro, M.N. Cerro Guanay, M.N. Cerro Cuao-Sipapo, M.N. Sierra Maigualida;
P.N. Jaua-Sarisariñama, P.N. Canaima; M.N. Guanacoco, M.N. Ichúm, M.N.
Cerro Guaquinima, M.N. Marutaní, M.N. Cadena de Tepuyes Orientales,
M.N. Cerro Venamo;
Montañas aisladas costeras: P. N. Cerro Copey (isla Margarita) y M. N. Cerro Santa
Ana (península de Paraguaná).

A comienzos del siglo XXI, la presión por actividades humanas que podría generarse sobre lo que queda de estas selvas no es bien conocida; sin embargo, en la segunda mitad del siglo XX, en la cordillera de Mérida se midió una tasa de desaparición promedio de 1,1 % anual entre 1952-1997, con tendencia a disminuir hacia finales de siglo (Rodríguez *et al.* 2009). Se trata de una tasa relativamente alta considerando que la global para América del Sur (1.990-2.100) es de 0,45 % (FAO 2011).

El hecho de que la mayor parte de las selvas nubladas remanentes están en zonas protegidas debería ilusionarnos con la idea de estar llegando al punto en que las nuevas tasas de tala tiendan a cero; sin embargo, parecen acercarse nuevos impactos sobre estos sistemas como consecuencia de cambios climáticos que están en progreso. Los escenarios más difundidos sobre las tendencias de cambios climáticos son demasiado generales para predecir cambios a determinadas altitudes sobre las montañas. Sin embargo, parecen apuntar hacia un incremento en altitud del nivel de condensación orográfica que provocaría un movimiento hacia arriba de las condiciones atmosféricas de selva nublada, en particular reduciendo los montos y frecuencia de ingresos por intercepción de neblina y aumentando la evapotranspiración (Still *et al.* 1999; Pounds *et al.* 1999; Schar & Frei 2005). Bajo esos escenarios, varios grupos de vertebrados han sido señalados como sensibles a las variaciones, pero en la vegetación las epífitas serían posiblemente el primer grupo de plantas de selva nublada en ser afectadas, por lo que han sido propuestas como indicadores biológicos de cambio climático (Pounds *et al.* 1999; Nadkarni & Solano 2002; La Val 2004).

Bibliografía

- Acevedo MF & M Ataroff (2012) Leaf spectra and weight of species in canopy, sub-canopy, and understory layers in a Venezuelan Andean Cloud Forest. *Scientifica*, Article ID 839584, 14 pp. doi:10.6064/2012/839584.
- Acevedo MF, Monteleone S, Ataroff M & C Estrada (2001) Aberturas del dosel y espectro de la luz en el sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Ciencia* 9(2):165-183.

- Acevedo MF, Ataroff M, Monteleone S & C Estrada (2003) Heterogeneidad estructural y lumínica del sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *Interciencia* 28(7):394-403.
- Acosta C (1986) *Análisis geográfico del Parque Nacional Sierra de Perijá con fines de determinar zonas de manejo y dirección*. Tesis. Escuela de Geografía, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela, 104 pp.
- Añez MA (1987) *Relaciones hídricas y nutricionales en especies arbóreas de un bosque nublado a lo largo de un gradiente sucesional*. Tesis Magister Scientiarum. IVIC. 205 pp.
- Anten NPR, Hernández R & E Medina (1996) The photosynthetic capacity and leaf nitrogen concentration as related to light regime in shade leaves of a montane tropical forest tree, *Tetrorchidium rubrivenium*. *Functional Ecology* 10:491-500.
- Arends E, Villaquiran A & O Calderón (1991-1992) Caracterización de la vegetación secundaria en un área talada de la selva nublada, estado Mérida. *Revista Forestal Venezolana* 15-16(35-36):13-22.
- Ataroff M (2003) Selvas y bosques de montaña. En: Aguilera M, Azócar A & E González-Jiménez (Eds.) *Biodiversidad en Venezuela*. Capítulo 48. Ediciones Conicit-Fundación Polar. Caracas. Pp 762-811.
- Ataroff M (2001) Venezuela. En: Kappelle M & AD Brown (Eds.) *Bosques nublados del neotrópico*. Editorial INBIO. Sto. Domingo de Heredia, Costa Rica. Pp. 397-442.
- Ataroff M, Márquez NJ, Méndez Z, Naranjo ME, Guillén F & A Felicien (2005) Intercepción en sistemas naturales y agroecosistemas en un gradiente altitudinal en los Andes venezolanos. *Resúmenes del VI Congreso Venezolano de Ecología*. Maracaibo. 223 pp.
- Ataroff M & M Monasterio (1987) Ecología y desarrollo en los Andes tropicales: pisos de vegetación y asentamientos humanos. En: *Anales IV Congreso Latinoamericano de Botánica, Simposio Ecología de Tierras Altas*. Medellín, Colombia. Pp. 65-81,
- Ataroff M & ME Naranjo (2007) Atmospheric water inputs in a cloud forest fragment in El Cañadón, Andes of Venezuela. *Proceedings of the Fourth International Conference on Fog, Fog Collection and Dew*. La Serena, Chile. Pp. 367-370.
- Ataroff M & ME Naranjo (2009) Interception of water by pastures of *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov. and *Melinis minutiflora* Beauv. *Agricultural and Forest Meteorology* 149:1616-1620.
- Ataroff M & F Rada (2000) Deforestation impact on water dynamics in a Venezuelan Andean cloud forest. *Ambio* 29(7):438-442.
- Ataroff M & LA Sánchez (2000) Precipitación, intercepción y escorrentía en cuatro ambientes de la cuenca media del río El Valle, estado Táchira, Venezuela. *Revista Geográfica Venezolana* 41(1):11-30.
- Ataroff M & L Sarmiento (2003) Diversidad en los Andes de Venezuela. I. Mapa de unidades ecológicas del estado Mérida. CD-ROM, ICAE, Mérida, Venezuela
- Ataroff M & L Sarmiento (2004) Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. En: La Marca E & P Soriano (Eds.) *Reptiles de los Andes de Venezuela*. Fundación Polar, Codepre-ULA, Fundacite-Mérida, Biogeos. Mérida, Venezuela. Pp. 9-26.
- Ataroff M & T Schwarzkopf (1992) Leaf production, reproductive patterns, field germination and seedling survival in *Chamaedorea bartlingiana*, a dioecious understory palm. *Oecologia* (Berlin) 92:250-256.
- Beebe W & J Crane (1948) Ecología de Rancho Grande, una selva nublada subtropical en el norte de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 73:217-256.

- Bisbal F (1998) Mamíferos de la península de Paria, estado Sucre, Venezuela, y sus Relaciones Biogeográficas. *Interciencia* 23(3):176-181.
- Bono G (1996) *Flora y vegetación del estado Táchira, Venezuela*. Monografía XX, Museo Regionale Scienze Naturali. Torino. 951 pp.
- Bruinjeel LA & J Proctor (1995) Hydrology and biochemistry of tropical cloud forests: what do we really know? En: Hamilton LS, Juvik JO & F Scatena (Eds.) *Tropical Montane Cloud Forests*. Ecological Studies 110, Springer Verlag. New York. Pp 38-78.
- Bruinjeel LA & EJ Veneklass (1998) Climatic conditions and tropical montane forest productivity: The fog has not lifted yet. *Ecology* 79:3-9.
- Brun R (1976) Methodik und Ergebnisse zur Biomassenbestimmung eines Nebelwaldökosystems in den venezolanischen Anden. XVI IUFRO World Congr., Div. I, Oslo. Pp. 490-499.
- Cabrera HM (1999) *Mecanismos de aclimatación a la luz en especies de la sucesión de bosques tropicales montanos*. Tesis Doctoral en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 171 pp.
- Cardozo A & D Conde (2011) Estructura y florística de un bosque ribereño de montaña, Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua. *Ernstia* 17(2):85-110.
- Cardozo A (2012) Lista de familias, géneros y especies presentes en la cumbre y laderas del pico Guacamaya, parque nacional Henri Pittier, estado Aragua, Venezuela. *Ernstia* 22(2):79-99.
- Cavelier J (1986) *Relaciones hídricas y de nutrientes en bosques enanos nublados*. Trabajo de Magister Scientiae en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 273 pp.
- Cavelier J (1996) Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. En: Mulkey SS, Chazdon RL & APSmith (Eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, New York. Pp. 399-439.
- Cavelier J & G Goldstein (1989) Mist and fog interception in elfin cloud forests in Colombia and Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 5:309-322.
- Cavieres LA, Rada F, Azócar A, García-Núñez C & HM Cabrera (2000) Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica* 21(3):203-211.
- Chacón N, Aguiar G & E Olivares (1998) Manganese tolerance in *Clusia multiflora* (H.B.K.). *Journal of Plant Physiology* 153:167-173.
- Chazdon RL & N Fetcher (1984) Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72:553-564.
- Cuello NL (2002) Altitudinal changes of forest diversity and composition in the Ramal de Garamacal in the Venezuelan Andes. *Ecotropicos* 15(2):160-176.
- Cuenca G, Herrera R & E Medina (1990) Aluminium tolerance in trees of a tropical cloud forest. *Plant and Soil* 125:169-175.
- Cuenca G, Herrera R & T Mérida (1991) Distribution of aluminium in accumulator plants by X-ray microanalysis in *Richeria grandis* Vahl leaves from a cloud forest in Venezuela. *Plant, Cell & Environment* 14:437-441.
- Cuenca G, De Andrade Z & E Meneses (2001) The presence of aluminium in arbuscular mycorrhizas of *Clusia multiflora* exposed to increased acidity. *Plant and Soil* 231:233-241.
- Cuevas E & E Medina (1986) Nutrient dynamics within Amazonian forest: II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia* 76:222-235.

- Dávila Y (2009) *Efecto de borde y respuestas funcionales durante el establecimiento de Alchornea triplinervia y Myrcia acuminata en un fragmento de selva nublada andina*. Trabajo de Grado de Maestría en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 80 pp.
- Delaney M, Brown S, Lugo AE, Torres-Lezama A & N Bello (1997) The distribution of organic carbon in major components of forests located in five life zones of Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 13:697-708.
- Delaney M, Brown S, Lugo AE, Torres-Lezama A & N Bello (1998) The quantity and turnover of dead wood in permanent forest plots in six life zones of Venezuela. *Biotropica* 30(1):2-11.
- Engwald S (1999) *Diversität und Ökologie der vaskulären Epiphyten in einem Berg- und einem Tieflandregenwald in Venezuela*. Tesis Doctoral. (Libri-Books on Demand). Bonn.
- Evans JR (1989) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78:9-19.
- Evans JR & H Poorter (2001) Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment* 24:755-767.
- FAO (2003) State of the World's Forests. Roma.
- FAO (2011) State of the World's Forests. Roma.
- Fassbender H & U Grimm (1981) Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes occidentales de Venezuela. II. Producción y descomposición de los residuos vegetales. *Turrialba* 31(1):39-47.
- Fernández-Badillo A (2000) El Parque Nacional Henri Pittier. Facultad de Agronomía, UCV, Maracay. *Revista Alcance* 60:284 pp.
- Fernández-Badillo A & A Sykora (1998) Hombres y ciencias, en la selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. En: Michelangeli F (Ed.) *La selva nublada: Rancho Grande*. Armitano Editores, Caracas. Pp.173-184.
- Field C & HA Mooney (1986) The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. En: Givnish TJ (Ed.) *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press. Pp. 25-49.
- Flores S (1992) Growth and seasonality of seedlings and juveniles of primary species of a cloud forest in northern Venezuela. *Journal of Tropical Ecology* 8:299-305.
- Franco AC, Olivares E, Ball E, Lüttge U & A Haag-Kerwer (1994) *In situ* studies of Crassulacean acid metabolism in several sympatric species of tropical trees of the genus *Clusia*. *New Phytologist* 126:203-211.
- Forti A (1999) *Escorrentía y erosión bajo diferentes grados de cobertura y sistemas de siembra en suelos de ladera*. Trabajo de Grado *Magister Scientiae* Manejo de Cuencas. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- García-Núñez C (1992) *Efectos del ambiente de luz en la respuesta fotosintética, anatomía foliar y relaciones hídricas en plántulas de dos especies arbóreas de la selva nublada de la Carbonera*. Trabajo de Grado de Maestría en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 164 pp.
- García-Núñez C, Azócar A & F Rada (1995) Photosynthetic acclimation to light in juveniles of two cloud forest tree species. *Trees* 10:114-124.
- Grams TEE, Haag-Kerwer A, Olivares E, Ball E, Arndt S, Popp M, Medina E & U Lüttge (1997) Comparative measurements of chlorophyll α fluorescence, acid accumulation

- and gas exchange in exposed and shaded plants of *Clusia minor* L. and *Clusia multiflora* H.B.K. in the field. *Trees* 11:240-247.
- Ginés Hno. & E Foldats (1953) Aspectos geobotánicos de la región. En: Sociedad de Ciencias Naturales La Salle (Eds.) *La región de Perijá y su habitantes*. Cuaderno 6. Caracas. Pp. 327-340.
- Ginés Hno., Foldats E & F Matos (1953) Flórmula de la cuenca del Río Negro, Perijá. En: Sociedad de Ciencias Naturales La Salle (Eds.) *La región de Perijá y su habitantes*. Cuaderno 6. Caracas. Pp. 345-551.
- Golley FB, Meginnis JT & RG Claments (1971) La biomasa y la estructura mineral de algunos bosques de Darién, Panamá. *Turrialba* 21(2):186-196.
- Gordon CA, Herrera R & TC Hutchinson (1994) Studies of fog events at two cloud forests near Caracas, Venezuela. I. Frequency and duration of fog. *Atmospheric Environment* 28(2):317-322.
- Grimm U & H Fassbender (1981) Ciclos biogeoquímicos en un ecosistema forestal de los Andes occidentales de Venezuela. I. Inventario de las reservas orgánicas y minerales (N, P, K, Ca, Mg, Mn, Fe, Al, Na). *Turrialba* 31(1):27-37.
- Grubb PJ (1977) Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematic* 8:83-107.
- Grubb PJ & EVJ Tanner (1976) The montane forests and soils of Jamaica: a reassessment. *Journal of Arnold Arboretum* 57:313-368.
- Haag-Kerwer A, Grams TEE, Olivares E, Ball E, Arndst S, Popp M, Medina E & U Lüttge (1996) Comparative measurements of gas exchange, acid accumulation and chlorophyll a fluorescence of different *Clusia* species showing C3 photosynthesis, or crassulacean acid metabolism at the same field site in Venezuela. *New Phytologist* 134:215-226.
- Hamilton LS, Juvik JO & F Scatena (Eds.) (1995) *Tropical Montane Cloud Forests*. Ecological Studies 110, Springer Verlag. New York. 407 pp.
- Hernández R & E Medina (1995) Nitrogen content and photosynthesis of trees in a tropical cloud forest as affected by light climate. En: Mathis P (Ed.) *Photosynthesis: from Light to Biosphere*. Vol. V. Kluwer Academic Publ. Pp. 671-674.
- Hetsch W & H Hoheisel (1976) Standorts- und Vegetationsgliederung in einem tropischen Nebelwald. *Allgemeine Forst- und Jagd Zeitung* 147(10/11):200-209.
- Hoyos J (1985) Flora de la isla de Margarita, Venezuela. Sociedad y Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Monografía 34. Caracas. 927 pp.
- Huber O (1986a) El clima. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas. Pp. 17-30.
- Huber O (1986b) Las selvas nubladas de Rancho Grande: observaciones sobre su fisionomía, estructura y fenología. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas. Pp. 131-170.
- Huber O (1992) Consideraciones fitogeográficas sobre la flora del Chimantá. En: Huber O (Ed.) *El Macizo de Chimantá*. Oscar Todtmann Editores, Caracas. Pp. 189-218.
- Huber O (1995a) Geographical and physical features. En: Berry PE, Holst BK & K Yatskievych (Eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1. Missouri Botanical Garden. St. Louis & Timber Press. Portland. Pp. 1-62.
- Huber O (1995b) Vegetation. En: Berry PE, Holst BK & K Yatskievych (Eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 1. Missouri Botanical Garden, St. Louis & Timber Press. Portland. Pp. 97-160.

- Huber O & C Alarcón (1988) *Mapa de Vegetación de Venezuela*. The Nature Conservancy. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR). Caracas.
- Izaguirre-Mayoral ML & S Flores (1995) Symbiotic nitrogen fixation in *Dioclea guianensis* Benth., a shade-tolerant and aluminium-accumulator legume species native of tropical cloud forests. *Symbiosis* 19:65-83.
- Kira T (1977) Community architecture and organic matter dynamics in tropical lowland rain forest of southwest Asia, with special reference to Pasoh Forest, West Malaysia. En: Tomlinson PB & MH Zimmermann (Eds.) *Tropical Trees as Living Systems*. 4th Cabot Symposium, Harvard, Cambridge University Press. London. Pp. 561-590.
- Kelly DL, Tanner EVJ, Nic Lughagha EM & V Kapos (1994) Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography* 21:421-440.
- Klinge H (1977) Bilanzierung von Hauptnährstoffen im Ökosystem tropischer Regenwald (Manaus) - vorläufige Daten. *Biogeographica* 7:59-77.
- LaMarca E (1998) Biodiversidad de anfibios en los Andes de Venezuela: análisis preliminar por pisos de vegetación. En: Halffter G (Ed.) *La diversidad biológica de Iberoamérica*. III. Volumen Especial, Acta Zoológica Mexicana, nueva serie. Instituto de Ecología. Xalapa, México. Pp. 199-210.
- Lamprecht H (1954) *Estudios selviculturales en los bosques del Valle de La Mucuy, cerca de Mérida*. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 130 pp.
- Lamprecht H (1980) *Silvicultura en los Trópicos*. Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH. 335 pp.
- La Val R (2004) Impact of global warming and locally changing climate on tropical cloud forest bats. *Journal of Mammalogy* 85(2):237-244.
- Lisanewski N & A Michelsen (1994) Litterfall and nutrient release by decomposition in three plantations compared with a natural forest in the Ethiopian highland. *Forest Ecology and Management* 65:149-464.
- Marcano V (1994) *Flora líquénica de los Andes*. Volumen I. Ediciones Fundacite-Mérida, Colección Museo de Ciencia, Tecnología, Arte y Oficios. Mérida, Venezuela. 338 pp.
- Matteucci S (1987) The vegetation of Falcon state, Venezuela. *Vegetatio* 7:67-91.
- Medina E (1968) Bodenatmung und Streuproduktion verschiedener tropischer Pflanzengemeinschaften. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft* 81:159-168.
- Medina E (1984) Nutrient balance and physiological processes at leaf level. En: Medina E, Mooney HA & C Vazquez-Yanes (Eds.) *Physiology of Plants of the Wet Tropics*. W. Junk. The Hague. Pp. 139-154.
- Medina E (1986) Aspectos ecofisiológicos de plantas de bosques nublados tropicales: el bosque nublado de Rancho Grande. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Seguros Anaco, C.A. Caracas. Pp. 189-196.
- Medina E, Delgado M, Troughton JH & JD Medina (1977) Physiological ecology of CO₂ fixation in Bromeliaceae. *Flora* 116:137-152.
- Medina E & O Huber (1998) Bosques nublados tropicales, el hábitat óptimo de las epífitas vasculares. En: Michelangeli F (Ed.) *La selva nublada: Rancho Grande*. Armitano Editores. Caracas. Pp. 103-121.

- Meinzer F, Goldstein G & M Jaimes (1984) The effect of atmospheric humidity on stomatal control of gas exchange in two tropical coniferous species. *Canadian Journal of Botany* 62:591-595.
- Michelangeli F (Ed.) (1998) *La selva nublada: Rancho Grande*. Armitano Editores. Caracas.
- Monasterio M (1980) Poblamiento humano y uso de la tierra en los altos Andes de Venezuela. En: Monasterio M (Ed.). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Pp. 170-198.
- Monasterio M & M Ataroff (1994) *Las cuencas de los ríos Nuestra Señora y Aricagua, Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Mapa de diversidad*. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales (CIELAT) de Universidad de Los Andes- CYTED- IUBS- UNESCO. Mérida, Venezuela.
- Monasterio M & S Reyes (1980) Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes venezolanos. En: Monasterio M (Ed.) *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Pp. 47-92.
- Monedero C & V González (1994) Análisis cuantitativo de la estructura arbórea en una selva nublada del ramal interior de la cordillera Caribe. Loma de Hierro (Edo. Aragua), Venezuela. I. Características estructurales generales de la comunidad. *Acta Biológica Venezuelica* 15(1):51-62.
- Monedero C & V González (1995) Producción de hojarasca y descomposición en una selva nublada del ramal interior de la cordillera de la Costa, Venezuela. *Ecotropicos* 8(1-2):1-14.
- Montilla F (2009) *La hojarasca y su papel en la erosión hídrica en tres ecosistemas y agroecosistemas de los Andes venezolanos*. Trabajo de Maestría en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 130 pp.
- Nadkarni NM & R Solano (2002) Potential effects of climate change on canopy communities in a tropical cloud forest: an experimental approach. *Oecologia* 131:580-586.
- Napp-Zinn K & A Franz (1986) Estudios anatómicos comparativos sobre nomófilos y brácteas petaloides de algunas Heliconiáceas de Rancho Grande. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Seguros Anauco, C.A. Caracas. Pp. 253-288.
- Olivares E (1997) Prolonged leaf senescence in *Clusia multiflora* H.B.K. *Trees* 11:370-377.
- Olivares E & G Aguiar (1999) Total and water-soluble calcium in six species of Clusiaceae. *Flora* 194:179-188.
- Olivares E, Peña E & G Aguiar (2002) Metals and oxalate in *Tithonia diversifolia* (Asteraceae): concentrations in plants growing in contrasting soils, and Al induction of oxalate exudation by roots. *Journal of Plant Physiology* 159:743-749.
- Ortega F, Aymard G & B Stergios (1987) Aproximación al conocimiento de la flora de las montañas de Guaramacal, estado Trujillo, Venezuela. *Biollania* 5:1-60.
- Pacheco E & M Ataroff (2005) Dinámica ecohidrológica en una selva nublada andina venezolana. En: Ataroff M & JF Silva (Eds.) *Dinámica hídrica en sistemas neotropicales*. Investigaciones en Dinámica Hídrica de la red RICAS. ICAE. Mérida, Venezuela. Pp. 25-30.
- Pearcy RW (1983) The light environment and growth of C3 and C4 tree species in the understory of a Hawaiian forest. *Oecologia* 58:19-25.
- Pendry C & J Proctor (1996) The causes of altitudinal zonation of rain forest on Bukit Belalong, Brunei. *Journal of Ecology* 84:407-418.
- Pietrangeli MA (1997) *Caracterización florística y ecológica de la cuenca del río El Valle, estado Táchira*. Tesis doctoral, Postgrado en Ecología. Universidad Central de Venezuela. Caracas.

- Poorter L, Kwant R, Hernández R, Medina E & MJA Werger (2000) Leaf optical properties in Venezuelan cloud forest. *Tree Physiology* 20:519-526.
- Pounds JA, Fogden MPL & JH Campbell (1999) Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature* 398:611-615.
- Quevedo AM, Schwarzkopf T, García-Núñez C & M Jerez (2011) Estimación de la variabilidad del índice de área foliar de una selva nublada mediante fotografías hemisféricas. *IX Congreso Venezolano de Ecología*. Isla de Margarita, Venezuela.
- Quilici A & E Medina (1998) Photosynthesis-nitrogen relationships in pioneer plants of disturbed tropical montane forest sites. *Photosynthetica* 35(4):525-534.
- Quintero RD (1981) Morfología de hojas y yemas en: *Decussocarpus rospigliosii*, *Podocarpus oleifolius* y *Prumnopitys montana*. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 56 pp.
- Quiroz L (2010) *Definición de comunidades arbóreas asociadas a sitios específicos en una selva nublada de los Andes venezolanos*. Trabajo de Grado de Maestría en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 164 pp.
- Rada F & R Jaimez (1992) Comparative ecophysiology and anatomy of terrestrial and epiphytic *Anthurium bredemeyeri* Schott in a tropical Andean cloud forest. *Journal of Experimental Botany* 43(250):723-727.
- Rada F, García-Núñez C & M Ataroff (2009) Leaf gas exchange in canopy species of a Venezuelan Cloud Forest. *Biotropica* 41(6):679-778.
- Ramírez ME & M Ataroff (2004) Producción de hojarasca en una selva nublada andina: estacionalidad, descomposición y nitrógeno. En: Monasterio M & R Andressen (Eds.) *Desarrollo sustentable en Los Andes: estrategia andina para el siglo XXI*. Memorias del IV Simposio Internacional, CD-ROM, AMA. Mérida, Venezuela.
- Ramírez-Angulo H, Torres-Lezama A & J Serrano (2002) Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque nublado de la cordillera de los Andes, Mérida. *Ecotropicos* 15(2):177-184.
- Ramírez N & A Seres (1994) Plant reproductive biology of herbaceous monocots in a Venezuelan tropical cloud forest. *Plant Systematics and Evolution* 190:129-142.
- Ramos MC & M Plonczak (2007) Dinámica sucesional del componente arbóreo luego de un disturbio destructivo de biomasa en el Bosque Universitario San Eusebio, Mérida-Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 51(1):35-46.
- Ricardi M, Hernández C & F Torres (1987) *Morfología de plántulas de bosques del estado Mérida*. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, Venezuela. 423 pp.
- Rincón YA, Ataroff A & F Rada (2005) Dinámica hídrica de un pastizal de *Pennisetum clandestinum* Hochst. ex Chiov. (pasto kikuyo) bajos distintos niveles de corte. En: Ataroff M & JF Silva (Eds.). *Dinámica hídrica en sistemas neotropicales*. Investigaciones en Dinámica Hídrica de la red RICAS. ICAE. Mérida, Venezuela. Pp. 19-24.
- Rodríguez H & G De Martino (1997) Inventario florístico de angiospermas y pteridofitas en la selva nublada cercana al edificio de la Estación Biológica de Rancho Grande del Parque Nacional Henri Pittier, estado Aragua, Venezuela. *Ernstia* 7(1-4):7-151.
- Rodríguez-Morales M, Chacón-Moreno E & M Ataroff (2009) Transformación del paisaje de selvas de montaña en la cuenca del río Capaz, Andes venezolanos. *Ecotropicos* 22(2):64-82.
- Roth I, Mérida T & H Lindorf (1986) Morfología y anatomía foliar de plantas de la selva nublada. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas. Pp. 205-241.

- Sánchez LA & M Ataroff (1997) Pérdidas de suelo en cultivos hortícolas, río Arriba, El Co-bre, Edo. Táchira, Venezuela. Memorias XIV Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo, edición electrónica D.L. FR 2529710, Biblioteca Nacional de Venezuela.
- Sánchez LA, Ataroff M & R López (2002) Soil erosion under different vegetation covers in the Venezuelan Andes. *The Environmentalist* 22:161-172.
- Sarmiento G (1986) Ecological features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier F & M Monasterio (Eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. New York. Pp 11-45.
- Sarmiento G, Monasterio M, Azócar A, Castellano E & J Silva (1971) *Vegetación natural. Estudio integral de la cuenca de los ríos Chama y Capazón*. Sub-proyecto N° III. Oficina de Publicaciones Geográficas, Instituto de Geografía. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 63 pp.
- Schar C & C Frei (2005) Orographic precipitation and climate change. En: Huber UM, Bugmann HKM & MA Reasoner (Eds.) *Global Change and Mountain Regions*. Springer. Netherlands. Pp. 255-266.
- Schneider J (2001) Diversity, structure, and biogeography of a successional and mature upper montane rain forest of the Venezuelan Andes (la Caña, Valle de San Javier, Mérida State). Doctoral Dissertation J W Goethe University. Frankfurt.
- Schulze ED, Lange OL, Buschbom U, Kappen L & M Evenari (1972) Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert. *Planta* 108:259-270.
- Schwarzkopf T, Ataroff M & M Fariñas (1985) Una solución objetiva a la interpretación del método de la Cascada de Información. Resúmenes de XXXV Convención Anual de la Asociación Venezolana para el Avance de la Ciencia, Mérida, Venezuela.
- Schwarzkopf T, Fariñas M & M Ataroff (2004) Análisis de la vegetación de sotobosque de una selva nublada en los Andes venezolanos. En: Monasterio M & R Andressen (Eds.) *Desarrollo sustentable en los Andes: estrategia andina para el siglo XXI*. Memorias del IV Simposio Internacional, CD-ROM, AMA. Mérida, Venezuela
- Schwarzkopf T, Susan Jr, Fahey TJ & S Degloria (2011) Are cloud forest tree structure and environment related in the Venezuelan Andes? *Austral Ecology* 36:280-289.
- Scott DA, Proctor J & J Thompson (1992) Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maraca island, Roraima, Brazil. II. Litter and nutrient cycling. *Journal of Ecology* 80:705-717.
- Seres A & N Ramírez (1990) Fenología vegetativa de monocotiledóneas del bosque nublado de Rancho Grande (Parque Nacional Henry Pittier, Venezuela). *Ecotropicos* 3(1):1-11.
- Smith R (1985) La vegetación de las cuencas de los ríos Guasare, Socuy y Cachirí, estado Zulia. *Boletín de Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* XL (143):295-325.
- Sobrevila C (1978) *Ecología reproductiva de un bosque montañoso siempreverde de Venezuela*. Trabajo de Licenciatura Biología, Universidad Central de Venezuela. Caracas, 204 pp.
- Sobrevila C & MTK Arroyo (1982) Breeding systems in a montane tropical cloud forest in Venezuela. *Plant Systematics and Evolution* 140:19-37.
- Sobrevila C, Ramírez N & N Xena De Enrech (1983) Reproductive biology of *Palicourea fendleri* and *P. petiolaris* (Rubiaceae) heterostylous shrubs of a tropical cloud forest in Venezuela. *Biotropica* 15(3):161-169.
- Soriano P (1983) *La comunidad de quirópteros de las selvas nubladas de los Andes de Mérida. Patrón reproductivo de los frugívoros y las estrategias fenológicas de las plantas*. Trabajo de Magister Scientiae en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela, 113 pp.

- Stadtmüller T (1987) *Los bosques nublados en el trópico húmedo*. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Costa Rica. 85 pp.
- Steinhardt U (1979) Untersuchungen über den Wasser- und Nährstoffhaushalt eines Andinen Wolkenwaldes in Venezuela. *Göttinger Bodenkundliche Berichte* 56:1-185.
- Still CJ, Foster PN & SH Schneider (1999) Simulating the effects of climate change on tropical montane cloud forests. *Nature* 398:608-610.
- Strauss-Debenedetti S & F Bazzaz (1996) Photosynthetic characteristics of tropical trees along successional gradients. En: Mulkey SS, Chazdon RL & AP Smith (Eds.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall. New York. Pp. 162-186.
- Steyermark J (1975) Flora de la sierra de San Luis (estado Falcón, Venezuela) y sus afinidades fitogeográficas. *Acta Botanica Venezuelica* 10(1-4):131-218.
- Steyermark J (1979) El cerro Turimiquire y la región oriental adyacente. *Acta Botanica Venezuelica* 1(3-4):104-168.
- Steyermark J & G Agostini (1966) Exploración botánica del cerro Patao y zonas adyacentes Pto. Hierro, en la península de Paria, Edo. Sucre. *Acta Botanica Venezuelica* 2(2):7-80.
- Steyermark J & F Delascio (1985) Contribuciones a la flora de la cordillera de Perijá, estado Zulia, Venezuela. *Boletín de Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* XL(143):153-179.
- Steyermark J & O Huber (1978) *Flora del Ávila*. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas, 971 pp.
- Sugden A (1986) The montane vegetation and flora of Margarita Island, Venezuela. *Journal of the Arnold Arboretum* 67:187-232.
- Swift MJ, Heal OW & JM Anderson (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell. Oxford. 372 pp.
- Tamayo F (1941) Exploraciones botánicas en la península de Paraguaná, estado Falcón. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* VII(47):1-90.
- Tanner EV, Kapos V & W Franco (1992) Nitrogen and phosphorus fertilization effects on Venezuelan montane forest trunk growth and litterfall. *Ecology* 73(1):78-86.
- Tulet JC & M Ataroff (1986) Le renforcement de la petite paysannerie dans une vallee andine. Venezuela, Environnements et Changements. CEGENET-CNRS, Bordeaux. Serie: *Travaux et Documents de Geographie Tropicale* 57:47-62.
- Vareschi V (1986) Cinco breves ensayos ecológicos acerca de la selva virgen de Rancho Grande. En: O Huber (Ed.) *La Selva Nublada de Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas. Pp. 171-187.
- Vareschi V (1992a) *Ecología de la vegetación tropical*. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas. 306 pp.
- Vareschi V (1992b) Observaciones sobre la dinámica vegetal en el Macizo de Chimantá. En: Huber O (Ed.) *El Macizo de Chimantá*. Oscar Todtmann Editores. Caracas. Pp. 179-188.
- Veillon JP (1965) Variación altitudinal de la masa forestal de los bosques primarios en la vertiente nor-occidental de la cordillera de Los Andes, Venezuela. *Turrialba* 15(3):216-224.
- Veillon JP (1985) El crecimiento de algunos bosques naturales de Venezuela en relación con los parámetros del medio ambiente. *Revista Forestal Venezolana* 29:1-122.
- Veillon JP (1989) *Los bosques naturales de Venezuela. Parte I. El medio ambiente*. Instituto de Silvicultura, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela, 118 pp.
- Veillon JP (1994) *Especies forestales autóctonas de los bosques naturales de Venezuela*. Instituto Forestal Latinoamericano. Mérida, Venezuela. 226 pp.

- Vilanova I (1996) *Intercambio de gases y relaciones hídricas en plantas del sotobosque de la selva nublada de La Mucuy, estado Mérida, Venezuela*. Trabajo de Grado, Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 113 pp.
- Vitousek P (1984) Litterfall, nutrient, cycling and nutrient limitation in tropical forest. *Ecology* 65:285-298.
- Walker R & M Ataroff (2002) Biomasa epífita y su contenido de nutrientes en una selva nublada andina, Venezuela. *Ecotropicos* 15(2):203-210.
- Wagner E (1993) La prehistoria de la cordillera de Mérida. En: Schubert C & L Vivas (Eds.) *El Cuaternario de la cordillera de Mérida, Andes venezolanos*. Universidad de Los Andes-Fundación Polar. Mérida, Venezuela. Pp. 271-305.
- Whitmore TC (1984) *Tropical Rain Forest of the Far East*. Clarendon Press. Oxford. 352 pp.

El fuego y los árboles de las sabanas

Juan F. Silva

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

Resumen

En este capítulo se revisan algunos aspectos de la relación de las sabanas tropicales con el fuego, centrados alrededor del componente arbóreo de las sabanas con un énfasis esencialmente demográfico. El fuego no parece ser un factor de mortalidad importante de individuos adultos, pero sus efectos negativos se manifiestan en la destrucción de la biomasa aérea de los individuos que no han alcanzado su pleno desarrollo, así como en la muerte del follaje de los árboles alcanzado por los gases calientes. La persistencia de las leñosas en las sabanas depende de su resistencia al fuego mediante el desarrollo de una corteza suficientemente gruesa y de su capacidad de rebrotar y crecer hasta alcanzar el estadio reproductivo. Se discuten los distintos aspectos relacionados con esta trampa de fuego, que mantiene a una fracción importante de la población de árboles en estado juvenil, así como las variaciones en grosor de corteza y en tasas de crecimiento y las posibles circunstancias que hacen posible el escape de la trampa del fuego. Las interacciones entre los distintos factores y componentes del sistema, a través de redes y bucles de retroalimentación, parecen esenciales para comprender la dinámica y persistencia de estos ecosistemas. Pastizales, sabanas y bosques pueden representar estados estables alternativos en una dinámica temporal y espacial compleja.

Introducción

El fuego representa un factor de fundamental importancia como determinante de la estructura y funcionamiento de las sabanas tropicales. Todo indica que sus efectos no son simples y directos, sino que están mediados por importantes interacciones con otros factores y procesos tales como el agua, el pastoreo y los nutrientes. Estas interacciones dificultan llegar a conclusiones generales sobre el papel del fuego.

La sabana es un ecosistema estrechamente vinculado al fuego, considerándose que éste incluso ha jugado un papel en sus orígenes (Beerling & Osborne 2006), y que muchas especies propias de la sabana dependen del fuego para su persistencia (Coutinho 1982). La presencia de quemados en las sabanas depende de la magnitud de la precipitación anual y de su concentración estacional. Las sabanas con quemados frecuentes (anuales o bianuales) tienen una media de precipitación anual (MAP) entre los 1.000 y los 2.000 mm, concentrada en una estación lluviosa de aproximadamente seis a siete meses.

En este capítulo exploramos resultados recientes obtenidos en sabanas australianas, africanas y americanas (*cerrados* de Brasil) sobre el papel del fuego y su influencia en la coexistencia de gramíneas C4 y árboles, que determina la fisonomía de la sabana. Se hará énfasis en los resultados y las teorías en boga sobre las interacciones del fuego con otros determinantes de la sabana.

Aquí nos referimos únicamente a la cobertura o densidad de las leñosas, en el entendido que la comunidad de sabana se define por una matriz herbácea dominada por gramíneas C4 y un estrato leñoso discontinuo de cobertura variable.

La fisonomía de las sabanas

Una de las características más resaltantes de las sabanas tropicales es la variabilidad espacial y temporal en su fisonomía (Sarmiento 1983). Ésta puede ser la de un herbazal apenas interrumpido por algunos arbustos o árboles, llamada sabana-pastizal, sabana abierta o *campo sujo* (en portugués). El aumento en densidad del estrato leñoso confiere a la comunidad una fisonomía más característica de sabana, llamada sabana-arbolada (*campo cerrado* en portugués). La cubierta leñosa puede llegar a ser hasta de un 20-30 %, resultando en una sabana-cerrada (o *cerrado*, en portugués). Puede ser que, además de las leñosas aisladas, se encuentren también pequeñas manchas de bosque, fisonomía que ha sido llamada sabana-parque. Un tipo especial de fisonomía es conocida en Brasil como *cerradão*, que representa un bosque donde las copas se tocan, pero aún persiste un estrato de gramíneas. Esta fisonomía, que fue denominada en Brasil *sabana aforestada* (IBGE, 1993), no está reportada para Venezuela y es considerada como intermedia entre bosques y sabanas (Oliveira-Filho & Ratter 1995).

Las variaciones en fisonomía han sido localmente relacionadas con aspectos geomorfológicos y edáficos, así como con otros factores ecológicos, pero no parecen existir patrones generales (Furley 1999).

El fuego

En 1962, Volkmar Vareschi publicó su caracterización de las propiedades térmicas de una quema en la sabana de Calabozo, Venezuela (Vareschi 1962). En ese trabajo se midieron las temperaturas y los tiempos de permanencia de la llama pasando por una sabana gramínea baja en un fuego experimental en Calabozo. Hasta donde sabemos, éste es el primer estudio publicado con mediciones confiables de las características de una quema en las sabanas neotropicales. Estudios posteriores realizados en otras sabanas verifican estos resultados (Coutinho 1980; Miranda *et al.* 2002; Mistry 2000).

Vareschi exploró tres aspectos: a) las temperaturas de la quema, tanto de ignición como durante el paso de la llama; b) los efectos directos de la quema sobre las distintas formas biológicas; y c) los efectos indirectos, sobre todo del balance de nutrientes del suelo.

Varios factores determinan las temperaturas alcanzadas y su tiempo de permanencia durante el paso de las llamas. Entre otros, la dirección y velocidad del viento, la acumulación y naturaleza del material seco inflamable y las características y condiciones de la cubierta vegetal en el momento de la quema. De ahí las diferencias encontradas en la intensidad de la quema entre principios y finales de la estación seca y en distintas fisonomías de sabanas.

Los resultados de Vareschi (Figura 1) mostraron que en el tope de la llama, a unos 80 cm de altura, se alcanzaron más de 600 °C, mientras que en la franja de follaje

altura de las llamas para matar a un árbol adulto, lo que puede ocurrir cuando un área se quema después de varios años de exclusión. En estudios con quemas experimentales en sabanas australianas (Experimento de Kapalga), la mortalidad de individuos fue baja (1-18 %) y dependiente de la intensidad de la quema anual, del tamaño del individuo y del tipo funcional de la especie (Williams *et al.* 1999). Los individuos juveniles estarían más expuestos, ya que su tamaño los situaría dentro de la zona de influencia de la quema cuando aun no poseen suficiente protección para su cámbium (Gignoux *et al.* 1997; Hoffmann 1996). Werner & Franklin (2010), en una sabana australiana con quemas anuales, reportaron tasas de mortalidad entre 2 y 40 % dependiendo del tamaño de los juveniles, de la intensidad del fuego y de la composición del estrato gramíneo, mientras que en las parcelas protegidas, la mortalidad de juveniles fue menor del 1-2 %.

Es lógico pensar que las plántulas de especies leñosas sufran fuertes efectos directos del fuego. Ellas crecen bajo el dosel de las hierbas, con tasas de crecimiento bajas, desarrollando sobre todo las raíces y los órganos de acumulación de reservas que les permiten rebrotar después de la quema (García-Nuñez & Azócar 2004). Esto hace que en las plántulas de estas especies la biomasa hipogea sea hasta cuatro veces mayor que la epigea (Moreira & Klink 2000).

Parece que las plántulas de sabanas húmedas sufren menos por las quemas y por los rigores de la estación seca que por el estrés hídrico que puede producirse en lapsos secos cortos de la estación de lluvias (veranitos) durante su primer año de vida (García-Nuñez *et al.* 2001). Plántulas de ocho especies leñosas del *cerrado* brasileño sobrevivieron al fuego hacia el final de su primer año de vida en forma variable dependiendo de la especie, y su supervivencia dependió de la biomasa producida en la primera estación de crecimiento, en contraste con plántulas de tres especies del bosque que no sobrevivieron (este punto se discute con más detalle en otra sección) (Hoffmann 2000). Sin embargo, la mortalidad de plántulas por fuego es mucho mayor que la de rebrotes clonales, mostrando que la multiplicación vegetativa es un mecanismo más favorable bajo quemas más frecuentes (Hoffmann 1998).

Persistencia de las leñosas

La persistencia de poblaciones de leñosas en la sabana sería debida a la combinación de dos características morfo-funcionales: el desarrollo de una corteza suficientemente protectora y la capacidad de rebrotar. Esta última está relacionada con la capacidad de crecer hasta la condición adulta. Las dos características, corteza protectora y rebrote, pueden considerarse alternativas, ya que si el árbol cuenta con suficiente protección como para evitar el daño por fuego no necesita rebrotar (Vesk 2006).

La corteza varía significativamente entre especies, tanto en tipo (lisa, escamosa, fisurada, etc.) y espesor como en el tiempo necesario para su desarrollo. Sin embargo, la comparación se dificulta debido a que el grado de desarrollo depende de la altura y diámetro del tronco, los que a su vez varían con la edad. Al alcanzar la condición adulta, el árbol tiene desarrollada su corteza, que le brinda protección contra el fuego en una extensión proporcional al grosor alcanzado. Los troncos jóvenes, que aun no alcanzan el suficiente desarrollo de la corteza, pueden ser seriamente afectados por las llamas. Estas pueden producir la muerte del individuo o destruir su biomasa aérea (*top-kill*), dejando intacta la biomasa subterránea. En especies resistentes al fuego el paso de la condición

juvenil, sensible a la quema, a la condición adulta, viene entonces dado por el suficiente desarrollo de la corteza. Este cambio a nivel individual ha sido identificado por Hoffmann *et al.* (2012) como el «umbral de resistencia al fuego». No es la altura alcanzada por el individuo lo que le protege de las llamas, sino su corteza suficientemente gruesa (Lawes *et al.* 2011).

Lawes *et al.* (2011) estudiaron la relación entre espesor de corteza y el daño por fuego en 19 especies de árboles en una sabana australiana. Encontraron que en eucaliptos con una corteza entre 4–5 mm de espesor el 80 % de los individuos sobrevivía sin daños, mientras que en las otras especies se lograba un porcentaje similar sólo en individuos con al menos 8–9 mm de espesor de corteza. Estos autores concluyen que el comportamiento de los eucaliptos sugiere que hay algo más que la corteza en la respuesta de estas especies a la quema.

La protección que brinda la corteza depende entre otras cosas de la intensidad del fuego. Hoffmann & Solbrig (2003) encontraron que en cuatro especies de árboles siempreverdes del *cerrado*, con un fuego de baja intensidad, la probabilidad de un 50 % de destrucción de la biomasa epigea se presentaba con un espesor de corteza promedio de 6,5 mm (6,1–7,3); mientras que con un fuego de alta intensidad esta pérdida se daba a 11,4 mm (9,4–13,2).

Si bien las especies de la sabana difieren en cuanto a su resistencia a la quema, estas diferencias son más notables entre especies de árboles de sabanas y de selvas que exhiben alometrías (relación altura *vs.* diámetro del tronco) y espesores de corteza muy distintos. Las tasas de mortalidad completa de árboles de la sabana sometidos a la quema son significativamente inferiores a las de árboles de selvas húmedas tropicales (Hoffmann & Moreira 2002), pero en cambio no parecen diferir significativamente de las de árboles de los bosques de galería ecotonales con las sabanas, a pesar de que la corteza de éstos es al menos dos veces menor que la de aquellos (Hoffmann *et al.* 2009).

Muchas especies de árboles de la sabana son congénéricas con especies de los bosques de galería. Al comparar árboles del *cerrado* con congénéricos del bosque de galería, Hoffmann *et al.* (2003) encontraron que en los 10 géneros estudiados la especie de sabana tenía una corteza significativamente más gruesa que la especie del bosque. Además, en su conjunto, las especies de sabana tuvieron un espesor significativamente mayor. Puesto que la corteza se desarrolla a medida que el árbol crece, hay una correlación significativa entre el espesor de la corteza y el diámetro del tronco. En promedio, la corteza de las especies de sabana representa el 28,5 % del radio del tronco, mientras que en las especies del bosque es sólo del 10 %. Esto significa que el tronco de las especies del bosque requiere de mucho mayor diámetro para sobrevivir a la quema. Además, los árboles de la sabana desarrollan la corteza a menor edad que los del bosque (Hoffmann *et al.* 2003).

La capacidad de rebrotar parece ser extendida en todas las familias de angiospermas, pero es rara en las gimnospermas. Las especies difieren en su respuesta de rebrote frente a perturbaciones, y las respuestas dependen del tipo e intensidad de la perturbación (Bond & Midgley 2001). A la par que la supervivencia aumenta con el tamaño (debido al pleno desarrollo de la corteza), la capacidad de rebrotar disminuye.

Para el crecimiento de los rebrotes se requieren reservas de nutrientes, agua y energía. Estas reservas son varias veces mayores en especies que rebrotan que en las que no lo hacen (5 a 35 veces más almidón en raíces, según Bond & Midgley 2001). Esto se traduce en una solución de compromiso, ya que las especies que rebrotan

invierten menos energía en crecimiento y reproducción, y por tanto producen menos semillas, crecen y maduran más lentamente (Bond & Midgley 2001). Hoffmann *et al.* (2003), al comparar especies de bosque y sabana, no encontraron diferencias significativas en la concentración de carbohidratos solubles en la savia. Sin embargo, las especies de la sabana tienen una relación mucho más alta de biomasa hipogea/epigea, garantizando así los recursos para el crecimiento de los rebrotes. Árboles de la sabana pueden llegar a tener una relación de biomasa hipogea/epigea hasta seis veces mayor que árboles de bosque seco, y hasta 30 veces mayor que los de la selva húmeda tropical (Hoffmann *et al.* 2003).

Los rebrotes provienen de tejido meristemático ubicado en raíces y tallos (aéreos y subterráneos). Los detalles morfo-funcionales del rebrote en leñosas de las sabanas son algo confusos. Lacey *et al.* (1982), en relación a las sabanas australianas, refieren que los rebrotes pueden provenir de tres tipos de órganos subterráneos: raíces, rizomas y de la base del tronco, conocida como cuello. En este último caso, se denominan *lignotubers* o tubérculos leñosos, y de ellos pueden surgir uno o más rebrotes estrechamente vinculados al sistema radical original. En los otros dos casos los rebrotes pueden hallarse más alejados del tronco original y pueden desarrollar su propio sistema radical y eventualmente independizarse. Del Tredici (2001) refiere procesos similares en árboles templados. Los eucaliptos de las sabanas australianas, además de rebrotar desde el cuello y desde rizomas, tienen la capacidad de rebrotar desde bandas de tejido meristemático epicórmico, situadas en la parte más interna de la corteza, cercanas al xilema secundario, donde estarían muy protegidas contra quemaduras de mediana intensidad, sin desarrollar yemas propiamente dichas. Tallos reducidos de tamaño por el fuego pueden rebrotar con ramas de origen epicórmico a una cierta altura del suelo (Burrows 2002).

Rawitscher & Rachid (1946) describen brevemente órganos subterráneos de algunas especies del cerrado a las que denominan xilopodios. Refieren que son «órganos complejos» que tienen un alto contenido de agua de reserva y se parecen a los *lignotubers* descritos para especies arbóreas de sabanas australianas. Mientras los tubérculos leñosos son tallos subterráneos, los xilopodios son estructuras que comparten caracteres caulinares y radicales. Ambos poseen numerosas yemas adventicias y almacenan reservas (Figueiredo-Ribeiro 1972; Jenik 1994). Algunos autores destacan el rol del xilopodio como reservorio de agua (Paviani & Haridasan 1988), mientras otros subrayan su naturaleza leñosa (Hayashi & Appezato-da-Gloria 2007). Tanto los xilopodios como los tubérculos leñosos pueden producir numerosos rebrotes, formando verdaderos árboles subterráneos.

En las sabanas de los Llanos de Venezuela no se han realizado estudios de la anatomía de los órganos subterráneos en especies leñosas, a pesar de la importancia de estos órganos. Sabemos que varias especies desarrollan órganos que parecen xilopodios, particularmente notables en la siempreverde *Casearia sylvestris* (Figura 2) y en *Curatella americana*, pero también en especies decíduas como *Cochlospermum vitifolium* (Zambrano 2003) y *Cochlospermum insigne* en el cerrado de Brasil (Rawitscher & Rachid 1946). En el cerrado brasileiro, cerca del 50 % de las especies leñosas poseen órganos subterráneos que pueden ser xilopodios, tubérculos leñosos o de otro tipo (Vilhalva & Appezato-da-Glória 2006). Para Brasil se ha reportado la presencia de xilopodios entre otras especies en *Baccharis subdentata*, *Eupatorium maximiliani*, *E. squalidum* y en *Vernonia grandiflora* y de tubérculos leñosos en *Vernonia brevifolia* (Hayashi 2003).

Puede suceder que al rebrotar el individuo produce más de un eje leñoso, adoptando un hábito más arbustivo. Esta respuesta ha sido muy poco estudiada. No sabemos si ello está relacionado con la especie, con la naturaleza de la quema o con las circunstancias prevalentes durante el proceso de rebrote (Werner 2011). La producción de varios ejes, con su follaje, multiplica la superficie foliar y por tanto las reservas del individuo, pero puede hacer más lento el desarrollo que en el caso de invertir los recursos en un solo eje. Se ha observado que algunas especies australianas inicialmente rebrotan varios ejes, que crecen simultáneamente, pero al cabo de unos meses uno de los ejes se hace dominante y los demás mueren (Werner 2011).

Se considera que los árboles de la sabana tienen tasas de crecimiento aéreo bajas, y por tanto requieren de varios años sin quema para crecer ininterrumpidamente hasta la adultez. Las tasas de crecimiento varían entre especies y también entre individuos de una misma población, lo que dificulta las comparaciones. Esta variabilidad puede ser debida a características fenotípicas asociadas con la gran heterogeneidad ambiental que se encuentra en las sabanas o eventualmente a diferencias genotípicas todavía no estudiadas (Bond *et al.* 2012).

Moreira & Klink (2000) midieron crecimiento de plántulas germinadas en bolsas de polietileno con suelo del cerrado en un vivero durante 10 meses. Usaron semillas de diez especies de cerrado y cerrado, cosechando cada 15 días. Las tasas relativas de crecimiento (TRC) de biomasa total estimadas fueron muy bajas, con rangos entre 0,013 - 0,03 mg.mg⁻¹.dia⁻¹, medidos entre 15 y 150 días. Considerando sólo el crecimiento en biomasa aérea, los rangos son mayores y los promedios todavía más bajos que en el caso de biomasa total. Las TRC medidas a los 30 días de germinar fueron ligeramente mayores.

Scogings (2011) midió en condiciones naturales el crecimiento radial en seis especies de árboles de una sabana seca en Sudáfrica, estimando valores de TRC radial entre 0,01 y 0,09 mm mm⁻¹ año⁻¹. El crecimiento radial en árboles adultos de cuatro especies del cerrado, creciendo con varios regímenes de fuego, estarían en un rango similar (Hoffmann 2002), al igual que el crecimiento de leñosas en las sabanas del norte de Australia (Prior *et al.* 2006). Las tasas relativas de crecimiento de especies de sabanas húmedas y semiáridas en los tres continentes no difieren significativamente, como mostraron Tomlinson *et al.* (2012) con una muestra de 51 especies. La comparación de pares congénicos de especies de la sabana y el bosque de galería (Hoffmann *et al.* 2009) tam-



Figura 2. Foto de *Casearia sylvestris* que muestra su abultado tallo subterráneo con rebrotes.

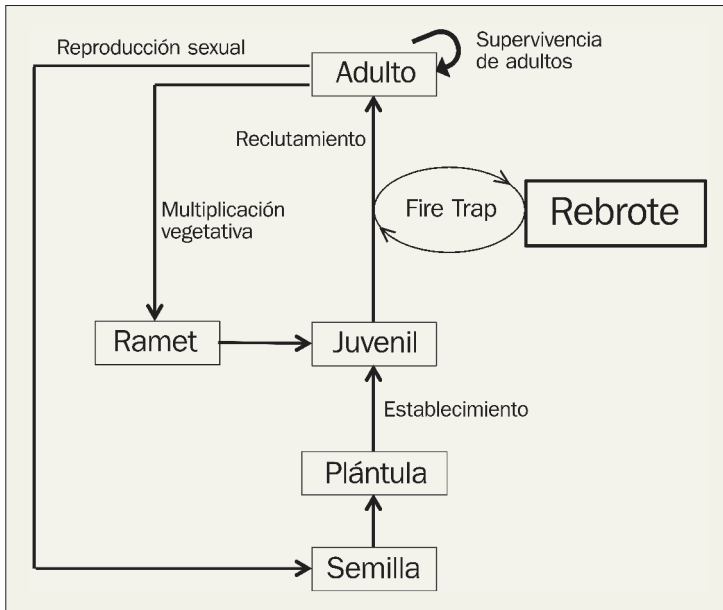


Figura 3. Modelo demográfico de leñosas de la sabana, que muestra la trampa del fuego.

ña de individuos con mayores tasas de crecimiento. El papel de los individuos con tasas de crecimiento por encima de la media es destacado por Wakeling *et al.* (2011), estudiando el crecimiento de rebrotes de tres especies de *Acacia* en una sabana sudáfrica. Ellos encontraron que el 20 % de los individuos crecieron a tasas entre 2 y 3 veces por encima del promedio, mientras que el 5 % crecieron entre 4 y 5 veces más que el promedio. Esto se traduce en la mitad y la cuarta parte del número de años necesario para alcanzar el estado adulto, y permitiría explicar la cobertura leñosa actual de esas sabanas.

Las tasas de crecimiento son sensibles a las condiciones ambientales. En los últimos años, a propósito del aumento de la concentración de CO₂ en la atmósfera, se ha puesto en evidencia que la fertilización con CO₂ aumenta significativamente las tasas de crecimiento de plántulas y árboles de sabana (Bond & Midgley 2012; Hoffmann *et al.* 2000). Este efecto ayudaría a explicar el aumento en cobertura leñosa durante el siglo XX en sabanas de varios continentes (Bond & Midgley 2012; Kgope *et al.* 2010; Stokes *et al.* 2003), tendencia que continuaría de manera notable durante el siglo XXI según algunas predicciones (Scheiter & Higgins 2009).

La trampa del fuego

Hemos revisado brevemente los efectos del fuego sobre los árboles, la mortalidad selectiva y el «efecto *top-kill*» (destrucción de la biomasa epigea), así como las diferencias en sensibilidad al fuego de los distintos tipos de árboles (de selva, de bosque decíduo y de sabana). Por lo que hemos visto, el fuego tiene un importante efecto demográfico, no sólo en términos de mortalidad de individuos, sino en la destrucción de la biomasa aérea de árboles juveniles. Las consecuencias las resumimos en el modelo demográfico que se presenta en la Figura 3, donde se muestra el compartimiento de

poco revelaron diferencias significativas en las tasas de crecimiento de los rebrotes.

Bond *et al.* (2012), estudiando las tasas de crecimiento en tres especies de eucaliptos y cinco especies de no-eucaliptos en una sabana australiana, proponen que la tasa máxima es más relevante que la tasa promedio de crecimiento para contrarrestar los efectos del fuego en la población de leñosas.

A la capacidad de los eucaliptos de rebrotar desde los meristemas epicórmicos, se añadiría la presencia de una fracción peque-

rebrotos atrapados en la «trampa del fuego», un banco de individuos en capacidad de crecer para alcanzar el tamaño adulto en cuanto se presenten condiciones favorables (que puede ser ausencia de quemaduras, mayor suministro de agua, de CO₂, de nutrientes). Este compartimiento es la clave de la persistencia de las leñosas en las sabanas (Bond & Midgley 2001). Dos características adicionales de este modelo demográfico son la alta supervivencia de adultos y la importante multiplicación clonal.

La idea de una trampa de fuego y un banco de juveniles no es nueva (Sarmiento *et al.* 1985), pero en los últimos años ha sido formalizada y extendida a las sabanas tropicales del mundo (Bond 2008). Sin embargo, más allá de las observaciones, poco se ha hecho para verificarla. Uno de los primeros estudios en esta dirección es el de Prior *et al.* (2010) en sabanas del norte de Australia. Ellos muestran de manera convincente que se cumplen los requisitos derivados de la existencia de un cuello de botella demográfico debido a la trampa del fuego: 1) abundancia de juveniles, persistentes aun bajo elevada frecuencia de quemaduras; 2) juveniles vulnerables al fuego y adultos que toleran el fuego; 3) baja tasa de reclutamiento al tamaño adulto; y 4) aumento en la cobertura leñosa al suprimir el fuego.

Werner & Franklin (2010) encuentran que la trampa del fuego depende de la intensidad de la quema (fuegos tempranos *vs* fuegos tardíos) y de la composición del estrato gramíneo (sorgo *vs* no-sorgo). Concluyen que un fuego temprano (de menor intensidad) no solo no crea una trampa de fuego, sino que promueve la transición hacia adulto incluso más que una sabana protegida del fuego. En esta última, existiría un «cuello de botella natural para los juveniles», toda vez que juveniles grandes y pequeños crecen más lentamente en parcelas protegidas que en aquellas con quemaduras anuales tempranas, lo que puede deberse a la competencia hipogea y epigea (Werner & Franklin 2010).

Una condición favorable muy importante es el lapso de retorno del fuego; es decir, cuántos años sin fuego pueden aprovecharse para crecer. En este caso, la posibilidad de aprovechar ese lapso dependerá de la tasa de crecimiento de los individuos, que varía entre individuos de una especie y entre especies. Esta relación entre lapso sin fuego y tasa de crecimiento de los árboles se presenta gráficamente en la Figura 4. Si un árbol crece con una tasa suficientemente alta necesitará un lapso más corto sin fuego para alcanzar el tamaño adulto (es decir, habrá desarrollado su corteza completa). Ya hemos visto que las tasas de crecimiento de las especies leñosas de las sabanas

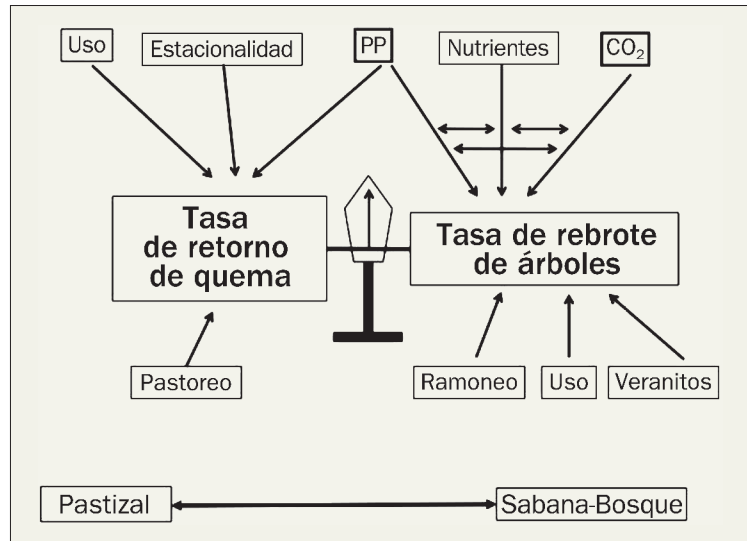


Figura 4. Modelo gráfico que resume el papel relativo de la tasa de retorno de la quema y la tasa de crecimiento de los rebrotos en la fisonomía de la sabana y sus interacciones con factores bióticos y abióticos.

son generalmente bajas. La concomitancia de ciertas condiciones favorables, tales como condiciones nutricionales del suelo, disponibilidad de agua, multiplicación clonal y facilitación por otros organismos, puede aumentar la tasa de crecimiento (Hoffmann *et al.* 2009); mientras que el crecimiento puede ser perjudicado por la competencia (Riginos 2009) y por perturbaciones como herbivoría, ramoneo y extracción (Midgley *et al.* 2010; Moncrieff *et al.* 2011).

La fisonomía de la sabana podría entonces depender del balance entre la tasa de retorno del fuego y la tasa de crecimiento de los rebrotes (Bond 2008). Sin embargo, las tasas de crecimiento son afectadas por el fuego dependiendo de la estación de quema y del tamaño de los árboles (Murphy *et al.* 2010; Prior *et al.* 2006; Werner 2011). Durante lapsos con tasas de retorno del fuego reducidas y tasas de crecimiento mejoradas por condiciones favorables (sin limitaciones de agua disponible ni perturbaciones), el balance es favorable al reclutamiento de adultos y la comunidad de sabana se tornaría más cerrada. Al contrario, durante lapsos con alta tasa de retorno del fuego y limitaciones al crecimiento, la sabana se tornaría más abierta (Figura 4). Es preciso destacar que algunos resultados importantes contradicen éstas hipótesis. En un experimento muy cuidadoso de 40 años con manipulación de fuego en cuatro paisajes de sabanas en África del Sur, Higgins *et al.* (2007) no detectan relaciones significativas entre frecuencia o estación de quema y la densidad de árboles.

Sabana o bosque

A la idea de un sistema fluctuante entre sabana y bosque se ha sumado a la de estados estables alternativos (EEA) (Beisner *et al.* 2003). La teoría de EEA se refiere a un sistema complejo, dinámico y heterogéneo donde los parámetros abióticos y bióticos interactúan en una red de bucles de retroalimentación (Warman & Moles 2009), oponiéndose así a la simple conclusión que las sabanas secas son controladas linealmente por la precipitación anual y las mésicas por el fuego (Sankaran *et al.* 2004, 2008). En estos sistemas, distintos tipos de comunidades se disponen en tiempo y espacio con límites bien definidos y se alternan con cambios súbitos en respuesta a cambios lentos de variables ambientales y a las perturbaciones en los bucles de retroalimentación. Aparte de las elaboraciones teóricas, hay todavía pocos resultados concretos. Algunos modelos estadísticos, usando imágenes satelitales de varios continentes, calculan las distribuciones de frecuencia de cobertura leñosa y producen un cuadro de variación de la probabilidad de encontrar alternativamente bosque, sabana o pastizal a lo largo de un gradiente de precipitación (Hirota *et al.* 2011; Staver *et al.* 2011). Warman & Moles (2009) proponen que el reemplazo de una vegetación por otra, implica la existencia de umbrales. Un umbral para el paso de un ecosistema pirofóbico a uno pirófilo, con la aparición de quemadas más frecuentes, lo denominan «umbral efectivo de fuego», el paso inverso estaría marcado por un umbral de exclusión de fuego, al que llaman «umbral efectivo ombrófilo». Ambos implican un cambio en los sistemas de retroalimentación.

En esta misma línea de razonamiento, Hoffmann *et al.* (2012) consideran la existencia de un «umbral de supresión del fuego» cuando la cobertura de gramíneas C4 ya no es suficiente para alimentar una quema. Señalan que el índice de área foliar de las leñosas es un buen indicador de ese umbral cuando alcanza el valor aproximado

cercano a tres. Según estos autores, alcanzar ese umbral requiere más que un aumento en los lapsos de retorno del fuego, es decir, períodos más largos sin quema, lo que puede ser poco probable.

Los efectos del fuego y los procesos de cambios en la fisonomía de la sabana pueden ser muy complejos, sobre todo a escalas superiores al individuo. Las especies interactúan entre sí, tanto con mecanismos de competencia como de facilitación, y cuando se producen cambios demográficos, estos tienen consecuencias de cierta perdurabilidad. Mencionemos como ejemplo de esta complejidad el hecho de la existencia de islas boscosas en sabanas con quemadas casi anuales (Sarmiento 1983), que no sólo perduran, sino que pueden incrementar en su cobertura (Bond & Midgley 2012; Thielen 2003). Parece probable que estas islas se formen y crezcan mediante procesos sucesionales que implican la sinergia de distintos tipos de organismos tales como leñosas de la sabana, hormigas cortadoras de hojas, arbustos y especies del bosque y de factores abióticos como el fuego, los nutrientes, las cualidades físicas del suelo, el agua disponible y el CO₂ atmosférico (Farji-Brenner & Silva 1995ab, 1996). El incremento de la cobertura boscosa en sabanas es un fenómeno documentado en varios continentes durante el siglo XX, aun bajo regímenes anuales de quema (Silva *et al.* 2001). Aunque las causas no se conocen con certeza, uno de los mecanismos aparentemente implicados en el aumento es el crecimiento en perímetro por el reclutamiento de leñosas en los márgenes que conlleva a la fusión de las islas que entran en contacto (Menaut 1977; Dauget & Menaut 1992; Thielen, 2003). Se estaría produciendo en cada sitio (a una escala de metros) un cambio de sistema como el propuesto en la teoría de EEA, con la actuación de mecanismos de retroalimentación positiva y negativa.

Los sistemas complejos pueden, al menos en teoría, experimentar grandes cambios en respuesta a cambios en variables simples. Vázquez *et al.* (2010), trabajando con un modelo que denominan de «Coexistencia Dinámica de Fases», concluyen enfáticamente que «condiciones externas fluctuantes por sí solas son suficientes para facilitar la coexistencia de leñosas y gramíneas por largo tiempo, aunque no indefinidamente». Según el modelo, que reproduce con cierto ajuste datos palinológicos de una laguna en Kenia, «los niveles fluctuantes de precipitación forzan al sistema a oscilar entre una sabana cerrada dominada por árboles (fase activa) y una fase con solo gramíneas (fase absorbente); una conducta que denominamos coexistencia dinámica de fases» (Vázquez *et al.* 2010).

Conclusiones

El fuego es, sin lugar a duda, uno de los factores importantes en la distribución, estructura y funcionamiento de la vegetación tropical. Sus efectos directos sobre los individuos se proyectan hacia las escalas superiores, interactuando en forma compleja con otros factores abióticos como el agua disponible, los nutrientes, los suelos y la atmósfera y con elementos y procesos bióticos, como las variadas formas de vida vegetal y grupos funcionales de plantas y animales, la herbivoría, la competencia, el crecimiento y la demografía. La relación del fuego con la fisonomía de la sabana se manifiesta a distintas escalas de tiempo y espacio: frecuencia y estacionalidad en la ocurrencia del fuego, composición y estado fisiológico de la comunidad que determinan la intensidad de la quema, y la heterogeneidad espacial en su ocurrencia. Esta

visión multiescalar es necesaria para comprender mejor la relación entre el fuego y las sabanas. En síntesis, un cuadro complejo que ya está enunciado teóricamente, pero que aún requiere documentación factual.

Este cuadro complejo nos hace pensar que el «problema de la sabana» no es sino parte de un problema mayor que se refiere a la distribución, dinámica y persistencia de la vegetación y más aún, de los ecosistemas que conforman la biósfera.

Bibliografía

- Beerling DJ & CP Osborne (2006) The origin of the savanna biome. *Global Change Biology* 12:2023-031.
- Beisner BE, Haydon DT & K Cuddington (2003) Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and Environment* 1:376-382.
- Bond WJ (2008) What limits trees in C4 grasslands and savannas? *Annual Review of Ecology and Systematics* 39:641-659.
- Bond WJ & JJ Midgley (2001) The persistence niche: ecology of sprouting in woody plants. *Trends in Ecology and Evolution* 16:45-51.
- Bond WJ & GF Midgley (2012) Carbon dioxide and the uneasy interactions of trees and savannah grasses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367:601-612.
- Bond WJ, Cook GD & RJ Williams (2012) Which trees dominate in savannas? The escape hypothesis and eucalypts in northern Australia. *Austral Ecology* 37(6):678-685. doi:10.1111/j.1442-9993.2011.02343.x
- Burrows GE (2002) Epicormic stand structure in *Angophora*, *Eucalyptus* and *Lophostemon* (Myrtaceae)- implications for fire resistance and recovery. *New Phytologist* 153:111-131.
- Coutinho LM (1980) As queimadas e seu papel ecológico. *Brasil Florestal* 10:7-23.
- Coutinho LM (1982) Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. En: Huntley BJ & BH Walker (Eds.) *Ecology of Tropical Savannas*. Springer-Verlag. Berlin. Pp. 273-291.
- Dauget JM & JC Menaut (1992) Evolution sur 20 ans d'une parcelle de savana boisée non protégée du feu dans la réserve de Lamto (Cote-d'Ivoire). *Candollea* 47:621-630.
- Del Tredici P (2001) Sprouting in temperate trees: A morphological and ecological review. *The Botanical Review* 67:121-140.
- Farji-Brenner A & JF Silva (1995a) Leaf-cutting ants and forest groves in tropical savanna: facilitated succession? *Journal of Tropical Ecology* 11:651-669.
- Farji-Brenner A & JF Silva (1995b) Leaf-cutting ant nests and soil fertility in a well drained savanna in western Venezuela. *Biotropica* 27:250-253.
- Farji-Brenner A & JF Silva (1996) Leaf-cutter ants (*Atta laevigata*) aid to the establishment success of *Tapirira velutinifolia* (Anacardiaceae) seedlings in a parkland savanna. *Journal of Tropical Ecology* 12:163-168.
- Figueiredo-Ribeiro RCL (1972) The anatomy of vegetative organs of *Ocimum nudicaule* Benth. (Labiatae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 44:549-570.
- Furley PA (1999) The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography* 8:223-241.
- García-Núñez C & A Azócar (2004) Ecología de la regeneración de árboles de la sabana. *Ecotropicos* 17:1-24.

- García-Núñez C, Azócar A & JF Silva (2001) Fruit, seed production and soil seed bank in three evergreen woody species from a Neotropical savanna. *Journal of Tropical Ecology* 17:563-576.
- Gignoux J, Clobert J & JC Menaut (1997) Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* 110:576-583.
- Hayashi, AH (2003) *Morfo-anatomia de sistemas subterrâneos de espécies herbáceo-subarbusivas e arbóreas, enfatizando a origem das gemas caulinares*. Tesis Doctoral, Instituto de Biología, Universidade Estadual de Campinas. Brasil. 154 pp.
- Hayashi AH & B Appezato-da-Gloria (2007) Anatomy of the underground system in *Vernonia grandiflora* Less. and *V. brevifolia* Less. (Asteraceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 50:979-988.
- Higgins SI, Bond WJ, February EC, Bronn A, Douglas IW, Euston-Brown DIW, Enslin B, Govender N, O'Regan RLS, Potgieter ALF, Scheiter S, Sowry R, Trollope L & WSW Trollope (2007) Effects of four decades of fire manipulation on woody vegetation structure in savanna. *Ecology* 88:1119-1125.
- Hirota M, Holmgren M, Van Nes EH & M Scheffer (2011) Global resilience of tropical forest and savanna to critical transitions. *Science* 334:232-235.
- Hoffmann WA (1996) The effects of fire and cover on seedling establishment in a Neotropical savanna. *Journal of Ecology* 84:383-393.
- Hoffmann WA (1998) Post-burn reproduction of woody plants in a Neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology* 35:422-433.
- Hoffmann WA (2000) Post-establishment seedling success in the Brazilian Cerrado: A comparison of savanna and forest species. *Biotropica* 32:62-69.
- Hoffmann WA (2002) Direct and indirect effects of fire on radial growth of Cerrado savanna trees. *Journal Tropical Ecology* 18:137-142.
- Hoffmann WA & AG Moreira (2002) The role of fire in population dynamics of woody plants. En: Oliveira PS & RJ Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press. New York. Pp. 159-177.
- Hoffmann WA & OT Solbrig (2003) The role of topkill in the differential response of savanna woody species to fire. *Forest Ecology and Management* 180:273-286.
- Hoffmann WA, Bazzaz FA, Chatterton NJ, Harrison PA & RB Jackson (2000) Elevated CO₂ enhances resprouting of a tropical savanna tree. *Oecologia* 123:312-317.
- Hoffmann WA, Orthen B & PKV Do Nascimento (2003) Comparative fire ecology of tropical savanna and forest trees. *Functional Ecology* 17:720-726.
- Hoffmann WA, Adasme R, Haridasan M, Carvalho M, Geiger EL, Pereira MAB, Gotsch SG & AC Franco (2009) Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of alternate stable states at savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90:1327-1337.
- Hoffmann WA, Geiger EL, Gotsch SG, Rossatto DR, Silva LCR, Lau OL, Haridasan M & AC Franco (2012) Ecological thresholds at the savanna-forest boundary: how plant traits, resources and fire govern the distribution of tropical biomes. *Ecology Letters* 15:759-768.
- Jenik J (1994) Clonal growth in woody species: a review. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29:291-306.
- Kgope BS, Bond WJ & GF Midgley (2010) Growth responses of African savanna trees implicate atmospheric CO₂ as a driver of past and current changes in savanna tree cover. *Austral Ecology* 35:451-463.

- Lacey CJ, Walker J & IR Noble (1982) Fire in Australian Tropical Savannas. En: Huntley BJ & BH Walker (Eds.) *Ecology of Tropical Savannas*. Springer-Verlag. Berlin. Pp. 246–272.
- Lawes MJ, Adie H, Russell-Smith J, Murphy B & JJ Midgley (2011) How do small savanna trees avoid stem mortality by fire? The roles of stem diameter, height and bark thickness. *Ecosphere*, 2(4) v Article 42 (www.esajournals.org).
- Menaut JC (1977) Evolution of plots protected from fire since 13 years in a Guinea savanna of Ivory Coast. *Actas del IV Simposium Internacional de Ecología Tropical*. Impresora de La Nación, INAC. Panamá. Pp. 541–558.
- Midgley JJ, Lawes MJ & S Chamaille-Jammes (2010) Savanna woody plant dynamics: the role of fire and herbivory, separately and synergistically. *Australian Journal of Botany* 58:1–11.
- Miranda HS, Bustamante MMC & AC Miranda (2002) The fire factor. En: Oliveira PS & RJ Marquis (Eds.) *The Cerrados of Brazil*. Columbia University Press. New York. Pp. 51–68.
- Mistry J (1998) Fire in the cerrados (savannas) of Brazil: an ecological review. *Progress in Physical Geography* 22:425–448.
- Mistry J (2000) *World Savannas, Ecology and Human Use*. Harlow, England. 344 pp.
- Moncrieff GR, Chamaille-Jammes S, Higgins SI, O'Hara RB & WJ Bond (2011) Tree allometries reflect a lifetime of herbivory in an African savanna. *Ecology* 92:2310–2315.
- Moreira, AG & CA Klink (2000) Biomass allocation and growth of seedlings of ten tree species from the Brazilian savannas, the “Cerrado”. *Ecotropicos* 13:43–51.
- Murphy BP, Russell-Smith J & LD Prior (2010) Frequent fires reduce tree growth in northern Australian savannas: implications for tree demography and carbon sequestration. *Global Change Biology* 16:331–343.
- Oliveira-Filho AT & JA Ratter (1995) A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh Journal of Botany* 52:141–194.
- Paviani TI & M Haridasan (1988) Tuberosidade em *Vochysia thyrsoidea* Pohl (Vochysiaceae). *Ciencia y Cultura* 40:998–1003.
- Prior LD, Brook BW, Williams RJ, Werner PA, Bradshaw CJA & DJM Bowman (2006) Environmental and allometric drivers of tree growth rates in a north Australian savanna. *Forest Ecological Management* 234:164–180.
- Prior LD, Williams RJ & DMJS Bowman (2010) Experimental evidence that fire causes a tree recruitment bottleneck in an Australian tropical savanna. *Journal of Tropical Ecology* 26:595–603.
- Rawitscher FK & M Rachid (1946) Troncos subterráneos de plantas brasileiras. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 18:261–280.
- Riginos C (2009) Grass competition suppresses savanna tree growth across multiple demographic stages. *Ecology* 90:335–340
- Sankaran M, Ratnam J & NP Hanan (2004) Tree–grass coexistence in savannas revisited – insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters* 7:480–490.
- Sankaran M, Hanan NP, Scholes RJ, Ratnam J, Augustine DJ, Cade BS, Gignoux J, Higgins SI, Le Roux X, Ludwig F, Ardo J, Banyikwa F, Bronn A, Bucini G, Caylor KK, Coughenour MB, Diouf A, Ekaya W, Feral CJ, February EC, Frost PGH, Hiernaux P, Hrabar H, Metzger KL, Prins HHT, Ringrose S, Sea W, Tews J, Worden J & N Zambatis (2005) Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438:846–849.
- Sankaran M, Ratnam J, & NP Hanan (2008) Woody cover in African savannas: the role of resources, fire and herbivory. *Global Ecology and Biogeography* 17:236–245.

- Sarmiento G (1983) The savannas of tropical America. En: Bourlière F (Ed.) *Tropical Savannas*. Elsevier. Amsterdam. Pp. 245–288.
- Sarmiento G, Goldstein G & F Meinzer (1985) Adaptive strategies of woody species in Neotropical savannas. *Biological Review* 60:315–355.
- Scheiter S & SI Higgins (2009) Impacts of climate change on the vegetation of Africa: an adaptive dynamic vegetation modelling approach. *Global Change Biology* 15:2224–2246.
- Scogings PF (2011) Stem growth of woody species at the Nkuhlu exclosures, Kruger National Park: 2006–2010. *Koedoe* 53(1), Art. 1035, 8 pp.
- Silva JF, Zambrano A & MR Fariñas (2001) Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography* 28:977–983.
- Staver AC, Archibald S & SA Levin (2011) The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome States. *Science* 334:230–232.
- Stokes C, Ash AJ & JAM Holtum (2003) OZFACE: Australian Savannas Free Air Carbon Dioxide Enrichment Facility. En: Allsop N, Palmer AR, Milton SJ, Kirkman KP, Kerley GIH, Hurt CR & CJ Brown (Eds.) *Proceedings of the VIIth International Rangelands Congress*. Durban, South Africa. Pp. 1097–1099.
- Thielen D (2003) *Tendencias de la precipitación, y la dinámica temporal y espacial de las leñosas en una sabana neotropical*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 227 pp.
- Tomlinson KW, Sterck FJ, Bongers F, da Silva DA, Barbosa ERM, Ward D, Bakker FT, van Kaauwen M, Prins HHT, de Bie S & F van Langevelde (2012) Biomass partitioning and root morphology of savanna trees across a water gradient. *Journal of Ecology* (100):1113–1121. doi: 10.1111/j.1365-2745.2012.01975.x
- Vareschi V (1962) La quema como factor ecológico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 23:9–31.
- Vázquez F, López C, Calabrese JM & MA Muñoz (2010) Dynamical phase coexistence: a simple solution to the “savanna problem”. *Journal of Theoretical Biology* 264:360–366.
- Vesk PA (2006) Plant size and resprouting ability: trading tolerance and avoidance of damage? *Journal of Ecology* 94:1027–1034.
- Vilhalva DAA & B Appezzato-da-Glória (2006) Morfo-anatomia do sistema subterrâneo de *Calea verticillata* (Klatt) Pruski e *Isostigma megapotamicum* (Spreng.) Sherff - Asteraceae. *Revista Brasileira de Botânica* 29:39–47.
- Wakeling JL, Staver AC & WJ Bond (2011) Simply the best: the transition of savanna saplings to trees. *Oikos* 120:1448–1451.
- Warman L & AT Moles (2009) Alternative stable states in Australia’s wet tropics: a theoretical framework for the field data and a field case for the theory. *Landscape Ecology* 24:1–13.
- Werner PA (2011) Growth of juvenile and sapling trees differs with both fire season and understorey type: Trade-offs and transitions out of the fire trap in an Australian savanna. *Austral Ecology* 37(6):644–657. doi: 10.1111/j.1442-9993.2011.02333.x
- Werner PA & DC Franklin (2010) Resprouting and mortality of juvenile eucalypts in an Australian savanna: impacts of fire season and annual sorghum. *Australian Journal of Botany*, 58:619–628.
- Williams RJ, Cook GD, Gill AM & PHR Moore (1999) Fire regime, fire intensity and tree survival in a tropical savanna in northern Australia. *Australian Journal of Ecology* 24:50–59.
- Zambrano T (2003) *Patrones de diversidad florística, estructural y funcional de las leñosas de la sabana en un gradiente ambiental*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 150 pp.

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

Luis D. Llambí, Lina Sarmiento y Fermín Rada

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

Resumen

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

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

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

Introducción

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

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

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

Desarrollo histórico de la ecología en los páramos venezolanos

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

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

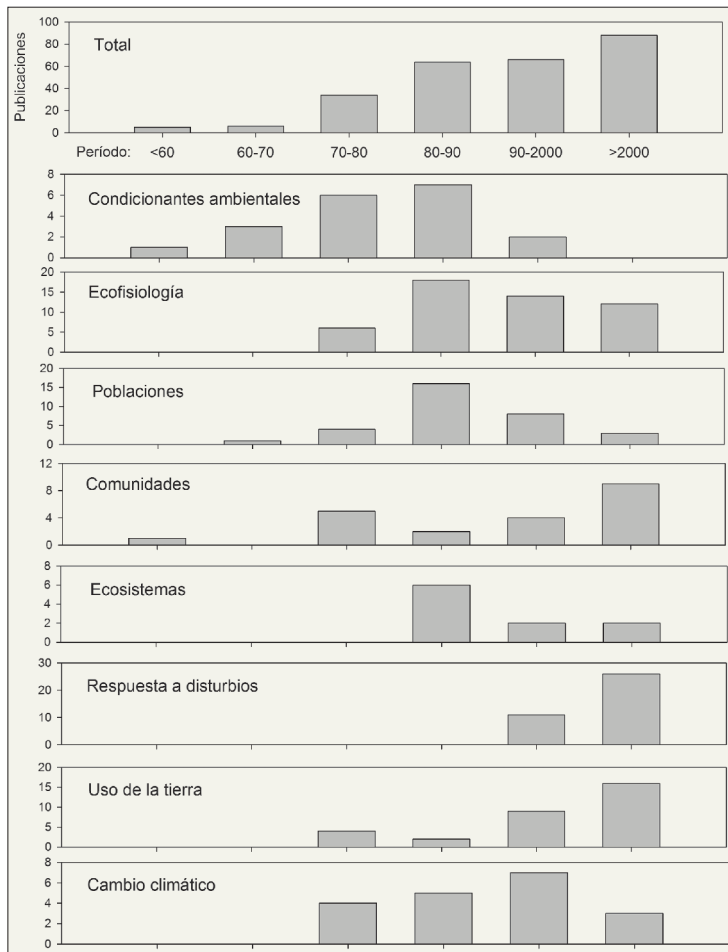


Figura 1. Línea de tiempo del cambio en el número de artículos científicos publicados sobre diferentes aspectos de la ecología de los páramos de Venezuela para diferentes períodos durante el siglo XX y la primera década del siglo XXI. En el primer panel se presenta el total de artículos sumando todas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

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

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

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

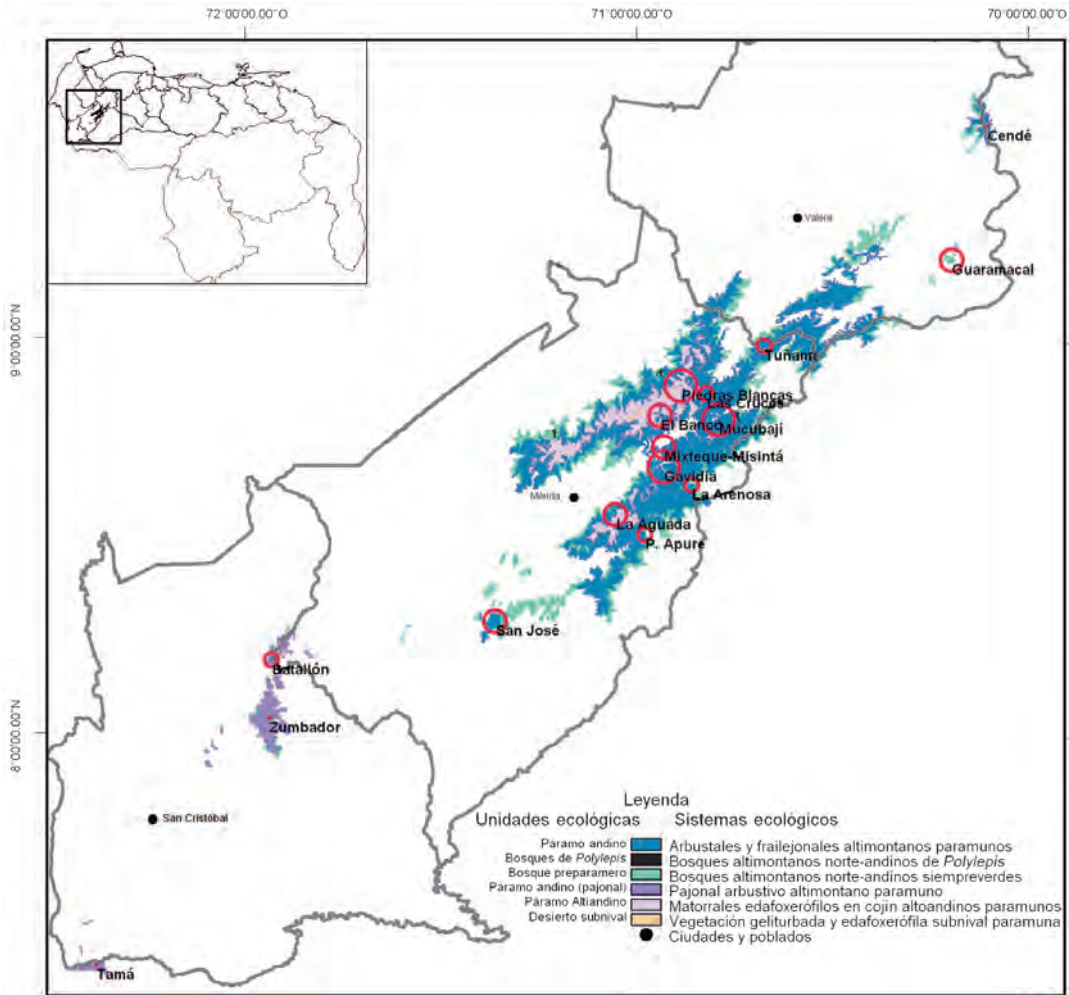


Figura 2. Mapa de distribución de los principales ecosistemas altoandinos de la cordillera de Mérida. Se señalan con círculos rojos las principales localidades donde se han realizados estudios ecológicos en el páramo (el tamaño del círculo está en relación al número de trabajos publicados sobre cada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

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

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



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

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

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

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

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

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

Los rasgos ambientales que condicionan al ecosistema páramo

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

Clima

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

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

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

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

Suelos

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

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

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

La heterogeneidad espacial

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

La insularidad geográfica y sus variaciones temporales

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

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

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

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

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

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

Resistencia a las temperaturas congelantes

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

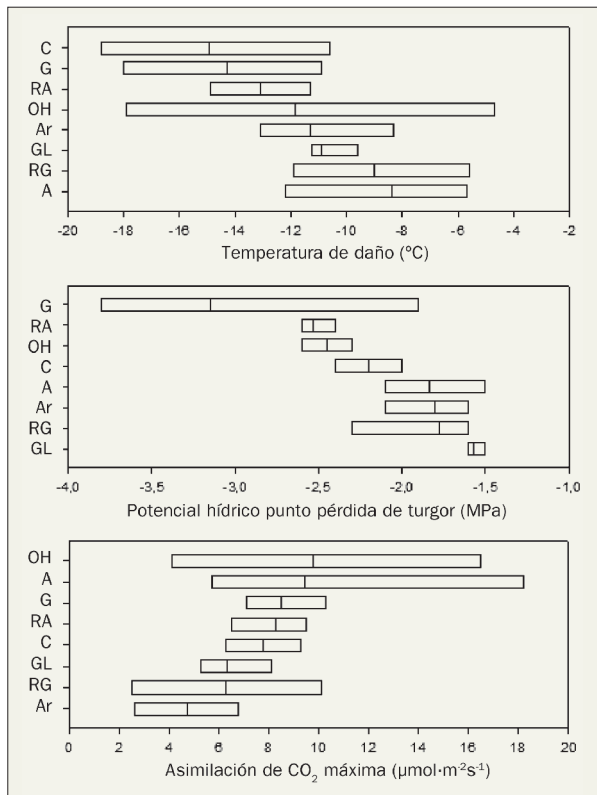


Figura 4. Promedios, máximos y mínimos de temperatura de daño, potenciales hídricos en el punto de pérdida de turgor y máximas tasas de asimilación de CO₂ como características de la resistencia a temperaturas congelantes, relaciones hídricas e intercambio de gases en las diferentes formas de vida estudiadas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

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

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

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

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

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

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

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

Estructura y dinámica de poblaciones de frailejones y árboles

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Estructura y funcionamiento del ecosistema

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Dinámica de la vegetación y su respuesta a disturbios

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Vacíos de investigación y desafíos para el futuro

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

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

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

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

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

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

Bibliografía

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

- Valero L (2010) *Efecto de la exclusión de pastoreo sobre humedales altoandinos de la Sierra Nevada de Mérida*. Tesis de Maestría, Postgrado de Ecología Tropical, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 164 pp.
- van der Hammen T (1974) The Pleistocene changes in vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1:3-26.
- Vareschi V (1957) Algunos aspectos de la ecología vegetal de la zona más alta de la Sierra Nevada de Mérida. *Boletín Facultad de Ciencias Forestales* 12:9-21.
- Vareschi V (1970) *Flora de los páramos de Venezuela*. Ediciones del Rectorado, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 430 pp.
- Vareschi V (1992) *Ecología de la vegetación tropical*. Edición Especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. 312 pp.
- Velázquez N (2004) *Modernización agrícola en Venezuela. Los valles altos andinos 1930-1999*. Fundación Polar. Caracas.
- Vivas L (1992) *El Cuaternario*. Consejo de Publicaciones, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 266 pp.
- Vuilleumier F & M Monasterio (1986) *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. Oxford. 649 pp.
- Wagner E (1973) The Mucuchíes Phase: an extension of the Andean cultural pattern into western Venezuela. *American Anthropologist* 75:195-213.
- Wagner E (1978) Los Andes venezolanos: arqueología y ecología cultural. *Ibero-Amerikanisches Archiv* NF Jg. 4 H 1.
- Wagner E (1979) Arqueología de los Andes venezolanos. Los páramos y la tierra fría. En: Salgado-Labouriau ML (Ed.) *El medio ambiente páramo*. Centro de Estudios Avanzados-IVIC. Caracas. Pp. 207-218.
- Wagner E (1980) La prehistoria de Mucuchíes. *Montalabán UCAB* 10:913-936.
- Yáñez P (1998) Caracterización florística de un sector de cambio páramo-selva nublada en el parque nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 42(1):51-62.

Anexo 1

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

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

Forma de vida y especies	Altitud (m)	RTC (°C)		RH		IG	
		$T_{daño}$	T_{cong}	Y_L	Y_L^0	K_s	A_{CO_2}
Árboles (32 spp.)							
<i>Polylepis sericea</i>	3.500-4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Libanothamnus neriifolius</i>	2.400-3.500	X	X	X	X	X	X
<i>Libanothamnus lucidus</i>	3.200-3.400	X	X	X	X	X	X
<i>Podocarpus oleifolius</i>	2.400-3.400	X	X			X	X
<i>Diplostegium venezuelense</i>	3.000-3.400	X	X	X	X	X	X
<i>Vaccinium floribundum</i>	3.200-3.400	X	X	X	X		
<i>Vaccinium meridionale</i>	3450	X	X	X	X	X	X
<i>Chaetolepis lindeniana</i>	3.500	X	X				
<i>Miconia tinifolia</i>	3.300	X	X	X	X	X	X
<i>Miconia jahnii</i>	3.150	X	X	X	X	X	X
<i>Gynoxis meridana</i>	3.200					X	X
<i>Cybianthus marginatus</i>	3.300	X	X				
<i>Gaultheria strigosa</i>	3.500	X	X				
<i>Drymis granadensis</i>	3.200	X	X				
<i>Vallea stipularis</i>	3.200	X	X				
<i>Clusia multiflora</i>	2.400			X	X	X	X
<i>Sapium stylare</i>	2.400			X	X	X	X
<i>Miconia resimoides</i>	2.400			X	X	X	X
<i>Guettarda steyermarkii</i>	2.400			X	X	X	X
<i>Gaiadendron tagua</i>	3.200	X	X				
<i>Alnus acuminata</i>	2.800	X	X				
<i>Bejaria aestuans</i>	3.200	X	X				
<i>Paragynoxys magnifolia</i>	3.000	X	X				
<i>Cordia caracasana</i>	2.800	X	X	X	X	X	X
<i>Weinmannia fagaroides</i>	2.600	X	X				
<i>Viburnum tinoides</i>	2.200			X	X	X	X
<i>Miconia theaezans</i>	2.200			X	X	X	X
<i>Fraxinus americana</i>	2.200			X	X	X	X
<i>Montanoa quadrangularis</i>	1.800	X	X				
<i>Heliocarpus popayanensis</i>	1.600	X	X				
<i>Ficus insipida</i>	1.600	X	X				
<i>Myrsine coriacea</i>	1.600	X	X				
Arbustos (8 spp.)							
<i>Hypericum laricifolium</i>	2.600-4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Hypericum juniperinum</i>	3.550			X		X	X
<i>Valeriana parviflora</i>	4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Monticalia sclerosa</i>	4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Hinterhubera lanuginosa</i>	4.200	X	X	X	X	X	X
<i>Acaena elongata</i>	3.300-3.800	X	X	X		X	X
<i>Baccharis prunifolia</i>	3.300-3.800	X	X	X		X	X
<i>Oxylobus glanduliferus</i>	4.100	X	X				
Rosetas caulescentes (10 spp.)							
<i>Coespeletia spicata</i>	4.200	X	X	X	X	X	X

continúa

Anexo 1 continuación

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

continúa

Anexo 1 continuación

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

Recuperación natural de la vegetación después de derrumbes en la cordillera de la Costa, estado Vargas, Venezuela

Winfried Meier

Cátedra de Ecología Vegetal, Facultad de Ambiente y Recursos Naturales, Universidad de Freiburg, 79106 Freiburg, Alemania. Investigador, Fundación Instituto Botánico de Venezuela Dr. «Tobías Lasser». Caracas, Venezuela.

Resumen

Se estudió la sucesión de la vegetación en áreas afectadas por los derrumbes ocasionados por fuertes lluvias en 1999 en el macizo del Ávila (Parque Nacional Waraira Repano), en su vertiente norte, partiendo desde el nivel del mar hasta aproximadamente 2.000 m. En total, se encontraron 330 especies de plantas vasculares en los derrumbes, de las cuales 55 son especies exóticas. Las diez familias con el mayor número de especies fueron: Asteraceae (56), Poaceae (36), Pteridofitas (28), Rubiaceae (17), Cyperaceae (15), Euphorbiaceae (14), Fabaceae (10), Solanaceae (10), Mimosaceae (8) y Amaranthaceae (7). Las especies leñosas pioneras más importantes en las zonas bajas fueron *Wigandia caracasana* (Hydrophyllaceae), *Muntingia calabura* (Muntingiaceae), *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae) y *Cecropia peltata* (Cecropiaceae), y en las zonas altas *Oyedaea verbesinoides*, *Montanoa quadrangularis* (Asteraceae) y *Croton huberi* (Euphorbiaceae). La sucesión vegetal generalmente se produjo rápidamente. Diez años después de los derrumbes de 1999, se han desarrollado bosques con un dosel de hasta diez metros de alto en sitios favorables como las zonas de acumulación de derrumbes. Sólo en las zonas de desprendimiento la sucesión fue lenta. La reforestación de las áreas afectadas no es prioritaria, debido a que la vegetación natural del Ávila alberga una gama de especies adaptadas a diferentes patrones de perturbación.

Introducción

En la vertiente norte del Parque Nacional Waraira Repano (El Ávila), al cabo de dos semanas de lluvias continuas, se produjo entre el 15 y el 17 de diciembre de 1999 un evento de precipitación de aproximadamente 900 mm. Este volumen fue registrado en la estación meteorológica Maiquetía, cercana a la costa, siendo este valor el doble del promedio anual. Se supone que en las zonas altas, la cantidad de lluvias en estos días fue aún mayor. La consecuencia fueron enormes derrumbes en un área de 40 x 10 km y desde el nivel del mar hasta aproximadamente 2.000 msnm, en lo que fue denominado el deslave de Vargas (Muguerza Armada 2001; García-Martínez 2000; Salcedo 2000; Grases *et al.* 2000; Wieczorek *et al.* 2001). La geología de la zona afectada consiste principalmente de rocas metamórficas compuestas por dos unidades. La primera, llamada Esquisto de Tacagua, se encuentra en elevaciones bajas y coincide aproximadamente con la zona de los bosques secos. Los suelos tienen colores rojizos muy conspicuos. Los movimientos de masa generados aquí fueron flujos superficiales con material fino. En la siguiente unidad, conocida como la asociación metamórfica Ávila, se produjeron tanto flujos superficiales, como desprendimientos de grandes bloques rocosos. Como consecuencia, el material de esta unidad consistió de material fino como la arena, hasta bloques grandes, con colores que iban de blanquecinos a grises claros (Urbani *et al.* 2000).

El deslave de diciembre de 1999 generó hábitats novedosos, pues los derrumbes generalmente están formados por zonas de desprendimiento y de acumulación. En los aludes torrenciales (los que bajan por las quebradas y ríos) no hay zona de acumulación, ya que se vierten directamente al mar, formando conos de deyección. El material en estos conos, proveniente en su mayoría de la asociación metamórfica Ávila, consiste desde arena hasta bloques enormes de piedra. En las áreas de desprendimiento de los derrumbes toda la capa del suelo es arrancada, desnudada la regolita, hasta la roca madre; quedando un fuerte gradiente entre el borde y el centro, el centro erosionado hasta la roca madre y el borde con una capa de suelo casi intacto. En las zonas de acumulación, formadas en la base de los derrumbes, hay mayor contenido de material orgánico. Un aspecto muy particular de los deslizamientos de suelo de diciembre de 1999 eran las acumulaciones de troncos en las quebradas, en los conos de deyección y en el mar.

Las lluvias fuertes desencadenaron los derrumbes, pero en el Ávila existen muchos factores que pueden haber agravado la situación. Entre los más importantes está el hecho que las rocas están profundamente meteorizadas, hasta > 15 m de profundidad. El terreno del Ávila es muy inclinado. Entre el mar y el punto más alto de la cresta montañosa a 2765 msnm hay una distancia de apenas unos ocho kilómetros. También hay que tomar en consideración que el Ávila es una zona tectónicamente activa. Meses antes de los derrumbes se produjeron abundantes precipitaciones. La consecuencia fue una sobresaturación del suelo. Finalmente, la desestabilización de las pendientes por el hombre, la construcción inadecuada de carreteras y otras construcciones agravó la situación.

El objetivo de este estudio fue documentar el proceso de sucesión vegetal en la zona afectada por los derrumbes durante un período de observación de diez años.

Área de estudio y métodos

Se hicieron excursiones al área afectada desde enero 2000 hasta el 2010 en las quebradas y ríos de la zona costera (Macuto, Camurí Chico, San Julián, Tanaguarena, Boca de Uria, Naguayá y Camurí Grande), Galipán (San Francisco, San Isidro, San José), Quebrada San José de Galipán (carretera Galipán-Macuto), Boca de Tigre, Camino de los Españoles (vertiente norte y sur), Infiernito (lado sur y norte), y el Pico El Ávila, entre Boquerón y Lagunazo (Figura 1). Se tomaron en cuenta observaciones cualitativas sobre la abundancia de especies (categorías: abundante, común, raro). Se observó la distribución de las especies en los diferentes sitios, la fenología, la vitalidad y, en el caso de especies arbóreas, se determinó el diámetro a nivel de la altura del pecho (dap). Se recolectaron más de 400 muestras botánicas para su documentación e identificación. La colección completa está depositada en el Herbario Nacional de Venezuela (VEN). Se realizó un registro fotográfico de la sucesión natural. En el 2003 se iniciaron los levantamientos fitosociológicos. Se recopiló la información bibliográfica de las especies pioneras.

Listas de especies que crecen en derrumbes en el neotrópico todavía son muy escasas. Cabe mencionar una lista de las especies de los derrumbes de Puerto Rico (Walker 2000) y una del sur de Ecuador (Lozano *et al.* 2007). En el presente artículo sólo se presenta la lista de las especies más comunes encontradas en el área estudiada y los resultados más importantes.

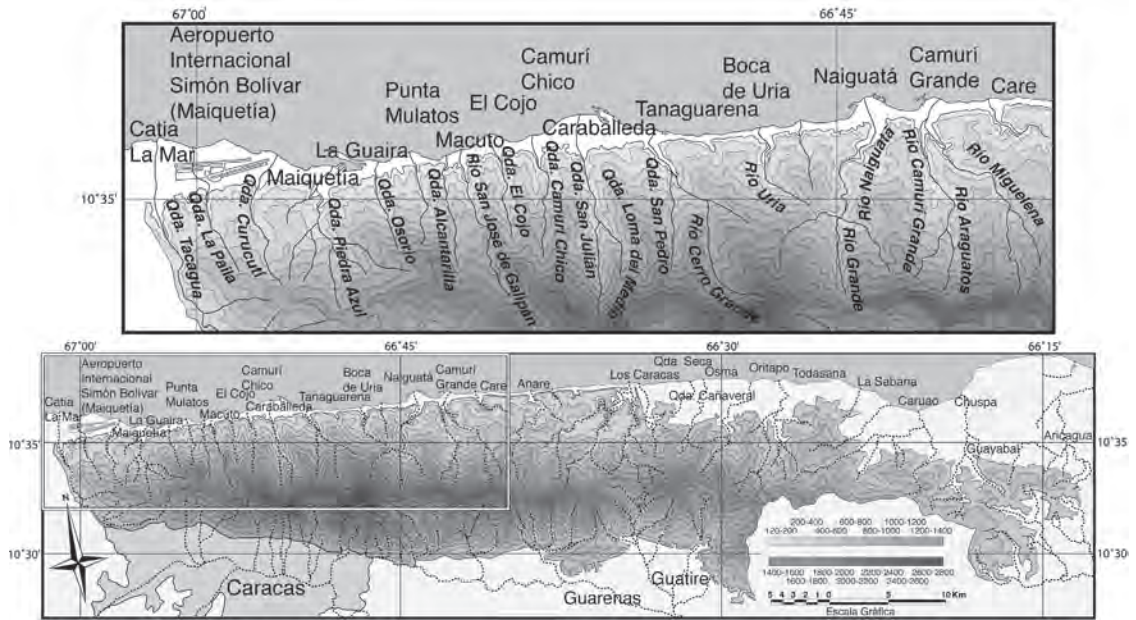


Figura 1: Área de estudio con las localidades mencionadas en el texto. Mapa diseñado por Glen Forbes.

Resultados y discusión

Composición florística y distribución altitudinal

En el área afectada se encontró un total de 330 especies vasculares. Las diez familias con el mayor número de especies son: Asteraceae (56), Poaceae (36), Pteridofitas (28), Rubiaceae (17), Cyperaceae (15), Euphorbiaceae (14), Fabaceae (10), Solanaceae (10), Mimosaceae (8) y Amaranthaceae (7). Lozano *et al.* (2007) reportan del sur del Ecuador (Parque Nacional Podocarpus) 400 especies pioneras entre 1900 y 3.000 msnm. En este parque las familias más importantes en la recuperación de los derrumbes son: Asteraceae, Bromeliaceae, Cunoniaceae, Ericaceae, Lycopodiaceae, Melastomataceae, Orchidaceae, Poaceae, Pteridaceae y Rubiaceae, teniendo cuatro familias en común con el Ávila como las más importantes.

Se pueden diferenciar varios grupos de plantas pioneras por distribución altitudinal (Tabla 1):

- 1) Grupo de especies pioneras que crecen en la zona superior del bosque nublado (a menudo son especies del subpáramo que bajan en los derrumbes hasta la zona de bosque nublado), ejemplos: *Monochaetum humboldtianum*, *Orthrosanthus chimboracensis*, *Lepechinia bullata*, *Vaccinium crenatum*, *Gaultheria odorata* y *Badilloa steetzii*.
- 2) Grupo de especies restringidas principalmente a la zona de bosque nublado, ejemplos: *Croton huberi*, *Escallonia paniculata*, *Clethra fagifolia*, *Piptocoma macrophylla*, *Chusquea fendleri*, *Mikania banisteriae*, *Sticherus bifidus*, *St. interjectus* y *Rubus niveus*
- 3) Grupo de especies que crece a elevaciones bajas, ejemplos: *Wigandia caracasana*, *Muntingia calabura*, *Lactuca intybacea*, *Tridax procumbens*, *Brickellia diffusa*, *Chloris inflata*, *Calotropis sp.*, *Cyperus ligularis*, *Nephrolepis brownii*, *Luffa cilindrica* y *Tecoma stans*

Tabla 1

Especies pioneras encontradas en los derrumbes del macizo del Ávila en un lapso de tiempo de diez años (sin las especies ocasionales).

Las especies están ordenadas por Briofitas, Pteridofitas, Dicotiledóneas, Monocotiledóneas, las familias y géneros alfabéticamente y las especies con los autores respectivos. Distribución altitudinal: Alt. min = altitud inferior de distribución, alt. max. = altitud superior de distribución. Exót. = Plantas exóticas (*). Nomenclatura botánica de acuerdo a Hokche et al. 2008 y autores verificados en Tropicos (<http://www.tropicos.org/>) (agosto 2013).

Familia	Especie	Forma de vida	Alt. min	Alt. max	Exót.
Briofitas					
Polytrichaceae	<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	musgo	1.800	1.950	
Pteridofitas					
Nephrolepidaceae	<i>Nephrolepis brownii</i> (Desv.) Hovenkamp & Miyam.	helecho	10	250	*
Pteridaceae	<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link	helecho	5	400	
Pteridaceae	<i>Pityrogramma tartarea</i> (Cav.) Maxon	helecho	1.400	1.800	
Pteridaceae	<i>Pityrogramma trifoliata</i> (L.) Tryon	helecho	10	1.500	
Pteridaceae	<i>Pteris longifolia</i> L.	helecho	50	1.500	
Pteridaceae	<i>Pteris vittata</i> L.	helecho	5	1.500	*
Selaginellaceae	<i>Selaginella</i> sp.	helecho	50	1.900	
Thelypteridaceae	<i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaud.) Ching	helecho	50	1.630	*
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris dentata</i> (Forssk.) E. St. John	helecho	100	1.900	*
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris oligocarpa</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Ching	helecho	1.900	1.900	
Thelypteridaceae	<i>Thelypteris patens</i> (Sw.) Small	helecho	5	300	
Dicotiledóneas					
Amaranthaceae	<i>Amaranthus dubius</i> Mart. ex Tell	hierba	5	1.000	
Amaranthaceae	<i>Iresine diffusa</i> Humb.&Bonpl. ex Willd.	hierba	50	2.000	
Amaranthaceae	<i>Pfaffia iresinoides</i> (Kunth) Spreng.	hierba	300	1.000	
Asclepiadaceae	<i>Sarcostemma clausum</i> (Jacq.) Schult.	trepadora	0	200	
Asteraceae	<i>Aldama dentata</i> La Llave	hierba	1.400	1.600	
Asteraceae	<i>Baccharis trinervis</i> (Lam.) Pers.	arbusto	5	1.850	
Asteraceae	<i>Brickellia diffusa</i> (Vahl) A. Gray	hierba	100	300	
Asteraceae	<i>Calea solidagínea</i> Kunth	arbusto	120	1.400	
Asteraceae	<i>Clibadium surinamense</i> L.	arbusto	5	850	
Asteraceae	<i>Condylium iresinoides</i> (Kunth) King&Rob.	hierba	10	400	
Asteraceae	<i>Conyza sumatrensis</i> var. <i>leiotheca</i> (S.F. Blake) Pruski & G. Sancho	hierba	10	2.100	*
Asteraceae	<i>Conyza laevigata</i> (Rich.) Pruski	hierba	5	250	
Asteraceae	<i>Cyanthillium cinereum</i> (L.) H. Rob.	arbusto	10	200	*
Asteraceae	<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	hierba	5	1.000	*
Asteraceae	<i>Emilia fosbergii</i> Nicolson	hierba	5	1.500	*
Asteraceae	<i>Gamochoeta americana</i> (Mill.) Wedd.	hierba	10	1.500	
Asteraceae	<i>Hebeclinium macrophyllum</i> (L.) DC.	hierba	50	1.000	
Asteraceae	<i>Lactuca intybacea</i> Jacq.	hierba	5	900	
Asteraceae	<i>Lepidaploa canescens</i> (Kunth) Robinson	arbusto	1.700	1.900	
Asteraceae	<i>Libanothamnus neriifolius</i> (Bonpl. ex Humb.) Ernst	arbusto	2.000	2.200	
Asteraceae	<i>Mikania banisteriae</i> DC.	trepadora	1.800	1.850	
Asteraceae	<i>Mikania micrantha</i> Kunth	trepadora	100	200	
Asteraceae	<i>Montanoa quadrangularis</i> Sch. Bip.	árbol	1.500	2.000	
Asteraceae	<i>Oyedaea verbesinoides</i> DC.	árbol	800	2100	
Asteraceae	<i>Piptocoma macrophylla</i> (Sch. Bip.) Pruski	árbol	1.700	1.850	

continúa

Tabla 1 (continuación)

Familia	Especie	Forma de vida	Alt. min	Alt. max	Exót.
Asteraceae	<i>Pluchea carolinensis</i> (Jacq.) G. Don	arbusto	10	2.100	
Asteraceae	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	hierba	5	200	*
Asteraceae	<i>Tridax procumbens</i> L.	hierba	0	400	
Asteraceae	<i>Wedelia calycina</i> L. C. Rich.	arbusto	0	1.000	
Asteraceae	<i>Youngia japonica</i> (L.) DC.	hierba	100	1.940	*
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	arbusto	50	200	
Bombacaceae	<i>Ochroma pyramidale</i> (Cav. ex Lam.) Urb.	árbol	10	200	
Campanulaceae	<i>Siphocampylus reticulatus</i> (Willd. Ex Roem. & Schult.) Kl. & Karst. ex Vatke	hierba	1.500	2.000	
Casuarinaceae	<i>Casuarina equisetifolia</i> L.	árbol	1.500	2.200	*
Cecropiaceae	<i>Cecropia</i> sp.	árbol	10	1.500	
Clethraceae	<i>Clethra fagifolia</i> H. B. K.	árbol	1.700	1.850	
Clusiaceae	<i>Hypericum thesiifolium</i> Kunth	hierba	1.800	1.900	
Convolvulaceae	<i>Merremia quinquefolia</i> (L.) Hall. F.	trepadora	20	80	
Convolvulaceae	<i>Merremia umbellata</i> (L.) Hall. F.	arbusto	20	80	
Cucurbitaceae	<i>Luffa cylindrica</i> M. Roem.	trepadora	10	100	*
Cucurbitaceae	<i>Melothria pendula</i> L.	trepadora	100	200	
Cucurbitaceae	<i>Momordica charantia</i> L.	trepadora	50	200	*
Cucurbitaceae	<i>Rytidostylis</i> cf. <i>carthagenensis</i> (Jacq.) O. Kuntze	trepadora	50	900	
Cunoniaceae	<i>Weinmannia pinnata</i> L.	árbol	1.400	1.600	
Ericaceae	<i>Gaultheria alnifolia</i> (Dunal) A. C. Smith var. <i>alnifolia</i>	arbusto	1.800	2.100	
Escalloniaceae	<i>Escallonia paniculata</i> Roem. & Schult.	árbol	1.630	1.800	
Euphorbiaceae	<i>Croton huberi</i> Steyerl.	árbol	1.630	1.900	
Euphorbiaceae	<i>Croton speciosus</i> M. Arg.	árbol	1.500	1.800	
Euphorbiaceae	<i>Hura crepitans</i> L.	árbol	50	200	
Euphorbiaceae	<i>Ricinus communis</i> L.	arbusto	0	1.500	*
Fabaceae	<i>Centrosema molle</i> Mart. ex Benth.	trepadora	100	250	
Fabaceae	<i>Desmodium incanum</i> (Sw.) DC.	hierba	10	300	
Fabaceae	<i>Desmodium scorpiurus</i> (Sw.) Desv.	hierba	10	250	
Fabaceae	<i>Desmodium tortuosum</i> (Sw.) DC.	hierba	100	200	
Fabaceae	<i>Dioclea</i> sp.	trepadora	50	1.630	
Fabaceae	<i>Galactia striata</i> (Jacq.) Urban	trepadora	30	100	
Fabaceae	<i>Lupinus meridanus</i> Moritz ex C. P. Smith	hierba	1.800	2.100	
Hydrophyllaceae	<i>Wigandia caracasana</i> (Kunth ex Kunth)	arbusto	0	1.000	
Lamiaceae	<i>Hyptis vilis</i> Kunth & Bouché	hierba	1.400	1.500	
Malvaceae	<i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torrey	hierba	5	150	
Melastomataceae	<i>Miconia tuberculata</i> (Naudin) Triana	arbusto	1.500	2.100	
Melastomataceae	<i>Monochaetum humboldtianum</i> Kunth ex Walp.	arbusto	1.500	1.900	
Melastomataceae	<i>Tibouchina geitneriana</i> (Schltdl.) Cogn.	hierba	1.700	1.900	
Melastomataceae	<i>Tibouchina longifolia</i> (Vahl) Baill.	hierba	100	300	
Mimosaceae	<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.	hierba	10	200	
Mimosaceae	<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	arbusto	1.400	1.700	
Mimosaceae	<i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir.	arbusto	50	150	
Mimosaceae	<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H. Hern. subsp. <i>formosa</i>	arbusto	5	120	
Muntingiaceae	<i>Muntingia calabura</i> L.	árbol	0	400	

continúa

Tabla 1 (continuación)

Familia	Especie	Forma de vida	Alt. min	Alt. max	Exót.
Myricaceae	<i>Morella pubescens</i> (H. & B. ex Willd.) Wilb.	árbol	1.800	2.100	
Onagraceae	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) Raven	hierba	5	1.000	
Onagraceae	<i>Ludwigia peruviana</i> (L.) Hara	hierba	10	1.630	
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca rivinoides</i> Kunth & Bouché	hierba	5	200	
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i> L.	arbusto	200	1.000	
Polygonaceae	<i>Persicaria capitata</i> (Ham. ex D. Don) H. Gross	hierba	850	2.100	*
Portulacaceae	<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn.	hierba	30	100	
Rosaceae	<i>Rubus floribundus</i> Kunth	arbusto	1.800	1.900	
Rosaceae	<i>Rubus niveus</i> Thunb.	arbusto	1.700	2.000	*
Rubiaceae	<i>Borreria assurgens</i> (Ruiz & Pav.) Griseb.	hierba	10	300	
Rubiaceae	<i>Manettia schumanniana</i> Sprague	trepadora	1.850	1.940	
Scrophulariaceae	<i>Scoparia dulcis</i> L.	hierba	100	200	
Solanaceae	<i>Nicotiana glauca</i> Graham	arbusto	5	1.000	*
Solanaceae	<i>Solanum americanum</i> Miller	hierba	10	250	
Solanaceae	<i>Solanum hirtum</i> Vahl	arbusto	100	300	
Sterculiaceae	<i>Melochia caracasana</i> Jacq.	hierba	5	200	
Sterculiaceae	<i>Melochia tomentosa</i> L.	hierba	5	120	
Tovariaceae	<i>Tovaria pendula</i> Ruiz & Pav.	arbusto	100	1.630	
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	árbol	100	2.100	
Urticaceae	<i>Phenax sonneratii</i> (Poir.) Weddell	hierba	0	1.000	*
Urticaceae	<i>Pilea microphylla</i> (L.) Liebm.	hierba	50	400	
Monocotiledóneas					
Commelinaceae	<i>Commelina diffusa</i> Burm. f.	hierba	100	250	*
Cyperaceae	<i>Carex polystachya</i> Sw. ex Wahl.	hierba	1.500	2.100	
Cyperaceae	<i>Cyperus involucratus</i> Rottb.	hierba	50	300	*
Cyperaceae	<i>Kyllingia pumila</i> Michx.	hierba	100	1.000	
Cyperaceae	<i>Rhynchospora hieronymii</i> Boeck.	hierba	1.800	1.950	
Cyperaceae	<i>Scleria secans</i> (L.) Urban	hierba	1.800	1.850	
Orchidaceae	<i>Habenaria</i> sp.	hierba	1.700	1.850	
Poaceae	<i>Andropogon bicornis</i> L.	hierba	100	1.800	
Poaceae	<i>Chloris inflata</i> Link	hierba	0	350	
Poaceae	<i>Dichanthelium viscidellum</i> (Scribn.) Gould	hierba	100	1.900	
Poaceae	<i>Digitaria ciliaris</i> (Retz.) Koeler	hierba	100	350	
Poaceae	<i>Digitaria insularis</i> (L.) Fedde	hierba	5	400	
Poaceae	<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link	hierba	5	200	*
Poaceae	<i>Eragrostis ciliaris</i> (L.) R.Br.	hierba	5	400	*
Poaceae	<i>Ichnanthus pallens</i> (Sw.) Munro ex Benth.	hierba	1.700	1.900	
Poaceae	<i>Isachne rigens</i> (Sw.) Trin.	hierba	1.750	1.900	
Poaceae	<i>Melinis minutiflora</i> Beauv.	hierba	1.000	2.000	*
Poaceae	<i>Panicum maximum</i> Jacq.	hierba	10	1.200	*
Poaceae	<i>Paspalum conjugatum</i> Bergius	hierba	110	110	
Poaceae	<i>Polypogon elongatus</i> Kunth	hierba	100	850	
Poaceae	<i>Rhynchelytrum roseum</i> (Nees) Stapf & Hubb.	hierba	5	900	*
Poaceae	<i>Schizachyrium condensatum</i> (Kunth) Nees	hierba	1.400	1.900	
Poaceae	<i>Setaria geniculata</i> Beauv.	hierba	30	100	
Poaceae	<i>Sorghum arundinaceum</i> (Desv.) Stapf	hierba	100	300	*

4. Grupo de especies que ocupan un rango altitudinal total mayor de 1.000 m, ejemplos: *Youngia japonica*, *Conyza sumatrensis* var. *leiotheca*, *Pluchea carolinense*, *Ricinus communis*, *Panicum maximum*, *Macrothelypteris torresiana*, *Trema micrantha*, *Oyedaea verbesinoides*, *Heliocarpus americanus*, *Tovaria pendula*, *Pityrogramma trifoliata*.



Figura 2: *Wigandia caracasana* y *Muntingia calabura* comenzaron a establecerse al mismo tiempo. Río San Julián. 23-6-2000. 170-350 m.

Sucesión

Se puede diferenciar entre los grupos de plantas pioneras en función de su distribución altitudinal, con una demarcación entre zonas bajas y altas a partir de los 1.000 m.

Sucesión en las zonas bajas

Una de las primeras plantas que apareció abundantemente fue el arbusto *Wigandia caracasana* (Hydrophyllaceae) (Figura 2). Dentro del primer año después de los derrumbes, esta especie desarrolló sus características hojas grandes y en el segundo año alcanzó la floración. Tiene crecimiento rápido, alcanzando hasta siete metros de altura. Esta especie dominó las zonas de acumulación de los derrumbes que desembocaron en el cauce principal de los ríos y también los derrumbes superficiales de la unidad geológica Esquisto de Tacagua, como por ejemplo las colinas en los alrededores de Boca de Uria. Tres años después, *W. caracasana* fue remplazada por *M. calabura* (Muntingiaceae), un árbol pequeño (Figura 3), el cual se estableció al mismo tiempo que *W. caracasana* (Figura 2). *Muntingia calabura* llegó a formar bosques de casi seis metros de altura, antes de ser superada a los cinco años por otra especie pionera, *T. micrantha* (Ulmaceae).

A los lugareños les llamó la atención la abundancia de *W. caracasana* después de los derrumbes, ya que esta especie no era conocida por ellos anteriormente. Se observó que esta especie desapareció después de tres años y no hubo regeneración, excepto en lugares particulares, como fueron las zonas de erosión regresiva y las zonas cerca de los ríos que fueron afectadas por inundaciones de menor magnitud en los años subsiguientes. Cabe mencionar que dos años después de las inundaciones y derrumbes en Santa Cruz de Mora, en el estado Mérida (11-2-2005), *W. caracasana* también fue una de las especies características que cubrió los derrumbes superficiales y las zonas de acumulación. Se podría afirmar que esta especie es la más característica de los derrumbes, determina el aspecto del paisaje y tiene un olor muy particular. La aparición súbita de poblaciones tan grandes de *W. caracasana*, casi inmediatamente después de los derrumbes, pudiera indicar que existía un gran banco de semillas, el cual se acumuló en disturbios anteriores similares. Otras especies importantes que crecieron en la zona baja fueron *Cecropia peltata* (Cecropiaceae) y *Ochroma pyramidale* (Bombacaceae), las cuales a menudo crecen juntas. También muy tempranamente apareció *Hura crepitans* (Euphorbiaceae). Sus semillas probablemente llegaron de árboles al borde de las quebradas.

En aquellas áreas donde aludes torrenciales dejaron un paisaje pedregoso, la sucesión fue mucho más lenta. El material depositado tiene poca capacidad de retención de humedad, debido al espesor de las mezclas de arena y diferentes tamaños de rocas (con una distancia mayor al nivel freático), causando estrés hídrico a las plantas. No sorprende encontrar en estos sitios las especies exóticas *Calotropis procera* y *C. gigantea*, que desarrollan raíces profundas capaces de llegar al nivel freático. Los primeros años están caracterizados por gramíneas, como *Rhynchelytrum roseum*, *Sorghum arundinaceum*, *C. inflata* y diferentes especies de asteráceas, especialmente *T. procumbens*, *B. diffusa*, *L. intybacea*, *Wedelia calycina* y *Hebeclinum macrophyllum*. Uno de los primeros colonizadores fue el helecho *P. calomelanos*, el cual fue abundante en el primer año, así como *N. brownii*. A los pocos años, las trepadoras *Mikania micrantha* (la especie más común), *Dioclea* sp. y otras Fabaceae, Convolvulaceae y Cucurbitaceae dominaron el paisaje, cubriendo el suelo y las rocas.



Figura 3: Quebrada del río San Julián: zona de inundaciones y aludes torrenciales. *Muntingia calabura* sobrepasando los techos de las casas originalmente de dos pisos en sólo dos años después del deslave. 16-12-2001.

Sucesión en las zonas altas

Hasta diez años después de los derrumbes, los avances de la sucesión en las zonas de desprendimiento (entre 1.700 y 1.900 m) son muy modestos. La mayor parte de la superficie todavía está desprovista de vegetación. Sobre las piedras y el suelo abundan líquenes (*Stereocaulon* sp. y *Baeomyces* sp.). La vegetación arbustiva apenas alcanza 0,5 m de altura. De las especies arbóreas comunes se encuentran *E. paniculata* subsp. *paniculata* (Escalloniaceae), *C. fagifolia* (Clethraceae) y *macrophylla* (Asteraceae). Es el único lugar donde se encontraron orquídeas (*Cyrtochilum zebraenum* y *Habenaria* sp.). También es el único sitio donde se encuentran ericáceas (*Gaultheria alnifolia*). En los surcos de erosión dentro de la zona de desprendimiento crece *Sticherus bifidus* (Gleicheniaceae). En general, las Gleicheniaceae no fueron dominantes en los derrumbes. En el Ávila son especies más comunes en los taludes de las carreteras.

En elevaciones mayores (2.000-2.100), como por ejemplo al lado norte del Pico El Ávila, en las zonas de desprendimiento todavía no estabilizadas, aparecen especies del subpáramo, como *O. chimboracensis* (Iridaceae) y *L. bullata* (Lamiaceae). La especie arbórea más común que colonizó estos sitios fue *Morella pubescens* (Myricaceae). En el transcurso del tiempo esta última ha sobrepasado el resto de la vegetación. Cabe destacar que esta especie puede fijar nitrógeno (al estar asociada con microorganismos como *Frankia* sp.), razón por la cual puede incrementar la fertilidad del sitio (Parra 2003). Antes de los derrumbes de 1999 había un bam-

busal casi impenetrable de *Chusquea fendleri*. La misma especie está reconquistando rápidamente con sus rizomas las áreas perturbadas desde el borde del derrumbe y desde islas de bambú dentro del derrumbe. También en la vertiente norte de la Silla se pudo observar que los sitios donde anteriormente crecían bambúes fueron cicatrizados por éstos en pocos años.

En la zona de acumulación, la especie dominante es *O. verbesinoides*. Después de pocos años llega a formarse un bosquecillo. Dependiendo de las condiciones ambientales locales, especialmente de la humedad, se incrementa el número de individuos de *C. huberi*, y con condiciones aún más húmedas se une *M. quadrangularis*, formando la comunidad pionera de *Croton huberi-Montanoa quadrangularis* (Meier 1998).

Algunas especies, especialmente *O. verbesinoides* (tara amarilla) y *P. macrophylla* son muy plásticas en la recolonización de los derrumbes. *Oyedaea* crece casi en todos los hábitats (excepto

en los sitios extremos de las zonas de desprendimiento), pero con diferente vitalidad. Tiene su mejor desarrollo en las zonas de acumulación, donde alcanza su mayor altura. Esto se puede observar en los derrumbes, donde hay un gradiente desde el borde (suelo casi intacto) hacia el centro (regolita hasta roca madre). El tamaño de los individuos es muy variable. Se pudo observar que cinco años después de la catástrofe, en los bordes de los derrumbes se han establecido individuos de *O. verbesinoides* que superan los cinco metros de altura y en estado de floración, mientras que hacia el centro del derrumbe la altura de los individuos de esta especie se reduce progresivamente hasta menos de un metro de alto. Después de cinco años, los derrumbes pueden ser reconocidos fácilmente en los meses de diciembre y enero, cuando se observan desde lejos los cordones amarillos formados por individuos de *O. verbesinoides* en floración.

En los derrumbes superficiales, es decir, en sitios donde la capa del suelo no fue removida totalmente, la recuperación fue muy rápida. En sitios donde quedaron muchas diásporas (rizomas de las plantas) y hasta islas de vegetación dentro de los derrumbes, la cicatrización fue acelerada gracias a estos relictos de vegetación. En muchos casos, los derrumbes fueron cubiertos por vegetación al año siguiente, especialmente en sitios donde anteriormente crecían sabanas de *Melinis minutiflora* o helechales de *Pteridium* sp.

Tovaria pendula es una de las especies características de los derrumbes (Figura 4). En Jamaica fue colectada solamente en derrumbes (Dalling 1994). Esta hierba o arbusto apareció relativamente temprano en las zonas afectadas. Se encontró en un rango altitudinal amplio (desde 100 hasta 1630 msnm) en las quebradas. Antes del evento de 1999 esta especie fue rara, pues no la había encontrado durante mi trabajo, y pocos años después de finalizados los derrumbes desapareció otra vez. Es probable que la dinámica poblacional de esta especie depende de perturbaciones mayores.

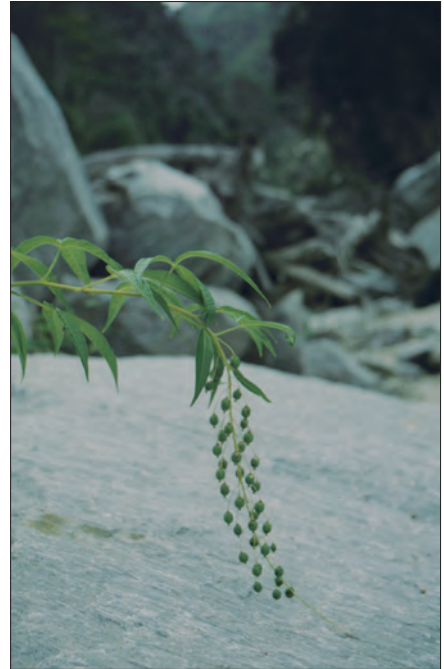


Figura 4: *Tovaria pendula*. Quebrada San Julián. 14-4-2001.

Efecto de la vegetación circundante

El área de estudio se encuentra en una región que por siglos estuvo afectada por actividades antrópicas: a lo largo del Camino de los Españoles en los tiempos de Humboldt se instalaron cultivos, cafetales, fábricas de carbón (antes del auge petrolero), y finalmente, se multiplicaron los incendios de vegetación (Meier 1998). A finales de los años cincuenta del siglo pasado se realizaron grandes reforestaciones, especialmente con especies exóticas como son *Eucalyptus* spp., *Casuarina equisetifolia* y *Cupressus lusitanica*. Con la declaración de la zona como parque nacional muchos usos fueron discontinuados, permitiendo la recuperación natural de grandes extensiones del Ávila; es decir, una gran parte del área de estudio se encuentra todavía en una fase de sucesión avanzada. La mayoría de los bosques son secundarios, con especies pioneras tempranas y tardías, especialmente con alto porcentaje de *O. verbesinoides* en los bosques por encima de los 1.000 m. No es sorprendente que la *Oyedaea* sea tan abundante en los derrumbes, ya que se encuentra presente en todos los lugares. En áreas de reforestación con *C. equisetifolia* ubicadas en la vertiente norte (El Infiernito), se encontraron muchos individuos jóvenes dentro de los derrumbes.

Avance de la sucesión

Largas extensiones de los fondos de las quebradas estaban totalmente desprovistas de material suelto. No obstante, con el tiempo se acumuló materia orgánica, facilitando el establecimiento de las primeras plantas. Las grietas en las rocas también favorecieron el establecimiento de plantas.

En los sitios donde quedó algo del suelo original, y donde plantas con rizoma pueden penetrar el suelo, la sucesión fue muy rápida (especialmente en el caso de los bambúes, gramíneas (*Melinis minutiflora*) y helechos (*Pteridium* sp.)

La velocidad de la sucesión es muy variable. En la zona de desprendimiento la sucesión toma mucho tiempo (falta de suelo, estrés hídrico, alta insolación, erosión regresiva). En diez años se han establecido arbustales de composición florística bien definida en el terreno (abundancia de arbustos pioneros, Ericaceae, Gleicheniaceae). La sucesión también es lenta en las partes rocosas, donde sólo se encuentra en hondonadas o a lo largo de las grietas en las rocas.

Diez años después de la catástrofe, todavía estamos en la fase de sucesión temprana, con especies pioneras tempranas con semillas pequeñas. El factor determinante en la primera fase fue la perturbación (los derrumbes). Las áreas afectadas fueron colonizadas por especies pioneras, muy plásticas, creciendo en sitios con características muy diferentes (de las cuales el mejor ejemplo es la *O. verbesinoides*). Con el desarrollo de la vegetación van a regir otros factores ambientales (como por ejemplo, la posición en la pendiente, la inclinación, la exposición). En la sombra de las especies pioneras tempranas se van a establecer en el transcurso del tiempo las especies pioneras tardías y eventualmente las especies del bosque maduro. En la Colonia Tovar, en cultivos abandonados en la zona de bosque nublado, se han establecido bosques dominados por *O. verbesinoides*. Se supone que va a tardar mucho tiempo hasta que se establezca un bosque maduro (Howorth & Pendry 2006).

Crecimiento de las especies más importantes

Las especies pioneras principales mostraron un crecimiento bastante rápido. Cinco años después del deslave, los árboles con mayores diámetros a la altura del pecho son *Ochroma pyramidale* (hasta 25 cm), *M. calabura* y *O. verbesinoides* (8 hasta 10 cm). Los árboles con mayor altura pertenecen a las especies: *O. pyramidale* (hasta más de 10 metros), *Cecropia peltata* (hasta 8 m), *M. calabura* (5-9 m), *O. verbesinoides* (4-7 m), *T. micrantha* (3-5 m), *C. huberi* (hasta 4 m) y *H. crepitans* (2 hasta 3,5 m). La primera floración/fructificación en el área de los derrumbes se registró en *W. caracasana* en agosto 2000 (a ocho meses del deslave), en *T. micrantha* y *M. calabura* en abril 2001, *O. verbesinoides* en diciembre 2003, *H. crepitans* en noviembre 2004 y *C. peltata* en marzo 2005.

Floración y dispersión

Poco después de los derrumbes, muchas especies pioneras florecieron y fructificaron, garantizando una amplia «lluvia de semillas» sobre las áreas recién denudadas por el deslizamiento de suelo. Entre ellas, cabe mencionar a *E. paniculata* subsp. *paniculata*, *O. verbesinoides*, *M. quadrangularis*, *C. huberi* y *P. macrophylla*. La mayoría de los frutos (las semillas) son pequeñas, secas y dispersadas por el viento (Asteraceae, Hydrophyllaceae, Asclepiadaceae). Los helechos (esporas) y las orquídeas (semillas) tienen minúsculas diásporas. *Muntingia calabura* y *Cecropia* sp. tienen frutos carnosos con muchas semillas.

Especies exóticas

En los derrumbes se encontró un alto número (aproximadamente 55) y alta abundancia de especies exóticas a lo largo de todo el rango altitudinal. Algunas de estas especies son «recién llegadas», porque no están mencionadas en libros sobre la flora de la región, la Flora del Ávila (Steyermark & Huber 1978) y en el Suplemento de la Flora del Ávila (Meier 1998). La hierba *Persicaria capitata* cubrió en el tercer año los derrumbes en la zona de bosque nublado, casi diez años más temprano que en los derrumbes en el Himalaya, su país de origen (Meier 2006). La hierba *Youngia japonica*, cuyo epíteto específico revela su origen, actualmente es muy común en áreas perturbadas desde 100 hasta casi 1900 m (derrumbes, cultivos, bordes de carreteras hasta claros en bosques). Fue reportada por primera vez para Venezuela en 1965 en terrenos de la Universidad Central de Venezuela, en Caracas. *Rubus niveus*, una especie oriunda del Asia y muy probablemente introducida como planta cultivada, hoy es parte de la flora ruderal entre 1700 y 1900 msnm (bordes de caminos, taludes, derrumbes). Este es otro ejemplo de una especie exótica probablemente ya establecida en todas las regiones montañosas de la cordillera de la Costa y los Andes, pero que no ha sido debidamente documentada. *Ricinus communis* es una especie característica de las cercanías de los asentamientos humanos desde el nivel del mar hasta 1500 m snm. Localmente forma rodales donde domina la vegetación. En elevaciones bajas crecen *Calotropis gigantea* y *C. procera* (Figura 5). De las Asteraceae crecen en la zona afectada *Conyza sumatrensis* var. *leiotheca*, *Cyanthillium cinereum*, *Eclipta prostrata* y *Emilia fosbergii*. Entre las gramíneas de origen africano, destacan por su abundancia *M. minutiflora*, *P. maxi-*

mum y *R. roseum*. Existe un elevado número de helechos exóticos en la zona afectada, como son *N. brownii*, *Pteris tripartita*, *P. vittata*, *M. torresiana* y *Thelypteris dentata*. También son representadas especies exóticas de las Casuarinaceae (*C. equisetifolia*), Solanaceae (*Nicotiana glauca*), Urticaceae (*Phenax sonneratii*), Cyperaceae (*Cyperus alternifolius* subsp. *flabelliformis*) y Zingiberaceae (*Hedychium coronarium*).



Figura 5: *Calotropis procera*, arbusto exótico con raíces profundas. Los Corales. 14-4-2001.

Trepadoras

En el transcurso de los años, llamó mucho la atención la abundancia de alfombras de trepadoras. Entre las más comunes cabe mencionar Fabaceae (*Dioclea* sp. en casi todo el rango altitudinal), Asteraceae (*Mikania banisteriae* en la zona de bosque nublados y *M. micrantha*), Convolvulaceae (*Merremia quinquefolia*), y Cucurbitaceae (*Luffa*, *Melothria*, *Rytidostylis*) en las zonas calientes.

Helechos

En el área afectada se encontró un alto número de especies de helechos, como son *Azolla caroliniana*, *Blechnum* sp., *Hypolepis parallelogramma*, *Elaphoglossum huacsaro*, *Sticherus bifidus*, *S. interjectus*, *Huperzia reflexa*, *Lycopodiella cernua*, *Nephrolepis brownii*, *Adiantum poiretii*, *Eriosours hirtus*, *Pityrogramma calomelanos*, *P. tartarea*, *P. trifoliata*, *Pteris longifolia*, *P. tripartita*, *P. vittata*, *Selaginella* sp., *M. torresiana*, *Thelypteris* (varias especies). La *Pityrogramma calomelanos* está bien representada, aunque está restringida a las zonas calientes (hasta los 400 msnm), creciendo en las zonas pedregosas. *P. trifoliata* se halla a lo largo de los ríos, desde casi el nivel del mar hasta 1.500 m, y *P. tartarea* es una especie de las zonas altas (1.400–1.800 m), creciendo en quebradas rocosas. Las Gleicheniaceae no han tenido tanta importancia en el Ávila como en la colonización de los derrumbes en los Andes de Ecuador (Ohl & Bussmann 2004). En el Ávila, *S. bifidus* fue encontrada entre 1.800 y 1.900 m en las zonas de desprendimiento de los derrumbes, a menudo comenzando la colonización desde los surcos dentro de los derrumbes.

Gramíneas

Las gramíneas más comunes en la zona afectada fueron *M. minutiflora*, *R. roseum* y *P. maximum*. La segunda domina las zonas calientes desde cerca del nivel del mar hasta 1.000 m, mientras que la primera domina las áreas por encima de 900 msnm, cica-

trizando rápidamente derrumbes superficiales, donde anteriormente creció esta especie. Otras especies con menor frecuencia fueron *C. inflata*, *Polypogon elongatus*, *Digitaria ciliaris*, *Echinochloa colona*, *Eragrostis ciliaris*, *Paspalum conjugatum*, *Setaria geniculata*, *Sorghum arundinaceum* (en elevaciones menores de 1.000 m), *Ichnanthus pallens*, *Isachne rigens* y *Schizachyrium condensatum* (en elevaciones mayores de 1.000 m). En la zona superior del bosque nublado, en sitios donde los derrumbes no fueron tan profundos, el bambú *Chusquea fendleri* logró cubrir las zonas afectadas en pocos años gracias a sus características rizomas, como se pudo observar en los rodales de *Ceroxylon* en la vertiente norte de La Silla y el derrumbe al lado norte del Pico El Ávila (cerca del Hotel Humboldt).



Figura 6: *Rubus niveus*. Galipán. 8-10-2006.

Reportes nuevos

En el marco de este trabajo se obtuvieron 80 reportes nuevos para el macizo del Ávila, lo cual demuestra que todavía hay mucho por hacer hasta que conozcamos la flora del Ávila con plenitud, a pesar de importantes esfuerzos anteriores (Pittier *et al.* 1945-1947, Steyermark & Huber 1978; Meier 1998). Cabe mencionar *A. caroliniana*, *Elaphoglossum huacsaro*, *Hypolepis paralellogramma*, *N. brownii*, *Sticherus interjectus* (todos helechos y aliados), *Stenandrium lyoni* (Acanthaceae), *C. cinereum*, *Y. japonica* (Asteraceae), *M. calabura* (Muntingiaceae), *R. niveus* (Rosaceae, Figura 6), *S. arundinaceum* (Poaceae) y *Typha domingensis* (Typhaceae).

Factor humano

En la vertiente norte, en el área donde ocurrió mayor destrucción, las altas precipitaciones fueron el factor determinante y disparador de los derrumbes (independiente de la geología, la vegetación o el uso de la tierra) (Salcedo 2000), pero en las regiones con menos impactos por las lluvias se ve claramente que las actividades antrópicas pueden agravar los efectos de las mismas. Esto puede ser observado especialmente en el modo en que se llevó a cabo el desarrollo vial en la zona (Figuras 7, 8). Durante la construcción de las carreteras las pendientes se desestabilizaron, por arriba, al ir eliminado material, y por debajo empujándolo. Los desagües se instalaron dejando mucha distancia entre sí (incrementando el volumen de agua en cada uno) y no se instalaron disipadores de la energía del agua, transformando cada desagüe en chorros de agua con alto potencial de erosión, licuando el material suelto e iniciando derrumbes. En la carretera Galipán-Caracas, en la vertiente sur, en muchas de las



Figura 7: Carretera Boca de Tigre-Macuto, vertiente norte, arriba de la Hacienda. La pendiente desestabilizada por la carretera causó el derrumbe. 29-1-2000. Aproximadamente seis semanas después la catástrofe.



Figura 8: Carretera Caracas-Galipán, vertiente sur: Los Asientos. Desagüe conduciendo el agua hacia el bosque sin estructuras de disipar la energía cinética del agua. Lecciones no aprendidas, 11-8-2002. 1.700-1.900 m.

curvas de la carretera hubo pequeños derrumbes causados por la falta de drenaje apropiado, que al unirse crearon derrumbes más grandes. Hasta las picas (como por ejemplo el sendero que sigue del Hotel Humboldt a Lagunazo) pueden ocasionar derrumbes al canalizar las aguas. Rellenos de material fino, en diferentes lugares, son muy susceptibles a derrumbes. En el Cerro El Ávila se derrumbaron los rellenos hechos durante la construcción del Hotel Humboldt y el teleférico en los años 50.

Conclusiones y recomendaciones

Es imperativo que la construcción y el mantenimiento de las carreteras, caminerías y otras infraestructuras en el Cerro El Ávila se realicen adecuadamente (Guevara Pérez & Cartaya di Lena s. f.).

En general, la recuperación de la cobertura vegetal de las áreas denudadas en el Ávila fue muy rápida, particularmente en el caso de los suelos que se han mantenido estables por varios años. Lo mismo es confirmado por otros estudios realizados en la región caribeña (Guariguata 1990; Walker *et al.* 1996). El proceso fue tal vez tan rápido que las personas olvidan estos fenómenos. A diez años de los derrumbes, la vegetación de la mayor parte de las zonas afectadas ha cicatrizado. Lo más rápido fue la sucesión en las zonas de acumulación, desarrollándose después de diez años bosques que alcanzan hasta 10 m de altura. Sólo en las zonas de desprendimiento y en áreas de erosión regresiva la vegetación es rala y apenas alcanzó 0,5 m de altura.

En la zona afectada existe una multitud de especies pioneras, adaptadas a diferentes patrones de perturbación. Algunas de las especies que aparecen primeramente en los derrumbes han sido recomendadas en la literatura con fines de recuperación, como por ejemplo *Oyedaea verbesinoides* (Delgado 1951; García & Ravago 1960), *Escallonia paniculata* subsp. *paniculata* (Delgado 1951) y *Morella pubescens* (Parra 2003). Por lo discutido anteriormente, no es necesario desarrollar un plan de reforestación para recuperar las zonas afectadas por los derrumbes. Además, la dificultad de acceso a la mayoría de las áreas afectadas del parque complicaría los esfuerzos de reforestación. El presupuesto



Figura 9: Recuerdo al sobreviviente de Carmen de Uria. 29-7-2000.



Figura 10: Monumento a las víctimas de los deslaves de diciembre de 1999. Macuto. 7-11-2009.

destinado a campañas de reforestación podría ser invertido más eficazmente en la prevención de incendios y en aumentar el número de guardaparques, campañas educativas y publicitarias para tener siempre presente estos eventos naturales y comenzar una tradición preventiva para afrontar catástrofes similares (Figura 9, 10). Las inundaciones de febrero de 2005 en los Andes y la cordillera de la Costa son otra motivación para implementar campañas formativas institucionales para el manejo de catástrofes naturales. También sería oportuno tomar medidas para impedir que las personas ocupen áreas de alto riesgo y reubicar a las que están viviendo en dichas áreas.

Una sucesión muy rápida significa cicatrización rápida de los derrumbes, pero esto no implica necesariamente una alta capacidad de fijar las pendientes. La mayoría de las especies tropicales tienen un sistema de raíces superficial. Una capa de vegetación puede atenuar las fuerzas de las lluvias e impedir canales de erosión, pero la vegetación no puede impedir los deslizamientos durante períodos de precipitación excepcionales como el de diciembre del 1999, pues la masa de suelo en movimiento está fuera del alcance de las raíces de las plantas, muchas veces hasta decenas de metros de profundidad en la interfaz regolita-roca madre.

El registro de períodos de precipitación excepcional similares al de 1999 demuestra que éstos son recurrentes. Las áreas afectadas en tiempos anteriores estaban mucho menos pobladas. El Litoral Central (La Guaira, Macuto, Naiguatá, Maiquetía) en 1816 tenía aproximadamente 4.000 habitantes, mientras que en 1999 tenía 308.000 habitantes (Altez 2005). Se establecieron muchas personas ajenas de la zona, que desconocen las señales de los peligros inminentes que vienen de las alturas de las montañas. La mejor arma para reducir la vulnerabilidad es crear conciencia de los riesgos con los que convive la sociedad (Altez 2005).

Es recomendable mantener las estaciones meteorológicas existentes y aumentar su número, especialmente en las zonas altas, donde se inician los procesos de deslizamiento de suelo (Andressen & Pulwarty 2001). Cabe mencionar que la única estación que produjo datos fue la del aeropuerto de Maiquetía, y que el resto de las estaciones habían sido desmanteladas o tenían mediciones discontinuas, como por ejemplo la estación meteorológica Fila de Ávila, localizada justamente al lado del sitio donde se originó un derrumbe.

La vegetación del Parque Nacional Waraira Repano (El Ávila) consiste de un intricado mosaico de diferentes tipos de vegetación (Meier 1998). Lo sucedido en Vargas demostró que procesos hidrometeorológicos naturales de gran magnitud y baja frecuencia suelen contribuir también a este patrón de la vegetación. Estos ecosistemas solamente se pueden entender cuando se conoce la frecuencia de fenómenos de perturbación profunda. Registros históricos sugieren que en el Ávila derrumbes a gran escala ocurren regularmente (Röhl 1949; Salcedo 2000; Altez 2005) y el tiempo de retorno es de aproximadamente 50 años. Hay indicios de que eventos climáticos prehistóricos tuvieron mayor envergadura que el deslave de 1999 (Salcedo 2000, Wiczorek *et al.* 2001; Larsen *et al.* 2001, 2002). Una gran catástrofe producto de un deslizamiento masivo de suelo antes de la del año 1999 ocurrió el 9 de septiembre de 1987 en El Limón, cerca de Maracay, con aproximadamente 200 muertos (Schuster *et al.* 2002). Los terremotos a gran escala son otro factor que afectan a la región. El terremoto de 1812, por ejemplo, causó enormes derrumbes y resultó en la desaparición de la cuarta parte de los habitantes de Caracas (Humboldt 1985).

El litoral es una zona de alto riesgo. La geología, la pendiente muy fuerte, posibles terremotos, y la meteorización muy profunda, hacen los suelos muy propensos a movimientos de masas (Zinck 1986).

La Asamblea General de las Naciones Unidas declaró la década del 90 como la «Década Internacional para la Reducción de Desastres Naturales» (DIRDN). En el marco de este decenio, esta misma asamblea declaró el segundo miércoles de cada octubre como el «Día Internacional para la reducción de desastres». Con esta declaración se busca promover una cultura mundial de reducción de desastres que incluye prevención, mitigación y preparación.

Quiero concluir esta contribución con las palabras de Alfred Zinck (1996): «La susceptibilidad a los movimientos en masa es una característica natural de ciertos suelos, derivada de sus propiedades intrínsecas. Fenómenos naturales como lluvias excepcionales pueden transformar el potencial y generar eventos catastróficos en situaciones donde se rebasa el umbral de equilibrio. Corregir la propensión natural es prácticamente imposible; hay que convivir con ella, manejando los suelos frágiles en formas apropiadas. Identificar las áreas y zonificar los riesgos por niveles de severidad son elementos esenciales de la planificación y el manejo ambiental».

Agradecimientos

Estoy profundamente agradecido a los amigos y colegas que me acompañaron al campo, especialmente a B. Manara, A. Dorante, G. Forbes, J. R. Grande, J. L. Hernández-Bretón. Sin el apoyo de los especialistas un trabajo de este tipo sería im-

posible, gracias especialmente a J. R. Grande (por la identificación de varias familias, especialmente Malvaceae, Convolvulaceae), A. R. Smith (UC, helechos), I. Fedón (VEN, Cyperaceae), H. Robinson (US), J. Pruski (MO) (Asteraceae), G. Orsini (MYF, Lamiaceae), C. Taylor (MO, Rubiaceae), B. Trujillo (MY), M. Nee (NY) (Cucurbitaceae) y a G. Matzke-Hajek (*Rubus*). A Cristabel Durán y Glen Forbes por revisar el manuscrito. Y a Glen Forbes por el excelente mapa del área.

Bibliografía

- Altez R (2005) Historia sin memoria: la cotidiana recurrencia de eventos desastrosos en el estado Vargas-Venezuela. *Revista Geográfica Venezolana No. Especial*: 313-342.
- Andressen R & R Pulwarty (2001) Análisis de las lluvias excepcionales causantes de la tragedia del estado Vargas, Venezuela, en diciembre de 1999. IV Simposio Internacional de desarrollo sustentable en los Andes. Pp. 3:148-167, en Memorias Taller: *Cambios climáticos, recursos hídricos, geo-riesgos y desastres naturales*. http://www.cecalc.ula.ve/redbc/documentos_de_interes/Vargas99.pdf. Consultado el 28-9-2012.
- Delgado E (1951) Notas, observaciones y experiencias sobre la reforestación del Ávila. Ministerio de Agricultura y Cría, Dirección Forestal. *Serie Forestal* No. 34. 8 pp.
- Dalling JW (1994) Vegetation colonization of landslides in the Blue Moutains, Jamaica. *Biotropica* 26:392-399.
- García JR & CM Ravago (1960) *La tara amarilla* (*Oyedaea verbesinoides* H. B. K.) *como pionera en la reforestación*. Ministerio de Agricultura y Cría, Dirección de Recursos Naturales Renovables. 6 pp.
- García-Martínez R (Ed.) (2000) Simposio Internacional: Los aludes torrenciales de diciembre 1999, Vargas, Venezuela. Facultad de Ingeniería, Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Grases JP, Amundaray JI, Malaver A, Feliciani P, Franceschi L & JC Rodríguez (2000) *Efectos de las lluvias caídas en Venezuela en diciembre de 1999*. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo (PNUD) y Corporación Andina de Fomento (CAF). 224 p. http://www.crid.or.cr/cd/CD_Agua/pdf/spa/doc12403/doc12403.htm. Consultado el 28-9-2012.
- Guariguata MR (1990) Landslide disturbance and forest regeneration in the upper Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Journal of Ecology* 78:814-832.
- Guevara Pérez E & H Cartaya di Lena (s.f.) Origen y consecuencias ambientales de la catástrofe de diciembre 1999 en el litoral central de Venezuela. <http://servicio.bc.uc.edu.ve/ingenieria/revista/a6n2/6-2-1.pdf>. Consultado el 28-9-2012.
- Hokche O, Berry PE & O Huber (2008) *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas. 859 pp.
- Howorth R & CA Pendry (2006) Post-cultivation secondary succession in a Venezuelan lower montane rain forest. *Biodiversity and Conservation* 15(2):693-715.
- Humboldt A von. Edición (1985) *Viaje a las regiones equinociales del Nuevo Continente en los años de 1799 a 1804*. Monte Ávila Editores. Caracas, Venezuela. 5 T.
- Larsen, MC, Wieczorek GF, Eaton LS & H Torres-Sierra (2001) The rainfall-triggered landslide and flash flood disaster in northern Venezuela, December 1999. Proceedings of the 7th Federal Interagency Sedimentation Conference, Reno, Nevada, March 25-29. http://www.usgs.gov/climate_landuse/contacts/presents/Larsen-et-al-FISC-2001.pdf. Consultado el 28-9-2012.

- Larsen MC, Wieczorek GF, Eaton LS, Morgan BA & H Torres-Sierra (2002) Peligros naturales en los abanicos aluviales: el desastre ocasionado por flujos detríticos e inundaciones repentinas en Venezuela USGS (U. S. Geological Survey) Fact Sheet FS103-01s, versión en español. http://pubs.usgs.gov/fs/fs-0103-01/fs_103_01-508-SP.pdf. Consultado el 28-9-2012.
- Lozano P, Bussmann RW & M Küppers (2007) A checklist of pioneer plant regeneration on natural and anthropogenic landslides on the eastern side of Podocarpus National Park-Southern Ecuador. *Redesma* 1(2), VII Información Ambiental, 15 p. <http://revistavirtual.redesma.org/vol2/pdf/ambiental/checklist.pdf>. Consultado el 28-9-2012.
- Meier W (1998) Flora und Vegetation des Avila-Nationalparks unter besonderer Berücksichtigung der Nebelwaldstufe. *Dissertationes Botanicae* 296. La traducción «Flora y vegetación del Parque Nacional El Ávila (Venezuela, cordillera de la Costa) con especial énfasis en los bosques nublados» publicada 2004: <http://freidok.uni-freiburg.de/volltexte/1455/>
- Meier W (2006) Contribución al conocimiento de las especies invasoras *Persicaria capitata* (Buch.-Ham. ex D. Don) H. Gross y *P. nepalensis* (Meisn.) H. Gross en Venezuela, especialmente en el Parque Nacional El Ávila, cordillera de la Costa. *Acta Botanica Venezuelica* 29(1):1-16.
- Muguerza Armada A (2001) *Aguas arriba del flujo torrencial. Un análisis geotécnico-meteorológico de la tragedia de Vargas*. Caracas. Fundación Polar. 71 pp. <http://spancold.es/Archivos/DHM-AMA-AguasArribaEsp.pdf>. Consultado el 28-9-2012.
- Ohl C & R Bussmann (2004) Recolonisation of natural landslides in tropical mountain forests of Southern Ecuador. *Feddes Rep. Speciarum Novarum Regni Vegetabilis* 115(3-4):248-264.
- Parra-O C (2003) Revisión taxonómica de la familia Myricaceae en Colombia. *Caldasia* 25 (1):23-64.
- Pittier H, Lasser T, Schnee L, Luces de Febres Z & V Badillo (1945-47) *Catálogo de la flora de venezolana*. 2 vols. Tercera Conferencia Interamericana de Agricultura, Comité Organizador. Caracas. 423 + 577 pp.
- Röhl E (1949) Los diluvios en las montañas de la cordillera de la costa. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas Matemáticas y Naturales*. Año 15, T. 12, Vol. 38:34-59.
- Salcedo DA (2000) Los flujos torrenciales catastróficos de diciembre de 1999, en el estado Vargas y en Caracas: Características y lecciones aprendidas. *Memorias XVI Seminario Venezolano de Geotécnica*. Caracas. Pp. 128-175.
- Schuster RL, Salcedo DA & L Valenzuela (2002) Catastrophic landslides of South America. *Reviews in Engineering Geology, Geologic Society of America* 15:1-34.
- Steyermark JA & O Huber (1978) *Flora del Ávila*. INCAFO. Madrid. 970 pp.
- Urbani F, Rodríguez JA, Barboza L, Rodríguez S, Cano VH, Melo L, Castillo A, Suárez JC, Vivas V & H Fournier (2000) *Geología del estado Vargas, Venezuela. Los aludes torrenciales de diciembre 1999 en Venezuela*. Seminario Internacional, 27-11-/1-12-2000. Caracas.
- Walker BL (2000) *Landslide project species list*. Last updated 31 may 2000. <http://luq.lternet.edu/data/lterdb15/metadata/LandslideProjectSpeciesList.htm>. Consultado el 28-6-2010.
- Walker LR, Zarin DJ, Fetcher N, Myster RW & AH Johnson (1996) Ecosystem development and plant succession on landslides in the Caribbean. *Biotropica* 28(4a):566-576.
- Wieczorek GF, Larsen MC, Eaton LS, Morgan BA & JL Blair (2001) Debris flow and flooding hazards associated with the December 1999 storm in coastal Venezuela and strai-

tegies for mitigation. <http://geology.cr.usgs.gov/pub/open-file-reports/ofr-01-0144/>
Consultado el 28-9-2012.

Zinck A (1986) Propiedades y estabilidad mecánica de los suelos en ambiente de selva nublada. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional Henri Pittier*. Editorial Arte. Caracas. Pp. 91-105.

Zinck A (1996) Susceptibilidad de los suelos a la remoción en masa, con referencia especial a las montañas tropicales húmedas. En: Aguilar Ruíz J, Martínez Raya A & A Roca Roca (Eds.) *Evaluación y manejo de suelos*. Junta de Andalucía, Sociedad Española de la Ciencia del Suelo, Universidad de Granada. Granada. Pp. 25-48.

Cambios en la sabana de la Estación Biológica de los Llanos «Francisco Tamayo», Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Calabozo, Venezuela

Mario R. Fariñas

Postgrado en Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de Los Andes (ULA), Mérida, Venezuela.

Resumen

La vegetación tropical fue una pasión para Volkmar Vareschi, y la sabana llanera no fue la excepción. En 1960, la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales funda la Estación Biológica de los Llanos «Francisco Tamayo», bajo la idea de que la sabana es producto de la tala y las quemadas recurrentes, y que su protección regeneraría el bosque primitivo. Vareschi contribuye analizando «la quema como factor ecológico» y dirigiendo tesis sobre la vegetación y el fuego. En 1962 Blydenstein establece una parcela permanente, que retomamos en 1969, 1977, 1983, 1986, 1991, 2000 y 2008; (desde 1969 hasta 1986 junto con J.J. San José). En el 2001 estudiamos el estrato herbáceo de la Estación junto con H. Moreno, y su cobertura arbórea con J. F. Silva y A. Zambrano. Bajo protección, la sabana de *Trachypogon* cambió a una de *Axonopus*, y luego a una de *Hyparrhenia*, por invasión de esta gramínea africana. En 1991 un gran incendio interrumpió el experimento, y en 2001 reencontramos la sabana de *Trachypogon* coexistiendo con la de *Hyparrhenia*. En la parcela el número de tallos/ha pasó de 93 en 1962 a 3.192 en 1986, y cayó a 1.563 en 2009. La cobertura arbórea aumentó dentro de la Estación, pero también lo hizo afuera sin protección. La parcela protegida nunca evolucionó hacia un bosque deciduo como se esperaba, pero tampoco retrocedió a la sabana rala de 1960.

Introducción

Volkmar Vareschi era un apasionado de la vegetación tropical, y su llegada a Venezuela lo puso en contacto con ese mundo maravilloso, como lo atestiguan la amplitud y la diversidad de su obra, y media vida consagrada al país al que llamaba mi segunda patria. En sus primeros estudios de vegetación en Venezuela (Lasser & Vareschi 1957, 1959), Vareschi introdujo el estudio científico de la ecología vegetal, siguiendo la escuela fitosociológica de Braun-Blanquet.

Vareschi era partidario de la idea generalizada de que la sabana era el resultado de la tala y de las quemadas recurrentes. Con el apoyo de Vareschi, y basándose en esta idea, la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales (SVCN) fundó en 1960 la Estación Biológica de los Llanos (EBLI) con la intención de proteger un área de sabana. La idea era eliminar el fuego para permitir la reinstalación del bosque deciduo primitivo y estimular la investigación en ese ecosistema. En la publicación fundacional de la Estación escribe Vareschi: «[...] debe anotarse que la cantidad de lluvias en Calabozo es suficiente para

garantizar el desarrollo de una selva», y escribe también: «El terreno de la Estación constituye como un punto cero para el desarrollo del futuro: un buen ejemplo, un caso modelo, para una gran parte de las sabanas irracionalmente explotadas» (Vareschi 1960a). El mismo año, publica estudios sobre el viento y la transpiración de árboles llaneros en la época de sequía (Vareschi 1960bc), iniciando también los estudios ecofisiológicos en Venezuela. En 1962 publica el trabajo clave sobre la quema como factor ecológico en la sabana, en el que mide la temperatura de ignición de las gramíneas dominantes y la temperatura de cigarrillos encendidos, concluyendo que es imposible encender un fuego de sabana con una colilla. En ese mismo trabajo mide la temperatura y la velocidad de las llamas en una sabana, y muestra que por encima de la cresta de la llama la temperatura se acerca a los 700 °C, pero que apenas 10 segundos después de pasadas las llamas, la temperatura en la superficie del suelo no es mayor de 90 °C, y que la temperatura dentro del suelo prácticamente no pasa de 35 °C (Vareschi 1962).

En 1961 Blydenstein, en un trabajo descriptivo de la vegetación de la Estación, señala la existencia de dos comunidades de sabana. Una en la parte sur, dominada por *Trachypogon vestitus* Anderson, y otra en la parte norte dominada por *T. plumosus* (Willd.) Nees (el nombre válido actual de ambas especies es *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze. Se mantienen en el texto los nombres antiguos por consideración de su uso común en la literatura ecológica sobre sabanas de Venezuela). En 1962, el mismo autor establece una parcela permanente de 3 ha usando la cuadrícula establecida en la Estación. En esta parcela, que sirve de base al presente estudio, Blydenstein censó el estrato arbóreo y muestreó el estrato herbáceo. Este censo registró 4 especies de árboles: *Curatella americana* L., *Bowdichia virgilioides* Kunth, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth y *Cassia moschata* Kunth, los tres primeros llamados por Aristeguieta «los campeones de la sabana», por crecer solitarios en medio del pastizal. Blydenstein determinó que el estrato herbáceo estaba dominado por *Trachypogon plumosus* (= *T. spicatus*), seguido por *Axonopus canescens* (Trin.) Pilger (Blydenstein 1963).

En 1965 J. Velásquez publica su tesis, dirigida por Vareschi, sobre la fitosociología del estrato herbáceo de la parte norte de la Estación. Detectó Velásquez dos asociaciones vegetales: una dominada por *T. plumosus* con abundancia de *Bulbostylis* spp., y asentada en lugares de suelo superficial, donde aflora una coraza laterítica o hay abundancia de cantos rodados: la «Sabana de Arrecife»; y la otra dominada por *T. plumosus* pero con pocos individuos de *Bulbostylis* spp., asentada en lugares de suelo profundo: la «Sabana Normal» (Velásquez 1965).

En 1965 Eden estudió el estrato herbáceo, encontrando que *T. plumosus* seguía siendo dominante, pero había disminuido su importancia numérica (Eden 1967). En 1966 se publica la flórmula de la Estación y sus alrededores (Aristeguieta 1966), documento básico para los estudios ecológicos en la Estación, y al año siguiente González (1967) publica su tesis, dirigida por Vareschi, donde muestra el efecto deletéreo del fuego sobre la germinación de diversas especies leñosas de la sabana. Posteriormente, Monasterio & Sarmiento (1968) publican un estudio muy detallado del estrato herbáceo de la sabana de la Estación, usando el Análisis de Asociación de Williams & Lambert (1959), con el que introducen al país la ecología computacional. Estos autores indican la existencia de una comunidad dominada por *T. plumosus* en el norte de la Estación y una dominada por *T. vestitus* en el sur, en los lugares más húmedos. Proponen, además, la presencia de cuatro niveles geomorfológicos basándose en la profundidad de una coraza laterítica que, según Santamaría & Bonazzi (1963), esta-

ría presente bajo toda la extensión de la Estación, y concluyen que la geomorfología sería el factor estructurante más importante para la vegetación (Monasterio & Sarmiento 1968). En 1969 San José & Fariñas (1971) analizaron la parcela permanente y encontraron que seguía estando dominada por *T. plumosus*, pero que esta especie había disminuido su importancia numérica. La parcela de Blydenstein siguió siendo analizada con los años: 1977, 1982, 1986 y 1991. En 1977 se detectó que *A. canescens* pasó a ser la especie dominante del estrato herbáceo de la parcela protegida (Fariñas & San José 1978). Sánchez (1987) estudió el estrato herbáceo de la Estación usando métodos de ordenamiento y clasificación. Este autor detectó cuatro tipos de comunidades de sabana, tres dominadas por *A. canescens*, y una dominada por *Hyparrhenia rufa* (Nees) Stapf, y concluyó que la estructura de la comunidad herbácea dejó de estar determinada por factores físicos, como el fuego y el suelo, y que pasó a estar determinada por factores bióticos, como la competencia.

Al final del año 1991 un fuerte incendio penetró a la Estación quemándola completamente, interrumpiendo así 30 años de protección; y después de ese incidente, por diversas razones, la protección se hizo menos eficiente. Moreno (2001) analizó el estrato herbáceo de la Estación y detectó la reaparición de sabanas dominadas por *T. plumosus*, la ausencia de las sabanas dominadas por *A. canescens* y que ya no existen solamente las dos comunidades de sabana señaladas en los años 60: una dominada por *T. plumosus* y otra por *T. vestitus* (Blydenstein 1961, Monasterio & Sarmiento 1968), sino que una tercera comunidad dominada por *H. rufa* forma parte importante del estrato herbáceo de la sabana de la Estación. Silva *et al.* (2001), comparando fotos aéreas, encontraron un aumento de la cobertura arbórea dentro de los terrenos de la Estación, pero observaron que dicho aumento había ocurrido también fuera de ella, en sitios expuestos al fuego; y Thielen (2003), con la misma técnica, encontró también un aumento de la cobertura arbórea en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito, aumento que atribuyó a una redistribución interanual de las precipitaciones, que habría mejorado las condiciones en la entrada de lluvias y en la estación húmeda.

En el presente trabajo nos proponemos analizar la evolución de la vegetación de la parcela protegida en la EBLI, usando datos publicados y propios, y discutirlos a la luz de los cambios climáticos.

El área de estudio

La EBLI-SVCN se encuentra situada a unos 10 km al sur de la ciudad de Calabozo, estado Guárico, en la carretera que conduce a Cazorla (8°51'28"N y 67°23'04"O). Posee una extensión de 265 ha y está enclavada en la sabana de «*Trachypogon* del Alto Llano» (Blydenstein 1962). El clima es estacional de sabana tropical, con una temperatura media anual de 28 °C y una precipitación media anual de 1.300 mm (Vareschi & Huber 1971). Los suelos de la Estación son ácidos, oligotróficos, profundamente lixiviados y con una alta proporción de óxidos de hierro y aluminio. Son predominantemente oxisoles, ultisoles y entisoles (Santamaría & Bonazzi 1963; López *et al.* 1971; San José & García-Miragaya 1979). Los suelos están constituidos por sedimentos fluviales de diferente granulometría, que en algunos casos pueden estar cementados por óxidos férricos y formar una coraza laterítica (Monasterio & Sarmiento 1968; López *et al.* 1971).

Métodos

El estrato herbáceo fue muestreado mediante el método de los cuatro cuadrantes centrados (Cottam & Curtis 1956), modificado por Blydenstein (1963) para vegetación herbácea. Éste consiste en fijar un punto que constituye el centro de un círculo imaginario, que se divide en sus cuatro cuadrantes, y en cada cuadrante se selecciona la planta más cercana al punto, se anota su especie, la distancia al punto y su diámetro basal, para construir un índice sintético: el Índice de Valor de Importancia (IVI). Blydenstein siguió el método de cálculo original, y estimó el IVI de las especies más abundantes; sin embargo, la frecuencia relativa como se estima con ese método no coincide con la definición estadística de frecuencia, por lo que utilizamos el número de apariciones de una especie dividido entre el número total de plantas muestreadas, como una frecuencia relativa de aparición (San José & Fariñas 1971), lo que en el método original se denomina Densidad Relativa. Dispusimos 67 puntos al azar tomando coordenadas cartesianas generadas aleatoriamente, siguiendo una caminata con pasos como unidad de distancia. El número de puntos se mantuvo en 67 como en el trabajo original, ya que el número de especies obtenido depende del tamaño de la muestra. Se realizaron muestras del estrato herbáceo en 1962 (Blydenstein 1963); 1969 (San José & Fariñas 1971); 1977, 1983, 1986 (Fariñas & San José 1987, San José & Fariñas 1991); 1991, 1998, 2000, 2004 y 2009.

Para el estrato arbóreo se realizó el censo de la parcela permanente en 1962 (Blydenstein 1963); 1969 (San José & Fariñas 1971); 1977 (San José & Fariñas 1983); 1982, 1986 (Fariñas & San José 1987, San José & Fariñas 1991), y 2008. Como en muchos casos, no fue posible discernir si los tallos censados correspondían a un crecimiento clonal o eran verdaderos individuos independientes, se enumeraron y denominaron tallos de especies arbóreas. Los censos del estrato arbóreo arrojaron las densidades de tallos de las especies y la estructura comunitaria en la parcela protegida.

La idea con la Estación era protegerla del fuego para que se convirtiera en un bosque, la «Selva Alisia» de Vareschi. Pero dada la interrupción de la protección, la única manera de estudiar su conversión a bosque es comparar los censos de los distintos años de la parcela permanente con un bosque. Por consiguiente, utilizamos el bosque más grande existente dentro de la Estación, denominado «Mata del Aceite», como punto de comparación. En 1970 San José y Fariñas censaron los árboles de 190 ha de la Estación, en unidades muestrales cuadradas (UM) de una hectárea de superficie, usando la cuadrícula que existía en la Estación en ese momento. La «Mata del Aceite», de aproximadamente 1,3 ha, ocupó completamente la hectárea 158 y parte de la 159 (San José *et al.* 1978). Un Análisis de Componentes Principales (ACP) de las 190 parcelas, permitió apreciar la variación en composición florística del estrato arbóreo de las parcelas de la Estación. La comparación de la composición florística de los censos de cada año con la hectárea de bosque permitiría apreciar la hipotética evolución «florística» de la parcela permanente hacia el bosque; de tal forma, que si la parcela permanente se convirtiera en un bosque, los censos sucesivos describirían una trayectoria, en el plano de ordenamiento, que la aproximarían a la parcela de bosque (N° 158). Por otra parte, el censo de Blydenstein (1963) fue publicado para las tres hectáreas en conjunto, por lo que debimos expresarlo en relación a 1 ha, dividiendo el resultado entre tres. Lo mismo hicimos con los censos de los años siguientes. Esta operación fue necesaria para crear una hectárea promedio sintética comparable con las unidades muestrales tomadas en 1970 (San José *et al.* 1978), ya que una unidad muestral de 3 hectáreas arrojaría resultados tres veces mayores que no serían comparables. Las hectáreas sintéticas de los años sucesivos fueron proyectadas dentro del plano de ordenamiento como individuos suplementarios.

Tabla 1
Frecuencia relativa de *Trachypogon plumosus*, *Axonopus canescens* e *Hyparrhenia rufa*, y número de especies muestreadas en la parcela protegida desde 1961

Especie	1962	1969	1977	1983	1986	1991	1998	2000	2004	2009
<i>Trachypogon plumosus</i>	0,57	0,49	0,24	0,14	0,22	0,26	0,30	0,30	0,30	0,34
<i>Axonopus canescens</i>	0,16	0,25	0,44	0,33	0,38	0,29	0,25	0,21	0,10	0,07
<i>Hyparrhenia rufa</i>	0,00	0,00	0,07	0,24	0,30	0,40	0,36	0,42	0,48	0,46
Núm. Esp.	11	22	18	18	12	12	16	8	12	14

Resultados

El estrato herbáceo

Los análisis de la vegetación de la Estación, que Vareschi llamó «Chaparral Llano-ro» (Vareschi 1962), se iniciaron con el estudio descriptivo de Blydenstein, pero los primeros resultados cuantitativos se obtuvieron en la parcela permanente situada en el sector norte de la Estación. Blydenstein (1963) encontró 11 especies en un estrato herbáceo dominado por *T. plumosus*, con *A. canescens* como segunda especie más importante. Velásquez (1965), en el norte de la Estación, detectó dos asociaciones vegetales, *sensu* Braun-Blanquet, también dominadas por *T. plumosus*, con 33 especies herbáceas en un área mínima de 100 m²: el *Trachypogonetum arenosum* y el *Trachypogonetum bulbostylosum* (Velásquez, 1965). Monasterio & Sarmiento (1968), en su análisis de toda la Estación, confirmaron la existencia de las dos comunidades dominadas por las dos especies de *Trachypogon*, así como las sabanas normal y de arrecife. En 1969, en un análisis de la parcela permanente, San José & Fariñas (1971) encontraron 22 especies herbáceas con las mismas dominantes, pero 5 especies herbáceas listadas en 1962 no estuvieron presentes en la nueva muestra. La Tabla 1 presenta la frecuencia relativa de *T. plumosus*, *A. canescens* e *H. rufa*, las especies más importantes del estrato herbáceo, así como el número de especies herbáceas encontradas en las muestras de las diferentes fechas. La Figura 1 muestra las variaciones de la frecuencia relativa de las especies más importantes en la parcela protegida durante el período de estudio. En 1962 *T. plumosus* es la especie dominante, y va perdiendo importancia numérica hasta 1983, cuando se revierte esa tendencia; *A. canescens* pasa de una frecuencia relativa baja a ser la es-

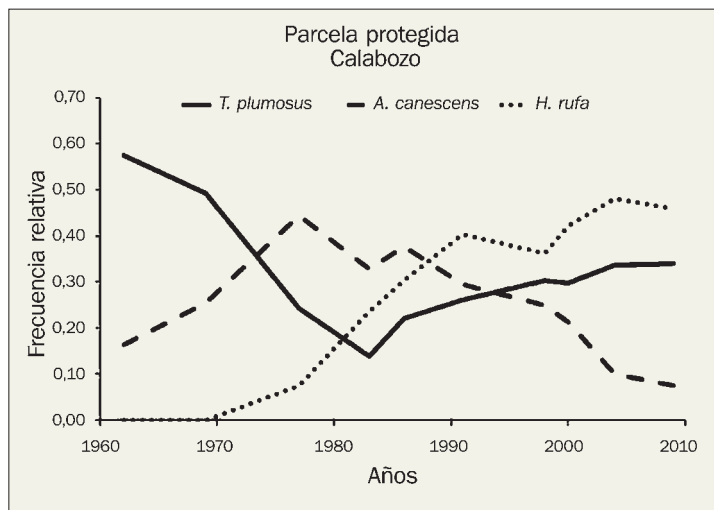


Figura 1. Cambios en las frecuencias relativas de aparición de *Trachypogon plumosus*, *Axonopus canescens* e *Hyparrhenia rufa*, las especies más importantes de la parcela de sabana protegida en 1961. Se observa el cambio de dominancia del estrato herbáceo.

Tabla 2

Lista de especies arbóreas, con sus densidades correspondientes, número total de tallos y número de especies en la parcela protegida desde 1961.

(Identificaciones actualizadas mediante la *Flora vascular de los Llanos de Venezuela*

(Duno de Stefano R, Aymard G & O Huber (Eds.) 2007)

Especie	1962	1969	1977	1983	1986	2008
<i>Curatella americana</i> L.	95	172	414	1.869	2.648	1.663
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	125	145	323	540	550	261
<i>Bowdichia virgiliooides</i> Kunth	58	60	73	136	139	257
<i>Cassia moschata</i> Kunth	3	4	5	14	16	10
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng	0	41	311	1.610	1.777	387
<i>Godmania aesculifolia</i> (Kunth) Standl.	0	4	30	786	902	144
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0	4	24	30	35	71
<i>Platymiscium pinnatum</i> (Jacq.) Dugand	0	2	5	10	16	1
<i>Genipa americana</i> L. var. <i>caruto</i> (Kunth) K. Schum.	0	16	21	86	90	41
<i>Guettarda divaricata</i> (R. & S.) Standl.	0	2	69	126	275	24
<i>Cordia sagotii</i> I.M. Johnston	0	7	223	966	962	45
<i>Conarus venezuelanus</i> Baill.	0	0	2	8	46	1
<i>Copaifera officinalis</i> (Jacq.) L.	0	0	3	27	45	0
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	0	0	3	127	221	5
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	0	0	83	487	544	1
<i>Bactris guineensis</i> (L.) H.E. Moore	0	0	2	2	2	1
<i>Allophylus racemosus</i> Sw.	0	0	0	922	935	10
<i>Tabebuia ochracea</i> subsp. <i>heterotricha</i> (A.DC.) A. H. Gentry	0	0	0	1	1	0
<i>Jacaranda obtusifolia</i> Bonpl.	0	0	0	42	55	9
<i>Vochysia venezuelana</i> Stafleu	0	0	0	10	10	1
<i>Pterocarpus acapulcensis</i> Rose	0	0	0	41	44	1
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	0	0	0	9	9	2
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	0	0	0	1	22	0
<i>Xylosma benthamii</i> (Tul.) Tr. & Planch.	0	0	0	9	9	0
<i>Vitex schomburgkiana</i> Schauer	0	0	0	0	0	1
<i>Bauhinia unguolata</i> L.	0	0	0	0	0	1
Número de tallos	281	457	1.591	7.859	9.353	2.937
Número de especies	4	11	16	24	24	22

pecie dominante en 1977, luego comienza a perder importancia hasta la última muestra; *H. rufa* aparece en la parcela en 1977, se hace dominante en 1991 y no ha dejado de aumentar su frecuencia.

En 1987 Sánchez había encontrado 3 comunidades dominadas por *A. canescens* y 1 dominada por *H. rufa*, mientras que Moreno (2001) encontró 6 tipos de comunidades en el estrato herbáceo: 4 dominadas por especies de *Trachypogon* y 2 dominadas por *H. rufa*. En efecto, en la rama correspondiente a las comunidades de *Trachypogon* spp., esta autora encontró una comunidad de sabana de *T. plumosus* y *A. canescens*, la sabana normal de Velásquez (1965); una comunidad de sabana dominada por *T. plumosus*, pero con abundancia de *Bulbostylis* spp., la sabana de arrecife de Velásquez, una comunidad de sabana dominada por *T. plumosus*, pero con *A. canescens* y *H. rufa* en igual proporción. Estas son localidades transicionales que van camino a convertirse en sabanas dominadas por *H. rufa*. Finalmente, una comunidad dominada por *T. vestitus* y *A. canescens*, pero con la presencia de *H. rufa*, se encontró localizada al sur de la Estación. En la rama correspondiente a las sabanas dominadas por *H. rufa*, Moreno (2001) encuentra dos comunidades, una situada al

norte de la Estación con *H. rufa* y *T. plumosus*, y otra al sur con *H. rufa* y *T. vestitus*.

El estrato arbóreo

El número de tallos de especies arbóreas presentes en la parcela permanente en 1962, cuando se quemaba anualmente, era de 281 distribuidos entre 4 especies (Blydenstein 1963), y 24 años después de iniciada la protección, en 1986, se alcanzó un máximo de 9.353 tallos repartidos entre 24 especies (San José & Fariñas 1991). En 2008, 17 años después del gran incendio y una protección menos estricta, el censo arrojó un número de tallos de 2.937, 110 árboles muertos en pie y el número de especies reducido a 22. La Tabla 2 presenta la lista de especies arbóreas y su densidad en las diferentes fechas, y la Figura 2 presenta la variación del número total de tallos de especies arbóreas.

El Análisis de Componentes Principales (ACP) de las 190 hectáreas (Figura 3) mostró, a lo largo del primer eje, un gradiente de densidad arbórea, la transición desde UM (unidades muestrales) tomadas en hectáreas con pocos árboles hasta UM tomadas en parcelas con muchos árboles. A lo largo del segundo eje, el análisis mostró un cambio entre UM con árboles de bosque y las UM con árboles que crecen principalmente aislados en medio de la sabana. La correlación de las variables, en este caso la densidad de las especies arbóreas, con los ejes de ordenamiento, muestra el aumento de la densidad de tallos de todas las especies en el sentido derecha-izquierda, un efecto de cantidad. El segundo eje separa las especies de árboles de sabana de las especies de árboles de bosque, un efecto de calidad. Las hectáreas promedio, correspondientes a los censos de 1962, 1969, 1977, 1983 y 1986, proyectadas como individuos suplementarios en el plano de ordenamiento, siguen una tra-

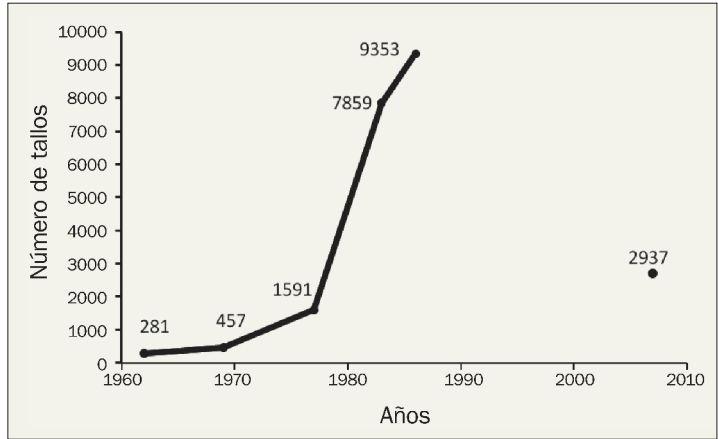


Figura 2. Crecimiento del número de tallos arbóreas en la parcela permanente establecida por Blydenstein. En los primeros 25 años el crecimiento fue evidentemente exponencial.

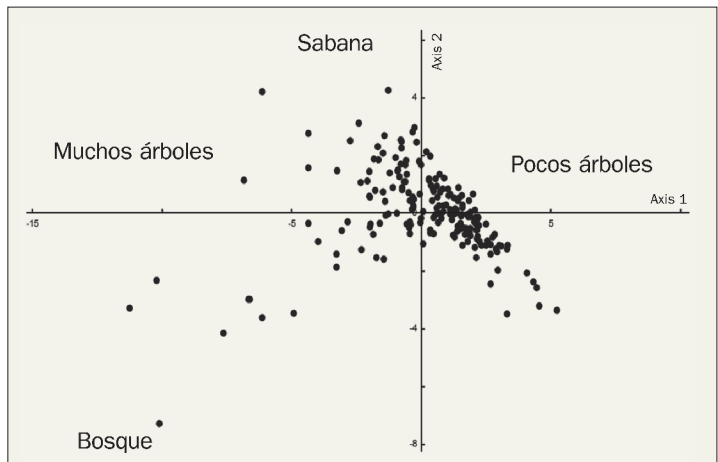


Figura 3. Análisis de Componentes Principales (ACP) de la composición del estrato arbóreo de 190 ha de la Estación Biológica de los Llanos. El primer eje señala un gradiente de densidad arbórea y el segundo eje indica el cambio de parcelas de sabana hacia parcelas de bosque.

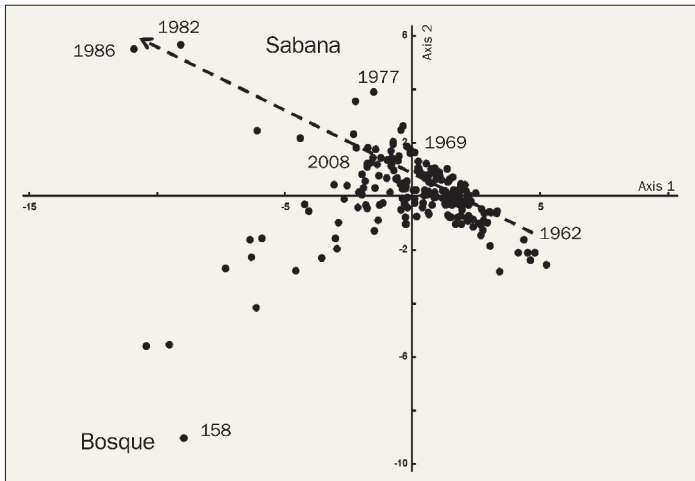


Figura N° 4. Proyección de los censos de 1962, 1969, 1977, 1983, 1986 y 2008, de la parcela protegida en el primer plano de ordenamiento del ACP. Los censos de años sucesivos siguen una trayectoria ascendente, indicando el aumento del número de tallos, pero alejándose de la parcela de bosque.

yectoria ascendente de derecha a izquierda, que indica el aumento en el número de árboles en el tiempo, pero en dirección divergente a la parcela de bosque deciduo, UM N° 158, indicando que su composición no está cambiando en esa dirección, por lo menos en los años de observación. La UM promedio, correspondiente al censo de 2008, 17 años después del gran incendio, retrocedió a la altura del censo de 1977 y se colocó un poco por debajo de aquel, pero siempre en la zona de sabana (Figura 4).

Discusión

La exclusión del fuego de la Estación produjo cambios importantes, pero la exclusión simultánea del pastoreo por el ganado pudiera enmascarar algunos resultados, dado que el ganado afecta el proceso de forestación de sabanas (Archer 1994). Los cambios observados en la parcela protegida no fueron solamente cuantitativos, ya que algunas especies desaparecieron o se volvieron raras al eliminarse el fuego, y otras fueron apareciendo en ambos estratos. El número inicial de especies herbáceas se duplicó en los primeros 8 años, y el de especies arbóreas casi se triplicó, sugiriendo que la protección fue realmente efectiva. Treinta años después, y todavía bajo protección, el número de especies herbáceas había caído prácticamente a la mitad, y después del gran incendio, ese número aumentó y se mantuvo oscilando en torno a 12 durante los próximos 18 años. Un rasgo muy importante de este proceso fue el cambio de dominancia del estrato herbáceo. En efecto, al principio (1962-1969), la sabana era dominada por *T. plumosus*, pero luego en ausencia de fuego (1977-1986) ocurre la inversión de dominancia del estrato al pasar *A. canescens* a ser la especie más importante numéricamente. A partir de 1991, *H. rufa*, que apareció dentro de la parcela en 1977, pasa a ser la especie dominante.

Igualmente, en el primer censo de árboles (1962) se encontraron solamente 4 especies, y 21 años después se había alcanzado un máximo de 24 especies que se mantuvo hasta 1986. En 2008, 22 años después del gran incendio, censamos 22 especies. Por otro lado, el número inicial de tallos fue de 281, y en 1986, después de haber crecido exponencialmente por 25 años, ese número se había multiplicado por 33. Veintidós años después del gran incendio el número de tallos de árboles se había reducido a un tercio. Indudablemente, el fuego había comenzado a actuar nuevamente destruyendo árboles adultos y rebrotes.

Los años de protección permitieron la invasión del estrato herbáceo por parte de los árboles, en especial de los dispersados por el viento, como *Cochlospermum viti-*

folium (Willd.) Spreng. y *Godmania macrocarpa* (Benth.) Hemsl. (nombre actualizado *G. aesculifolia* (Kunth) Standl). Además, árboles de bosque como *Cassia moschata* Kunth, *Connarus venezuelanus* Baill. y *Vochysia venezuelana* Stafleu, crecieron aislados en medio del estrato herbáceo. Indudablemente, la ausencia de fuego permitió que especies sensibles crecieran en medio del estrato herbáceo. Así por ejemplo, en el censo de 1962, cuando se quemaba anualmente, *C. vitifolium* y *G. aesculifolia* estaban ausentes de la parcela permanente (Blydenstein 1963), pero en el siguiente censo ya estaban presentes en medio del estrato herbáceo y dentro de grupos de árboles denominados localmente «matas» (San José & Fariñas 1971). En los Llanos de Barinas, en sabanas expuestas al fuego, estas especies sensibles al fuego estuvieron presentes solamente dentro de las matas (Farji & Silva 1995), mientras que hoy en día son muy abundantes en la sabana de Calabozo a pesar del regreso del fuego.

El incremento de tallos del estrato arbóreo permitió que la sabana de la Estación se convirtiera en un sumidero de carbono. San José *et al.* (1998) estimaron que la sabana quemada contenía un total de 401 g C m⁻², mientras que el bosque deciduo existente dentro de la Estación contendría un total de 9.215 g C m⁻². En 25 años de protección, el aumento del número de tallos en la parcela protegida se tradujo en 626 g C m⁻², pero de haberse convertido la sabana en un bosque similar al presente dentro de la Estación, se habría alcanzado una cantidad de carbono como la del bosque; es decir, unos 9.000 g C m⁻². En conjunto, la vegetación de la parcela protegida alcanzó una concentración de carbono de 1.060 g C m⁻² después de 25 años de protección, lo que la sitúa relativamente lejos del nivel del bosque deciduo. San José *et al.* (1998) estimaron en 51 años el tiempo que tardaría la parcela protegida en acumular una cantidad de carbono similar a la del bosque. De acuerdo con esto, 30 años de protección no fueron suficientes para generar un bosque, lo que explicaría por qué, a pesar del importante aumento de tallos, las parcelas promedio de los sucesivos años de muestreo no se aproximaron estructuralmente a la parcela de bosque.

No sabemos cómo disminuyó el número de tallos después de interrumpida la protección contra la quema, pero en el cerrado brasileño, en un experimento de quema programada de una parcela protegida por 25 años, la tasa de mortalidad de árboles en la primera quema fue de 7,2 %, y después de la segunda, dos años más tarde, alcanzó el 19,1 % (Silva *et al.* 1996).

En otro experimento para analizar el efecto de la temporada de quema en una parcela protegida por 18 años, se encontraron tasas de mortalidad entre 13 % y 15,5 % (Sato & Miranda 1996). En Calabozo hoy todavía se encuentran árboles muertos en pie y restos semicarbonizados, pero lo interesante es la presencia de árboles altos de fuste recto, por haber crecido en ausencia de fuego, y que por su tamaño ya han escapado a la «trampa del fuego», que consiste en la quema reiterada de los rebrotes anuales, lo que los mantiene reprimidos (Hoffmann *et al.* 2009; Grady & Hoffmann 2012).

La composición del estrato leñoso de la parcela permanente nunca llegó a aproximarse a la del bosque, y en la actualidad, con la sabana nuevamente expuesta al fuego, no ha regresado a su composición y estructura iniciales. Aparentemente, hay una cierta resistencia de la masa leñosa, o el nuevo régimen de quemadas no ha sido tan intenso como el original; o hay algún otro factor, además del fuego, que está interviniendo. En efecto, Silva *et al.* (2001), mediante fotos aéreas de 1960 y 1977, confirmaron que la cobertura arbórea había aumentado dentro de la Esta-

ción, lo que había sido atribuido a la exclusión del fuego, pero notaron que en los alrededores de la Estación, donde no había ningún tipo de protección, la cobertura arbórea también había aumentado, y en algunos casos en una proporción mayor que dentro de la Estación, lo que ponía en duda el efecto exclusivo del fuego. Hallazgos semejantes fueron realizados por Daugét & Ménaut (1992) en Costa de Marfil, por Jacklyn (2000) y Banfai & Bowman (2005) en Australia, y por Hudak & Wessman (2001) en Sur África. Thielen (2003), comparando fotografías aéreas, encontró también un aumento de la cobertura arbórea en el Parque Nacional Aguaro-Guariquito, cercano a la Estación, donde no existe ninguna clase de protección contra el fuego. Este autor atribuyó el aumento a una redistribución interanual de las precipitaciones, que resultaría en un mejoramiento de las condiciones en entrada de lluvias y en la estación lluviosa propiamente, «[...] *tornándose estas estaciones de una condición inicial relativamente más seca (1922-1940) a una sensiblemente más húmeda (1941-1997)*».

El aumento de cobertura leñosa pudiera ser el resultado de un proceso muy antiguo (Archer *et al.* 1995; Polley *et al.* 1996a; Archer *et al.* 2001); y de acuerdo con Kgope *et al.* (2010), sería atribuible al incremento de la concentración de CO₂ en la atmósfera, acelerado por la actividad humana. Esta concentración se habría duplicado desde el último máximo glacial, y pudiera duplicarse de nuevo hacia finales de este siglo. Con relación a esto, Higgins & Scheiter (2012) apuntan que aunque algunas sabanas africanas se convertirían en bosque hacia finales del siglo, esos cambios pudieran ser locales y dificultados por las temperaturas muy altas. Kgope *et al.* (2010), en experimentos de invernadero realizados con dos leñosas y una gramínea de la sabana africana, encontraron que *Acacia karroo* y *Acacia nilotica* aumentaron su crecimiento y su capacidad de rebrote en atmósferas enriquecidas en CO₂, mientras que la gramínea *Themeda triandra* respondió muy poco al aumento de la concentración de carbono atmosférico. Los autores señalan; sin embargo, la necesidad de realizar un mayor número de estudios de campo. En una compilación bibliográfica que incluyó 156 especies, Poorter (1993) encontró que el aumento de crecimiento promedio en atmósfera enriquecida en carbono fue de 37 %, y que el estímulo fue mayor en plantas C₃ que en plantas C₄ (41 % en C₃ vs. 22 % en C₄), y que las plantas C₃ fijadoras simbióticas de nitrógeno eran las que mejor respondían. El autor señala también que las dicotiledóneas respondían mejor que las monocotiledóneas, lo que apunta a que la atmósfera enriquecida favorecería a los árboles de la sabana. Norby *et al.* (1999) y Ainsworth & Long (2005), comparando experimentos de invernadero con experimentos de campo en cámaras abiertas, concluyen que los resultados de estos últimos confirman los encontrados en vivero. Polley (1997) señala que los árboles (C₃) son los que más responden al enriquecimiento en carbono, mientras que las plantas C₄ muestran muy poca respuesta. Igual conclusión alcanzaron Ainsworth & Long (2005) después de revisar 15 años de experimentos.

Una de las consecuencias del cambio climático sería una disminución de las tasas de transpiración a medida que incrementa la concentración de CO₂, y al mismo tiempo, el aumento de la fotosíntesis y el crecimiento de algunas plantas (Polley *et al.* 1997), lo que se traduciría en una mayor disponibilidad de agua en el suelo. Plántulas de *Prosopis glandulosa* en atmósfera enriquecida en CO₂ aumentaron el porcentaje de supervivencia, gracias a que la concentración elevada de CO₂ permi-

tió disminuir la conductancia estomática y mejorar la eficiencia en el uso del agua (Polley *et al.* 1996b, 1999). Por otro lado, Hoffmann *et al.* (2000) muestran que en *Kielmeyera coriacea*, árbol del cerrado brasileño, el aumento de la concentración de carbono atmosférico incrementa la concentración de carbohidratos no estructurales, dándole una mayor capacidad y velocidad de rebrote, que le permite escapar a la «trampa del fuego» (Wigley *et al.* 2009; Grady & Hoffmann 2012). Efectivamente, una elevada velocidad de crecimiento de los rebrotes es una de las maneras de escapar a la trampa del fuego y crecer hasta una altura segura (Gignoux *et al.* 1997; Grady & Hoffmann 2012; Wakeling *et al.* 2011). Norby *et al.* (2010) señalan que una disponibilidad limitada de nitrógeno pudiera reducir el efecto del aumento de CO₂ en la atmósfera, situación que se aplicaría en nuestras sabanas a las especies incapaces de obtener nitrógeno por simbiosis.

Aunque no se puede afirmar de manera definitiva, parecería que el enriquecimiento de CO₂ de la atmósfera es uno de los principales factores que están impulsando el incremento de los árboles de la sabana, aun con la presencia del fuego; lo que unido al mejoramiento de las condiciones pluviométricas en las sabanas de los Llanos Centrales explicaría el incremento del número de tallos arbóreos. Es interesante observar que, según Thielen (2003), en los Llanos el período 1979–1997 sería más húmedo que el promedio, y que es a partir de 1977 cuando se observa el arranque del crecimiento exponencial del número de tallos en la parcela de Blydenstein. Sin embargo, el aumento de humedad redundaría también en un aumento de la producción del estrato herbáceo, lo que se traduciría en mayor biomasa seca en la época seca y una mayor masa combustible que produciría incendios más intensos, lo cual iría en sentido contrario al aumento del número de tallos.

En lo que respecta al estrato herbáceo, la ausencia de fuego permitió la acumulación en pie de la materia orgánica no quemada, lo que parece haber alterado la relación entre *T. plumosus* y *A. canescens*. La capacidad competitiva de *T. plumosus* parece haber disminuido frente a la de *A. canescens*, permitiéndole a esta última constituirse en la especie dominante del estrato. En efecto, *T. plumosus* parecería ser una especie de reproducción predominantemente vegetativa y de capacidad reproductiva sexual menor que la de *A. canescens*, ya que el número de espiguillas con cariopsis y el número de plántulas de *T. plumosus* observadas es bajo (Silva & Ataroff 1985; Suárez & Baruch 1994). En ausencia de fuego, el crecimiento de ambas especies parece ser limitado por la fitomasa marcescente acumulada después de la protección, como sucede con otras especies «pirófilas» (Coutinho 1982; Gillon 1983; Ménaut & César 1982). Pero en el caso de *A. canescens*, la producción de un número mayor de propágulos y la producción de plántulas con posibilidades de supervivencia en ausencia de fuego (Silva & Ataroff 1985) parecerían asegurar su dominancia en condiciones de protección, como fue observado desde 1977. Aparentemente, el fuego modifica o enmascara las relaciones de competencia entre las especies del estrato herbáceo, y las diferencias que pudieran producirse año tras año desaparecerían cada vez que el estrato se quema, impidiendo la incorporación de cambios en la estructura comunitaria debidos a la competencia interespecífica, lo que produciría un equilibrio dinámico (Fariñas & San José 1985). Por otro lado, es necesario señalar que la inversión de la dominancia del estrato herbáceo no es función única del tiempo de protección, pues en los sitios donde aflora la coraza laterítica o hay acumulaciones de cantos rodados, *T. plumosus* continúa siendo la especie dominante.

Una complicación adicional fue la aparición de la gramínea africana *H. rufa*, especie que ha estado invadiendo la Estación desde finales de los años 60, pero en ausencia de fuego, contrariamente a lo señalado por Daubenmire (1972) para Costa Rica. Esta gramínea africana es una planta C_4 al igual que las gramíneas nativas, pero tiene características de planta invasora: presenta mayor tasa fotosintética que las nativas (Baruch *et al.* 1985), una mayor eficiencia en el uso del agua y de los nutrientes (Bilbao & Medina 1990; Baruch & Fernández 1993), una mayor proporción de asimilados dirigidos a las hojas y mayor tolerancia a la defoliación (Simoes & Baruch 1991; Baruch & Bilbao 1999) y un mayor potencial de germinación (Rincón 1977; Pieters & Baruch 1997). Todo esto le da a *H. rufa* un alto potencial competitivo y en amplios sectores de la Estación ha desplazado las gramíneas nativas, en especial en el nivel geomorfológico tres, donde existen los mejores suelos de la Estación (Moreno 2001). En los lugares de suelo superficial, nivel geomorfológico uno, *H. rufa* es incapaz de competir con las especies nativas (Pieters & Baruch 1997). Muy interesante es la respuesta de la gramínea africana al aumento de CO_2 atmosférico. Baruch & Jackson (2005), comparando *T. plumosus* con *H. rufa* y *Melinis minutiflora*, encontraron que el CO_2 elevado aumenta el poder competitivo de las gramíneas africanas de varias maneras. Por un lado, incrementa la germinación y el tamaño de las semillas, y por otro incrementa la tasa relativa de crecimiento de las plántulas de las gramíneas invasoras ($0,58 \text{ g g}^{-1} \text{ semana}^{-1}$ vs $0,25 \text{ g g}^{-1} \text{ semana}^{-1}$), ventaja que se mantiene en las plantas adultas. Estos autores concluyen que la superioridad de las gramíneas invasoras bajo atmósfera elevada de CO_2 favorecería su invasión a las sabanas. En una parcela vecina a la protegida, nivel geomorfológico tres, la frecuencia relativa de *H. rufa* pasó de $0,295 \pm 0,11$ a $0,975 \pm 0,022$ en solamente 8 años, produciendo una sabana más cerrada y el doble de alto que la sabana de *Trachypogon* original.

Queda ahora la pregunta ¿Cómo será la respuesta de los árboles comparada con la de las gramíneas africanas frente al aumento de concentración de CO_2 ?

Conclusión

Los resultados mostrados permiten concluir que la forestación de la sabana de la Estación no fue generada solamente por la supresión del fuego, y que a pesar del notable aumento del número de tallos, la composición del estrato arbóreo nunca se acercó a la del bosque, como lo muestra la trayectoria de la parcela protegida en el primer plano de ordenamiento del ACP, ya que, aunque esta parcela aumentó en número de tallos y de especies, solamente una pequeña fracción correspondió a árboles de bosque. Es muy posible que esta forestación haya sido impulsada, además de la exclusión del fuego y el aumento en las precipitaciones, por el enriquecimiento en CO_2 de la atmósfera, que favorecería los árboles (C_3) en detrimento de las gramíneas (C_4), y en especial después de haber disminuido la protección contra el fuego, ya que los árboles tendrían mayor capacidad de respuesta para escapar de la trampa de fuego.

La supresión del fuego afectó las características competitivas de las gramíneas nativas dominantes, ya que los cambios acumulativos logrados por competencia se eliminarían por acción del fuego, y una vez excluido éste, la existencia de una biomasa marcescente en pie favorecería a *A. canescens*, que pasó a ser dominante

por varios años antes de que *H. rufa* lo desplazara. La ausencia de *H. rufa* del nivel geomorfológico uno, aun después del período de protección, confirma la incapacidad de la gramínea africana de penetrar en los lugares de suelo esquelético (Pieters & Baruch 1997).

El retorno del fuego puso «las cosas en orden», permitiéndole a *T. plumosus* retomar su posición de especie dominante del estrato herbáceo en los lugares donde *H. rufa* no ha llegado todavía, ya que en lugares de suelo esquelético *T. plumosus* nunca dejó de ser dominante.

Finalmente, parece evidente que 30 años de protección no fueron suficientes para permitir la implantación del bosque, sobre todo en lugares de suelo profundo y con mayor humedad, ya que dudamos que en lugares de acumulación de cantos rodados o donde aflora la coraza laterítica se pudiera implantar un bosque. Ni 17 años de quema han sido suficientes para regresar la parcela permanente a la condición que tenía en 1962, cuando se quemaba continuamente.

Bibliografía

- Ainsworth EA & SP Long (2005) What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist* 165:351-372.
- Archer S (1994) Woody plant encroachment into southwestern grasslands and savannas: rates, patterns and proximate causes. En: Vavra M, Laycock W & R Pieper (Eds.) *Ecological Implications of Livestock Herbivory in the West*. Society for Range Management. Denver. Pp. 13-68.
- Archer S, Schimel D & E Holland (1995) Mechanism of shrubland expansion: land use, climate or CO₂. *Climatic Change* 29:91-99.
- Archer S, TW Boutton & KA Hibbard (2001) Trees in grasslands: Biogeochemical consequences of woody plant expansion. En: Schultze ED, Harrison SP, Heimann M, Holland EA, Lloyd J, Prentice IC & SD Schimel (Eds.) *Global Biogeochemical Cycles in the Climate System*. Academic Press. San Diego. Pp. 115-137.
- Aristeguieta L (1966) Flórlula de la Estación Biológica de Los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 110:228-307.
- Banfai D & DJ Bowman (2005) Dynamics of a savanna-forest mosaic in the Australian monsoon tropics inferred from stand structures and historical aerial photography. *Australian Journal of Botany* 53:185-194.
- Baruch Z, Ludlow MM & R Davis (1985) Photosynthetic responses of native and introduced C₄ grasses from Venezuelan savannas. *Oecologia* 67:388-393.
- Baruch Z & DS Fernández (1993) Water relations of native and introduced C₄ grasses in a neotropical savanna. *Oecologia* 96:179-185.
- Baruch Z & B Bilbao (1999) Effects of fire and defoliation on the life history of native and invader C₄ grasses in Neotropical savannas. *Oecologia* 119:510-520.
- Baruch Z & RB Jackson (2005) Responses of tropical native and invader C₄ grasses to water stress, clipping and increased atmospheric CO₂ concentration. *Oecologia* 145:522-532.
- Bilbao B & E Medina (1990) Nitrogen-use efficiency for growth in a cultivated African grass and a native South American pasture grass. *Journal of Biogeography* 17:421-425.

- Blydenstein J (1961) La vegetación de la Estación Biológica de los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 100:208-212.
- Blydenstein J (1962) La sabana de *Trahyypogon* del Alto Llano. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 102:139-206.
- Blydenstein J (1963) Cambios de la vegetación después de la protección contra el fuego. II. Análisis de una parcela de la Estación Biológica después de un año sin quemar. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 103:239-244.
- Cottam G & JT Curtis (1956) The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37:451-460.
- Coutinho LM (1982) Ecological effects of fire in Brazilian cerrado. En: Huntley BJ & BH Walker (Eds.) *Ecology of Tropical Savannas*. Springer Verlag, Berlin. Pp 273-291.
- Daubenmire R (1972) Ecology of *Hyparrhenia rufa* (Nees) in derived savanna in North-Western Costa Rica. *Journal of Applied Ecology* 9:11-23.
- Daugét JM & JC Ménaut (1992) Evolution sur 20 ans d'une parcelle de savanna boisée non protégée du feu dans la réserve de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Candollea* 47:621-630.
- Duno de Stefano R, Aymard G & O Huber (Eds) (2007) *Catálogo anotado e ilustrado de la Flora vascular de los Llanos de Venezuela*. FUDENA-Fundación Empresas Polar-FIBV. Caracas. 738 pp.
- Eden MJ (1967) The effect of changing fire conditions on the vegetation of the Estación Biológica de los Llanos, Calabozo. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 111:104-113.
- Fariñas MR & JJ San José (1978) Análisis de la vegetación protegida de la quema y el pastoreo. La vegetación herbácea. *V Congreso Venezolano de Botánica*. Barquisimeto, Venezuela. 98 pp.
- Fariñas MR & JJ San José (1985) Cambios en el estrato herbáceo de una parcela de sabana protegida del fuego y el pastoreo durante 23 años. Calabozo, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 36:199-200.
- Fariñas MR & JJ San José (1987) Efectos de la supresión del fuego y el pastoreo sobre la composición de una sabana de *Trachypogon* en los Llanos del Orinoco. En: San José JJ & R Montes (Eds.) *La Capacidad Bioproductiva de las Sabanas*. Ciet-Unesco-MAB-IVIC-USB-IUPC. Caracas. Pp. 513-545.
- Farji A & JF Silva (1995) Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession? *Journal of Tropical Ecology* 11:651-669.
- Gignoux J, Clobert J & JC Ménaut (1997) Alternative fire resistance strategies in savanna trees. *Oecologia* 110:576-583.
- Gillon D (1983) The fire problem in tropical savannas. En: Bourlière F (Ed.) *Tropical Savannas*. Elsevier. Amsterdam. Pp. 617-641.
- González V (1967) Efecto del fuego sobre la reproducción de algunas plantas en los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 111:70-103.
- Grady JM & WA Hoffmann (2012) Caught in a fire trap: Recurring fire creates stable size equilibria in woody resprouters. *Ecology* 93:2052-2060.
- Higgins SI & S Scheiter (2012) Atmospheric CO₂ forces abrupt vegetation shifts locally, but not globally. *Nature* 488:209-212 doi:10.1038/nature11238. Consultado 12-10-2012.
- Hoffmann WA, Bazzaz FA, Chatterton NJ, Harrison PA & RB Jackson (2000) Elevated CO₂ enhances resprouting of a tropical savanna tree. *Oecologia* 123:312-317.

- Hoffmann WA, Adsame R, Haridasan M, Carvalho MT, Gaiger EL, Pereira MA, Gotsh SG & A Franco (2009) Tree topkills, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology* 90:1326-1337.
- Hudack AT & CA Wessman (2001) Textural analysis of high resolution imagery to quantify bush encroachment in Madikwe Game Reserve, South Africa, 1955-1996. *International Journal of Remote Sensing* 22:2731-2740.
- Jacklyn P (2000) Tropical savannas: not what they used to be. Savanna Links. <http://savanna.ntu.edu.au>. Issue 14:8-11. Consultado el 18-07-2012.
- Kgope BS, Bond WJ & GF Midgley (2010) Growth responses of African savanna trees implicate atmospheric [CO₂] as a driver of past and current changes in savanna tree cover. *Austral Ecology* 35:451-463.
- Lasser T & V Vareschi (1957) La vegetación de los Médanos de Coro. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 87:223-272.
- Lasser T & V Vareschi (1959) La vegetación del lago de Guanoco. *Acta Biologica Venezuelica* 2:407-452.
- López D, Roa P & I Ramírez (1971) Estudios en un sedimento ferruginoso llamado localmente «ripio». *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 129:27-49.
- Ménaut JC & J César (1982) The structure and dynamics of a West African savanna. En: Huntley BJ & BH Walker (Eds.) *Ecology of Tropical Savannas*. Springer Verlag. Berlin. Pp. 8-100.
- Monasterio M & G Sarmiento (1968) Análisis Ecológico y Fitosociológico de la sabana en la Estación Biológica de los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 113:477-524.
- Moreno H (2001) *Diversidad y estructura fractal del estrato herbáceo de la sabana de Trachypogon de la Estación Biológica de los Llanos. Calabozo, estado Guárico. Venezuela*. Tesis de Maestría. PET-ICAE. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 117 pp.
- Norby RJ, Wullschlegler SD, Gunderson CA, Johnson DW & R Ceulemans (1999) Tree response to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest. *Plant, Cell and Environment* 22:683-714.
- Norby RJ, Warren JM, Iversen CM, Medlyn BE & RE McMurtrie (2010) CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *PNAS* 107:19368-19373. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1006463107. Consultado el 08-8-2012.
- Pieters A & Z Baruch (1997) Soil depth and fertility effects on biomass and nutrient allocation in jaraguagrass. *Journal of Range Management* 50:268-273.
- Polley HW (1997) Implications of rising atmospheric carbon dioxide concentration for rangelands. *Journal of Range Management* 50:561-577.
- Polley HW, Johnson HB, Mayeux HS & CR Tischler (1996a) Are some of the recent changes in grassland communities a response to rising CO₂ concentrations? En: Körner Ch & FA Bazzaz (Eds.) *Carbon Dioxide, Populations and Communities*. Academic Press. San Diego. Pp. 177-196.
- Polley HW, Johnson HB, Mayeux HS, Tischler CR & DA Brown (1996b) Carbon dioxide enrichment improves growth, water relations and survival of droughted mesquite (*Prosopis glandulosa*) seedlings. *Tree Physiology* 16:817-823.
- Polley HW, Mayeux HS, Johnson HB & CR Tischler (1997) Viewpoint: Atmospheric CO₂, soil water, and shrub/grass ratios on rangelands. *Journal of Range Managements* 50:278-284.

- Polley HW, Tischler CR, Johnson HB & RE Pennington (1999) Growth, water relations, and survival of drought-exposed seedlings from six maternal families of honey mesquite (*Prosopis glandulosa*): responses to CO₂ enrichment. *Tree Physiology* 19:359–366.
- Poorter H (1993) Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Vegetatio* 104-105:77–97.
- Rincón N (1977) *Fenología y eficacia de la reproducción de una gramínea africana y tres gramíneas nativas en las sabanas de Barinas*. Tesis. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 75 pp.
- Sánchez PV (1987) Clasificación y ordenación de la vegetación de la comunidad herbácea de la Estación Biológica de los Llanos, Calabozo, estado Guárico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 44:114–122.
- San José JJ & MR Fariñas (1971) Estudios sobre los cambios de la vegetación protegida de la quema y el pastoreo en la Estación Biológica de los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 119-120:136–147.
- San José JJ & MR Fariñas (1983) Changes in tree density and species composition in a protected *Trachypogon* savanna, Venezuela. *Ecology* 64:447–453.
- San José JJ & MR Fariñas (1991) Temporal changes in the structure of a *Trachypogon* savanna protected for 25 years. *Acta Oecologica* 12:237–247.
- San José JJ & Fariñas MR & J Ravinovich (1978) Análisis cuantitativo de la vegetación arbórea de la Estación Biológica de los Llanos. I. Mapas de disposición, frecuencia y densidad. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 119-120:136–147.
- San José JJ & J García-Miragaya (1979) Contenido de nutrientes en el suelo y la fitomasa de comunidades de la sabana de *Trachypogon*, Calabozo, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 136:113–122.
- San José JJ, Montes, R & MR Fariñas (1998) Carbon stocks and fluxes in a temporal scaling from a savanna to a semi-deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 105:251–262.
- Santamaría F & A Bonazzi (1963) Factores edáficos que contribuyen a la creación de un ambiente xerofítico en el Alto Llano de Venezuela. El arrecife. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 106:9–17.
- Sato MN & HS Miranda (1996) Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado sensu stricto submetidas a diferentes regimes de quema. En: Miranda H, Sato N & H de Souza (Eds.) *Impacto de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Universidade de Brasilia, Brasilia. Pp. 101–111.
- Silva GT, Sato MN & HS Miranda (1996) Mortalidade de plantas lenhosas em um campo sujo de cerrado submetido a queimadas prescritas. En: Miranda H, Sato N & H de Souza (Eds.) *Impacto de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Universidade de Brasilia. Brasilia. Pp. 93–101.
- Silva JF & M Ataroff (1985) Phenology, seed crops and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. *Oecologia Plantarum* 6:41–51.
- Silva JF, Zambrano A & MR Fariñas (2001) Increase in the woody component of seasonal savannas under different fire regimes in Calabozo, Venezuela. *Journal of Biogeography* 28:977–983.
- Simoes M & Z Baruch (1991) Responses to simulated herbivory and water stress in two C₄ grasses. *Oecologia* 88:173–180.
- Suárez N & Z Baruch (1994) Viabilidad y germinación de *Trachypogon plumosus* (Poaceae). *Ecotropicos* 7:37–40.

- Thielen D (2003) *Tendencias de la precipitación y la dinámica espacial y temporal de las leñosas en una sabana estacional del neotrópico*. Tesis Doctoral en Ecología Tropical. ICAE, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela, 230 pp.
- Vareschi V (1960a) La Estación Biológica de los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales y su tarea. *Fundación Venezolana de Ciencias Naturales, Estación Biológica de los Llanos*. Publicación Número 1. Pp. 17-28.
- Vareschi V (1960b) Efecto del viento en los Llanos, en la época de sequía. *Fundación Venezolana de Ciencias Naturales, Estación Biológica de los Llanos*. Publicación Número 1. Pp. 29-38.
- Vareschi V (1960c) Observación sobre la transpiración de árboles llaneros en época de sequía. *Fundación Venezolana de Ciencias Naturales, Estación Biológica de los Llanos*. Publicación Número 1. Pp. 39-45.
- Vareschi V (1962) La quema como factor ecológico en los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 101:9-31.
- Vareschi V & O Huber (1971) La radiación solar y las estaciones anuales de los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 119-120:50-135.
- Velásquez J (1965) Estudio fitosociológico acerca de los pastizales de las sabanas de Calabozo, Edo. Guárico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 26:59-101.
- Wakeling JL, Starver C & WJ Bond (2011) Simply the best: the transition of savanna sapling to trees. *Oikos* 120:1448-1451.
- Wigley BJ, Cramer MD & WJ Bond (2009) Sapling survival in a frequently burnt savanna: mobilisation of carbon reserves in *Acacia karroo*. *Plant Ecology* 203:1-11.
- Williams WT & JM Lambert (1959) Multivariate methods in plant ecology. I. Association-analysis in plant communities. *Journal of Ecology* 47:83-101.

Los helechos de Volkmar Vareschi, pensamiento y legado

Julián Mostacero G.

Fundación Instituto Botánico de Venezuela «Dr. Tobías Lasser», Caracas, Venezuela.

Resumen

Volkmar Vareschi (1906-1991) comenzó a estudiar las pteridofitas (helechos y plantas afines) de Venezuela a su llegada al país en 1950. Sus excursiones botánicas las realizó de 1950 a 1986, especialmente en los Andes y en la región de la Guayana, y un poco menos en la cordillera de la Costa, recolectando un número importante de especímenes, principalmente, hongos liquenizados y plantas vasculares. Sin embargo, la mayoría de las colecciones las realizó antes de 1969, representando sus especímenes un importante legado para los futuros botánicos. Durante ese período publicó 26 especies nuevas de pteridofitas, pero su dominio del grupo lo culminó en 1969 con la publicación del primer volumen de la «Flora de Venezuela» dedicado a los helechos. Esta monografía fue desarrollada de manera autodidacta, recibiendo una mínima influencia de especialistas de otras partes, durante 20 años de trabajo de campo, estudio de colecciones y perfeccionamiento. En esa obra vemos un concepto de especie basado en su propia visión, proveniente de sus observaciones ecológicas. Vareschi fue el precursor de los estudios pteridológicos del país, y aunque no formó estudiantes en dicha área, su «flora» constituye un legado significativo, el mejor en aquella época para una extensa región tropical de América del Sur. Esta monografía sirvió de base para los botánicos del país y de otros países en la preparación de floras modernas.

Introducción

Volkmar Vareschi (1906-1991) es mejor conocido por sus trabajos en el área de la ecología, donde formó varios profesionales venezolanos; pero muy poco se sabe sobre los detalles de sus trabajos con las pteridofitas (plantas vasculares con esporas; es decir, licofitas y helechos). Para comprender el inicio de los estudios de este grupo en Venezuela por parte de Vareschi, es necesario revisar brevemente el contexto en el que se encontraba la infraestructura botánica en el país a su llegada en el año 1950.

Ya el sabio botánico suizo, Henri Pittier (1857-1950) había fallecido el 28 de enero de ese mismo año, dejándonos un Instituto Botánico en funcionamiento con algunos botánicos nacionales y extranjeros. Entre los botánicos y discípulos de Henri Pittier estaba el médico venezolano Dr. Tobías Lasser (1911-2006), quien era investigador del instituto desde 1945 y también docente fundador de la Escuela de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela (UCV) en 1947 (Lindorf 2011; Texera 1991). En ese momento, el Instituto Botánico era el antiguo Servicio Botánico del Ministerio de Agricultura y Cría (MAC) creado por Henri Pittier en 1936 (del que fue también director hasta 1947), cuando era conocido como Departamento de Investigaciones Forestales. Para el año 1947, el futuro Herbario Nacional era un recinto reducido y con poco presupuesto, pero ya conservaba 40.000 especímenes, 12.000 muestras de

maderas y una nutrida biblioteca botánica (Texera 1991). Con la partida de Henri Pittier, el Dr. Lasser tomó las riendas del Instituto Botánico como su director, llevando adelante las actividades docentes con el egreso de los primeros biólogos de la UCV en 1950 y ampliando las investigaciones de plantas en años siguientes, junto con los botánicos Leandro Aristeguieta (1923–2012), Zoraida Luces (1922–), Francisco Tamayo (1902–1985) y Víctor Badillo (1920–2008), entre otros.

Es el 2 de julio de 1950 cuando Vareschi llega a La Guaira (Vareschi 1959) proveniente de Innsbruck (Austria) para trabajar en el Instituto Botánico en Caracas como investigador, pero también poco después como docente de la Licenciatura en Ciencias Biológicas de la Escuela de Ciencias de la UCV (Lindorf 2005). Las circunstancias sobre cómo Vareschi se inició en el estudio de las pteridofitas de Venezuela comienzan con su llegada, y para estos propósitos es útil mencionar una anécdota muy repetida de palabra por Vareschi a sus estudiantes y a su entorno familiar (Otto Huber, com. pers.):

«Volkmar, al poco tiempo de haber llegado, tuvo que buscar un lugar donde alojarse y resolver el tema de inmigración como extranjero visitante, un joven ecólogo de 46 años que había trabajado en las cumbres alpinas de Europa. Teniendo dos días en Caracas, fue a entrevistarse con quien sería su jefe por algunos años, el Dr. Tobías Lasser. Estaba a disposición y muy interesado en conocer cuál sería su trabajo de investigación. El Dr. Lasser le expresó que podía investigar en cualquier cosa de su interés, ya que había amplias áreas para hacerlo en nuestro país. Por ejemplo, podía empezar con el cerro El Ávila (montañas al norte de Caracas), donde habían ascendido el naturalista alemán Alexander von Humboldt (1769-1859) y el botánico francés Aimé Bonpland (1773-1858) a La Silla de Caracas en 1800. Pero no existía una flora publicada de la montaña, entonces Volkmar con una actitud terca, no podía creerlo. Ante la duda sobre qué hacer y qué proponer en ese momento, pensó rápidamente de forma comparativa. Recordaba sus estudios en las cumbres de los Alpes, donde se conocían varias especies de fanerógamas (plantas vasculares con semilla) y unas pocas pteridofitas. Razonó que en el trópico de Venezuela probablemente podían haber bastante más especies de fanerógamas (debido al gradiente latitudinal de distribución de la biodiversidad). Pero supuso que las pteridofitas no serían tantas, por lo que no sería difícil trabajar con ellas. Entonces, aceptando el reto, informó al Dr. Lasser que comenzaría a investigar sobre las pteridofitas del país».

A través de esta anécdota, se evidencia que Vareschi pudo sentir admiración por los helechos durante su educación en Europa, pasando a ser un entusiasta de estas plantas con su llegada a Venezuela, pero es posible que nunca antes haya imaginado que trabajaría seriamente con ellos.

Las colecciones de pteridofitas de Volkmar Vareschi

Hasta la fecha y con la excepción de las colecciones de hongos liquenizados realizadas por Vareschi en Venezuela (Moreno & Hernández, en este volumen), no se ha publicado una revisión de sus colecciones de pteridofitas. Esta información es muy relevante para entender la naturaleza del esfuerzo en campo alcanzado por Vareschi, pero por razones de espacio en la presente contribución, solamente se ofrecerá aquí una sinopsis muy general.

En el Herbario Nacional de Venezuela (VEN) están depositadas las colecciones principales de Vareschi; pero algunos duplicados fueron enviados a la «Botanische Staatssammlung München», en Alemania (M), y además, a tres herbarios de Estados Unidos (Alan R. Smith, com. pers.): el Missouri Botanical Garden (MO), el New York Botanical Garden (NY) y el Smithsonian Institution (US).

Entre las colecciones de pteridofitas de VEN, es posible hallar probablemente el espécimen número 1 de Vareschi (VEN 30709), una planta identificada como *Selaginella flagellata* Spring, una licofita heterospórica, que según los datos de la etiqueta fue recolectada el 16 de junio de 1950 en el paso Portachuelo de la Estación Biológica Rancho Grande de la UCV, estado Aragua

(Figura 1). Asumiendo que la fecha de llegada de Vareschi a Venezuela es correcta, una fecha de colección previa debe ser errónea. Esta discrepancia, que se repite en el espécimen número 28 (VEN 221730) recolectado el 23 de junio de 1950 y probablemente en otros especímenes que no han sido localizados, requiere de un posterior estudio. Si dichas colecciones fueron realizadas en el mes de julio no se conoce con certeza, pero indirectamente ellas indican que Vareschi no perdió su tiempo, iniciando sus estudios de campo una vez llegado al país, un esfuerzo que se extendió probablemente hasta la década de 1980 con el objeto de comprender la composición de la flora de Venezuela. Hasta el año de 1969, cuando habían transcurrido 20 años en Venezuela y Vareschi publica su primera obra florística, la totalidad de sus colecciones comprendían más de 8.000 números (ca. 80 % del total). Para el año de 1986 se registran en VEN un poco menos de 10.500 especímenes, que en conjunto incluyen plantas vasculares, musgos y hongos liquenizados, lo que demuestra la gran tenacidad de Vareschi.

Por el examen preliminar de las colecciones de pteridofitas del herbario M (ca. 58 especímenes; Hans-Joachim Esser, com. pers.) y del herbario VEN (ca. 1090), que totalizan ca. 1148 especímenes de pteridofitas recolectados en Venezuela (ca. 10 % del total recolectado), es posible entender el esfuerzo anual invertido durante sus



Figura 1. El espécimen botánico número 1 de Volkmar Vareschi depositado en el Herbario Nacional de Venezuela.

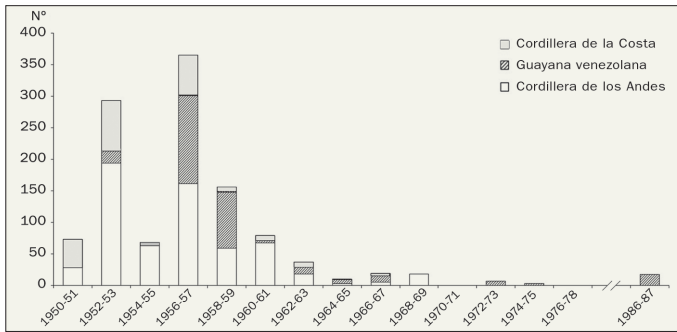


Figura 2. Colecciones de pteridofitas realizadas por Volkmar Vareschi por biorregión para el período de 1950-1987. El eje vertical representa el número de especímenes recolectados del grupo mencionado (Nº) y el eje horizontal los años durante ese período (Fuente: Herbario Nacional de Venezuela).

trabajos de campo. En la Figura 2 se muestra el número de colecciones de pteridofitas realizadas desde el año 1950 hasta 1987 para las tres biorregiones (o regiones fisiográficas) principales del país. Vareschi nos ofreció en las dos primeras páginas de su libro *Orinoco arriba*, publicado en 1959, un mapa ilustrativo de sus excursiones realizadas hasta entonces (Figura 3). Para comparación, las fechas y localidades de las excursiones botánicas basadas en las etiquetas con datos completos de las colecciones de pteridofitas de VEN se muestran en la Tabla 1.

Tomando en cuenta la contribución total de cada biorregión en términos del número de especímenes y los principales incrementos en esta variable, Vareschi realizó sus colecciones principalmente en:

- 1) Cordillera de los Andes (54 % del total): estas colecciones abarcan varios años entre 1951 y 1969, pero en ese período fueron especialmente importantes las excursiones del año 1952 a los páramos del estado Mérida junto con el Dr. Federico Pannier y las realizadas entre los años 1956 y 1957 a los tres estados andinos de Venezuela.

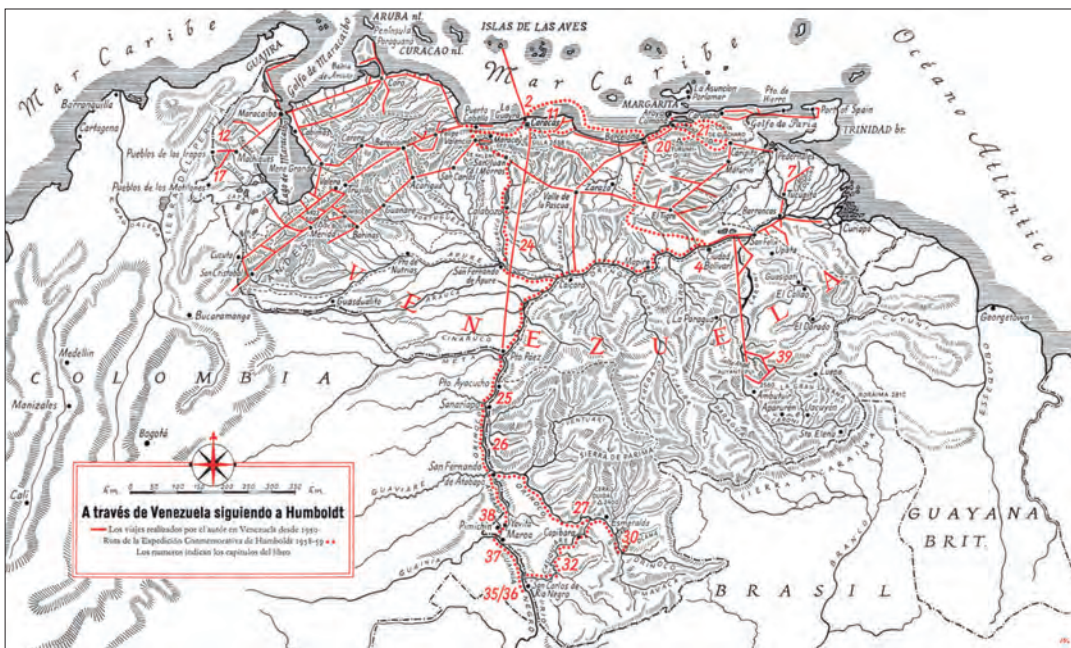


Figura 3. A través de Venezuela siguiendo a Humboldt. La línea roja continúa representa las excursiones botánicas realizadas por Volkmar Vareschi entre 1950 y 1959. La línea roja punteada cubre la ruta de la Expedición Conmemorativa en honor a Humboldt realizada entre 1958 y 1959 (Tomado de Vareschi, 1959).

Tabla 1
**Fechas y localidades de las recolecciones de pteridofitas realizadas
 por Volkmar Vareschi en Venezuela**

(Fuente: Herbario Nacional de Venezuela).

Fecha	Estados	Localidades
16 julio 1950*	Aragua	Paso del Portachuelo, Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier
23 julio 1950*	Aragua	Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier
10 agosto 1950	Carabobo	Borburata
20 agosto 1950	Miranda	Los Chorros, Quebrada Tenería, Parque Nacional El Ávila
24-25 septiembre 1950	Miranda	Silla de Caracas, Quebrada Pajaritos, Parque Nacional El Ávila
19 octubre 1950	Aragua	Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier
18 marzo 1951	Aragua	Cerca del Portachuelo, Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier
22 marzo 1951	Zulia	Sierra de Perijá, selva del río Cogollo
28 abril 1951	Mérida	Norte de Mérida; páramo de Mucuchies; Valles de Mucujún; carretera Mérida-Ejido; carretera Ejido - La Azulita; selva nublada de La Mucuy
08 abril 1952	Mérida	Quebrada Trujillito, Tabay
20 abril 1952	Mérida	Entre Mérida y Ejido
22 abril 1952	Mérida	Quebrada Trujillito, entre Mérida y Tabay
02 mayo 1952	Mérida	Valle del río Chama, cerca de Tabay
13-14 mayo 1952	Mérida	Valle del río Chama, cerca de Mucuchies y Mucurubá
16-19 mayo 1952	Mérida	Páramo de la Laguna Negra; páramo de la Laguna de Mucubají (Sierra de Santo Domingo)
25-30 mayo 1952	Mérida	Camino al Pico de Piedras Blancas; cerca de Mucuchies; selva de La Mucuy; Tabay
06 junio 1952	Mérida	Valle del río Chama en las cercanías de Ejido; selva de El Vigía
10 junio 1952	Mérida	Selva de Los Monsalves
16 junio 1952	Mérida	Camino al páramo Los Monsalves
01 septiembre 1952	Yaracuy	Fila La Enjalma, al sur de Chivacoa
18 septiembre 1952	Aragua y Carabobo	Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier. Islas del lago de Valencia
07 octubre 1952	Aragua	Lago Taiguaiguai
01 noviembre 1952	Bolívar y Delta Amacuro	Río Caroní, San Félix. Caño Cocuina (río Orinoco)
10 noviembre 1952	Barinas y Mérida	Llanos de Barinas y alrededores de Barinitas. Páramo Los Monsalves; páramo de Mucubají; carretera Barinas - Mucubají; selva y páramo de La Mucuy; alrededores de la ciudad de Mérida; Lagunillas
07 enero 1953	Yaracuy	Cercanías de Urachiche
09 enero 1953	Yaracuy	Selva de Aroa
12 enero 1953	Yaracuy	Fila La Enjalma, al sur de Chivacoa
15 enero 1953	Yaracuy	Cerro Chimborazo, Sierra de Aroa
08 marzo 1953	Miranda	Los Guayabitos
22 marzo 1953	Miranda	Cerro El Volcán, Los Guayabitos
28 marzo 1953	Miranda	Los Guayabitos
13 abril 1953	Miranda	Quebrada de Gavilán, Guayabitos
15 junio 1953	Miranda	Cerro El Volcán, Los Guayabitos
07 julio 1953	Yaracuy	Sierra de Aroa
25 agosto 1953	Delta Amacuro	Sierra de Imataca, río Dipurúa
01 septiembre 1953	Delta Amacuro	Sierra de Imataca, Salto Hilarión y sabanas de Casacoima
05 octubre 1953	Miranda	Los Guayabitos
15 enero 1954	Zulia	Sierra de Perijá: selvas de los ríos Aponcito, Apon, Negro y Tocuco

(continuación)

Tabla 1
(Continuación)

Fecha	Estados	Localidades
25 diciembre 1954	Mérida	Mucurubá
24 febrero 1955	Barinas	Pedregales, cerca de Barinas
20 agosto 1955	Miranda	Los Guayabitos
09 septiembre 1955	Mérida y Táchira	Mucurubá; Valle del río Chama; páramo La Negra; cerca de Santo Domingo; Las Piedras, carretera a Barinitas. Alrededores de San Antonio (cerca de Cúcuta)
11 noviembre 1955	Aragua	Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier
14 febrero 1956	Aragua	Selva nublada de Choroní, Parque Nacional Henri Pittier
19 febrero 1956	Aragua	Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier
20 abril 1956	Bolívar	Meseta del Auyan-tepui y alrededores: campamento Guayaraca, terraza de Guayaraca, río Cucurital, campamento El Peñon, Ciénega Urullén
08 mayo 1956	Mérida	Las Piedras, valle y páramo de Santo Domingo
22 mayo 1956	Aragua	Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier
17 junio 1956	Aragua	Colonia Tovar
20 julio 1956	Miranda	Los Guayabitos
22 julio 1956	Vargas	El Junquito
03 octubre 1956	Mérida y Táchira	Mesa Bolívar; páramo de Santo Domingo. Páramo de El Batallón
09 diciembre 1956	Miranda	Cerro El Volcan, Los Guayabitos
13 enero 1957	Mérida	Laguna La Coromoto; San Eusebio; La Carbonera; La Azulita
24 febrero 1957	Mérida	Cerca de Timotes
28 marzo 1957	Miranda	Cerro El Volcán, Los Guayabitos
15 abril 1957	Miranda	Los Guayabitos
03 junio 1957	Miranda	Los Guayabitos
15 junio 1957	Miranda	Los Guayabitos
08 agosto 1957	Monagas y Sucre	Cueva del Guácharo. Meseta del Turimiquire
18 agosto 1957	Trujillo	Páramo de Boconó
25 noviembre 1957	Aragua	Paso de Choroní, Parque Nacional Henri Pittier
03 enero 1958	Miranda	Quebrada Humboldt, Los Guayabitos
10 enero 1958	Amazonas	Puerto Ayacucho; Alto Orinoco (laja Zama, cerro de Mono, Isla Hormiga, pie del cerro Yapacana, cerro Cariche); Casiquiare (morichal de Capibara, Piedra Caribe, Guadame; selvas del caño Guarichi, raudal Jacamín, cerro Curimare); cerca de La Esmeralda; cerca de Torotumani; Laguna Paciba; raudal Cubarua; Caño Pimichin; selva de Maroa (río Guanía); selva de San Carlos de Río Negro
04 marzo 1958	Mérida	Cerro de Las Flores, oeste de Mérida; Laguna de Los Anteojos; Pico Bolívar; La Aguada
03 abril 1958	Zulia	Selva del río Catatumbo
03 septiembre 1958	Mérida	Lagunillas
09 septiembre 1958	Mérida	Páramo de la laguna Mucubají
19 septiembre 1958	Miranda	Los Guayabitos
10 octubre 1958	Distrito Capital y Miranda	Caracas. Cueva Alfredo Jahn
11 noviembre 1958	Mérida y Trujillo	Río Motatán (Timotes). Paso La Puerta (cerca de Timotes)
17 enero 1960	Miranda	Los Guayabitos
31 enero 1960	Miranda	Altos de Pipe
15 mayo 1960	Miranda	Los Guayabitos
06 junio 1960	Miranda	Los Guayabitos
08 julio 1960	Mérida	La Puerta, cerca de Timotes
16 julio 1960	Guárico	El Sombrero

(continuación)

Tabla 1
(Continuación)

Fecha	Estados	Localidades
27-28 julio 1960	Barinas, Mérida y Trujillo	Quebrada Barinitas. Timotes; cerca de Santo Domingo. Selva de Jajó; Paso La Cordillera, cerca de La Puerta; Mesa de Esnujaque
01 septiembre 1960	Amazonas	Santa Cruz de Atabapo
22 diciembre 1960	Miranda	Los Guayabitos
01 abril 1961	Amazonas	Cerro Pavo, Raudal Chamachine (Alto Atabapo)
22 noviembre 1961	Miranda	Los Guayabitos
25 junio 1962	Bolívar	Campo Cardona, Alto Río Suapure
20 julio 1962	Aragua	Pico Periquito, Rancho Grande, Parque Nacional Henri Pittier
01 agosto 1962	Mérida	Timotes; Chachopo
02 noviembre 1962	Amazonas	Selva del Caño Monomi, Casiquiare
mayo 1963	Mérida	Cerro Bolívar
12 julio 1963	Aragua	Selva nublada de Tiara, cerca de Las Tejerías
julio 1963	Bolívar	Río Churún, cerca del Salto Ángel
18 agosto 1964	Amazonas	Cunucunuma, Alto Orinoco
05 septiembre 1964	Mérida	Cerca de La Venta
15 septiembre 1964	Mérida	Timotes, Gavilán y valle cerca de La Venta
01 octubre 1964	Miranda	Los Guayabitos
03 octubre 1964	Bolívar	Sur del Auyán-tepui
agosto 1965	Mérida	Cerro Gavilán
20 febrero 1967	Carabobo	Borburata
07-09 julio 1967	Amazonas	Selva de Simada-Vochi
17 septiembre 1967	Bolívar	Sur de El Dorado
09 octubre 1967	Distrito Capital	Jardín Botánico de Caracas
10 octubre 1967	Mérida	Carretera hacia la Mitisú; Hotel Santo Domingo; La Aguada
15 diciembre 1967	Miranda y Vargas	Fila del cerro El Ávila, Parque Nacional El Ávila
15 enero 1968	Mérida	La Carbonera
10 agosto 1969	Mérida	Cerca de Chachopo, valle más arriba de la Hacienda Schwarzkopf
27 enero 1973	Amazonas	Alto Orinoco (Raudal Guaharibo, Platanal)
01 marzo 1975	Bolívar	Cumbre del Auyán-tepui
02-12 diciembre 1986	Bolívar	Meseta del Auyán-tepui; Salto Churún (Auyán-tepui); isla Ratón (cerca de Canaima)

- 2) Guayana venezolana (27 %): la gran mayoría de estas colecciones corresponde a la Expedición Universitaria realizada a la meseta y alrededores del Auyán-tepui (estado Bolívar) en abril del año 1956 (Lindorf 2006). Otra parte importante de colecciones en esta región fue realizada con la compañía del briólogo Karl Mägdefrau (1907-1999) en el año de 1958, durante la «Expedición Conmemorativa Alexander von Humboldt», que abarcó el entonces Territorio Federal Amazonas.
- 3) Cordillera de la Costa (19 %): la mayoría de las colecciones realizadas entre los años 1950 y 1951 son de las montañas del Ávila, alrededores de Caracas y de la región de Rancho Grande en el estado Aragua; mientras que las restantes de otros años están repartidas mayormente en los estados del tramo central de la Serranía del Litoral.

Finalmente, otras pocas colecciones fueron realizadas en la región de los Llanos, donde Vareschi condujo estudios ecológicos de las sabanas de Venezuela. A partir de los datos de VEN, también se conoce que él extendió sus excursiones de campo a otros países, principalmente en los Andes de Colombia que limitan con Venezuela.

Las colecciones realizadas por Vareschi representan un primer legado significativo para beneficio de los futuros botánicos investigadores del país. Para entender mejor la naturaleza de este gran esfuerzo, será necesaria la comparación de un catálogo detallado de las colecciones con sus libros de campo. La actualización de las determinaciones taxonómicas de las colecciones (a la luz del sistema de clasificación actual), hace necesario proporcionar en otra contribución una cronología más detallada que la indicada en la Tabla 1 y demostrar cuáles familias, géneros y especies de pteridofitas fueron recolectadas por él durante su vida.

Los helechos de Venezuela

En el contexto florístico del país no se puede hablar directamente del segundo legado de Vareschi, como lo es la publicación de los helechos para la *Flora de Venezuela* en 1969, sin revisar brevemente sus antecedentes. Los primeros trabajos realizados sobre la composición de pteridofitas del país, como también de los estudiosos de la Flora Nacional, con los que probablemente Vareschi inició sus investigaciones fueron:

- 1) La lista de Ernst (1877), donde se enumeraban *ca.* 400 especies de helechos y plantas afines para Venezuela, extraídas de la obra *Synopsis Filicum* (Hooker & Baker, 1874);
- 2) El trabajo de Knuth (1926), titulado *Initia Florae Venezuelensis*, que sólo citaba los especímenes de plantas conocidos de herbarios europeos; y por último;
- 3) El primer *Catálogo de la flora venezolana* (Pittier *et al.* 1945–1947), que había sido publicado unos años antes de la llegada de Vareschi y que en su Tomo 1 listaba *ca.* 800 especies de pteridofitas.

El conocimiento de la flora vascular del país para el año de 1950 era considerado incipiente y aún permanecían varias regiones de Venezuela desconocidas y sin explorar (Lasser 1971; Texera 1991), lo que ofreció suficientes razones para que Vareschi realizara un buen número de excursiones botánicas. Pero, como vimos en nuestra sinopsis de la sección anterior, se hizo evidente la gran importancia que representaron los páramos de los Andes de Venezuela para este investigador. En este sentido, él tuvo la costumbre de viajar con su familia en los últimos meses de los años de 1952 a 1957, haciendo recorridos en esta región (Otto Huber, com. pers.). Fue en este período cuando vislumbró que la realización de estudios ecológicos en esa región tan interesante era de suma importancia (Vareschi 1956), pero no podían ser llevados a cabo sin la existencia de una flora. Por tal razón, se propuso hacerla, basándose en sus colecciones y las observaciones ecológicas que había acumulado.

Por otra parte, el proyecto inicial propuesto al Dr. Lasser por Vareschi, lo obligó a prepararse para alcanzar la meta de hacer ciencia en el área de la pteridología. En el año de 1952, Vareschi ya poseía un manuscrito inicial de su trabajo. Esta última afirmación se desprende de un trabajo comparativo sobre la distribución altitudinal de las especies de helechos de las cordilleras de los Andes y de la Costa, realizado por el Dr. Federico Pannier (1934–) ese mismo año, cuando también era investigador del Instituto Botánico y había comenzado a acompañar a Vareschi en las excursiones.

siones a los Andes venezolanos hasta finales del año de 1953. En ese trabajo, expresó lo siguiente: «*Se encuentra en preparación una revisión de las pteridofitas venezolanas por el Prof. Dr. Volkmar Vareschi y desde el punto de vista sistemático como también de la nomenclatura, me fue posible apoyarme en el manuscrito de dicho trabajo*» (Pannier 1952). Dicho manuscrito se había empezado a escribir en función de sus propios hallazgos, pero probablemente también basado en la revisión de las colecciones de otros botánicos depositadas en el herbario del Instituto Botánico y la literatura especializada para el momento.

En 1958 se inaugura el edificio central del Instituto Botánico adscrito al Ministerio de Agricultura y Cría, dentro del Jardín Botánico de Caracas de la UCV, cuya construcción ya se había aprobado previamente en 1944 (Texera 1991), teniendo incorporados al poco tiempo, el Herbario Nacional y la Biblioteca de Henri Pittier. Con esta nueva infraestructura, Vareschi continuaría más cómodamente sus investigaciones. Unos meses antes había descrito dos especies nuevas para la ciencia: el helecho *Hymenophyllopsis universitatis*, como resultado de su primera expedición a la meseta del Auyán-tepui (Vareschi 1958a), y la licofita *Lycopodium mirum*, hallada en los Andes (Vareschi 1958b). Mientras tanto, se dedicaba a sus labores docentes como profesor de ecología en la Escuela de Biología de la UCV.

Unos años después parece ser que la investigación de Vareschi comenzó a ser parte de una idea más amplia concebida por su jefe, el Dr. Tobías Lasser. Se trataba del «Proyecto Flora de Venezuela», que formalmente comenzó en el año de 1965. En este mismo año, el Dr. Lasser inauguraba en Caracas el principal órgano divulgativo de las investigaciones botánicas de Venezuela, la revista *Acta Botanica Venezuelica*, y precisamente en su primer número informaba que el volumen 1 de la serie *Flora de Venezuela* estaría dedicado a las pteridofitas (Lasser 1965). Estas palabras fueron repetidas un año después por el mismo Vareschi, cuando publicó 24 especies de pteridofitas nuevas para la ciencia, expresando: «*Durante las exploraciones sobre las pteridofitas del país el número de especies ha aumentado notablemente. Una parte de este aumento se debe a cambios taxonómicos y cambios en el concepto de la especie; y la mayor parte de los nuevos taxones se debe a descubrimientos de nuevas especies en los últimos 20 años*» (Vareschi 1966).

Por esta época, Vareschi tuvo que haberse dado cuenta que el estudio de las pteridofitas del país no era fácil, no solamente por el hecho de que no eran tan pocas las especies como las que él esperaba encontrar, sino también, porque habiendo transcurrido casi 15 años de haber comenzado su investigación, el número de especímenes recolectados por él y otros botánicos, le ofrecían más información de los sitios más interesantes del país. Sin duda, el manuscrito había mejorado enormemente y estaba listo en 1968, pero terminó siendo publicado un año después (Figura 4a).

La obra conocida hasta ahora por muchos botánicos como «Los helechos de Vareschi», constituida por dos tomos, abarca más de 1.000 páginas, con descripciones y claves taxonómicas para 980 especies de pteridofitas, distribuidas en 26 familias y 100 géneros (Vareschi 1969). La mayoría de las especies fueron ilustradas por el dibujante de la Escuela de Biología de la UCV, que para aquel momento fue el Sr. Sixto García.

Entre los aportes más significativos que provienen de esta obra, merecen especial atención las observaciones sobre la ecología de los helechos en Venezuela. Aunque en 1952 él tuvo ocasión de asesorar a su amigo Federico Pannier para la realización del trabajo sobre la distribución altitudinal de las pteridofitas en las cordilleras de la Costa y de los Andes, los volúmenes «Helechos» de la *Flora de Venezuela* proporcio-

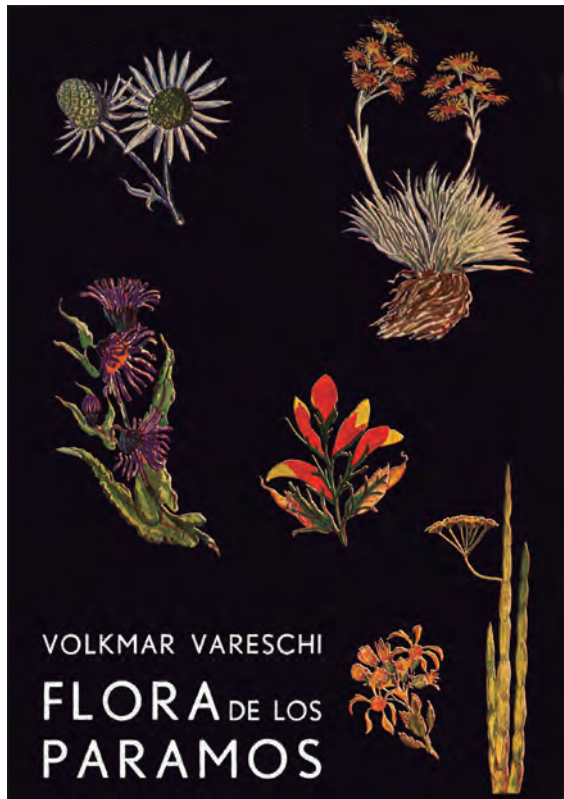
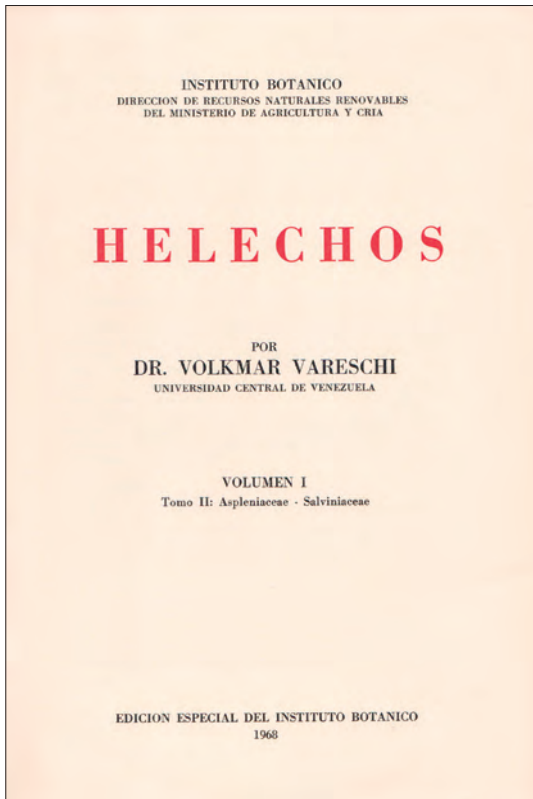


Figura 4. Las dos grandes obras florísticas de Volkmar Vareschi. a) El volumen 1 de la *Flora de Venezuela*, dedicado a los helechos publicado en 1969. b) La *Flora de los páramos de Venezuela* publicada en 1970.

nan observaciones básicas sobre las formas de vida de las especies de pteridofitas y su asociación con el ambiente ecológico, tomando en cuenta la luminosidad ambiental, el tipo de sustrato y su posición en las asociaciones fitosociológicas, además de ciertas consideraciones fitogeográficas.

Otro aspecto que debe considerarse se refiere a las claves diagnósticas, las cuales fueron básicamente buenas. Pero lamentablemente, éstas no podían ser utilizadas sin un conocimiento previo de la terminología de los helechos, en donde un glosario detallado de los caracteres hubiera sido muy útil. En particular, merece mención la morfología foliar (anisofilia) del género de licofitas *Selaginella* (Figura 5), con el cual Vareschi se sintió aparentemente muy maravillado. Para los fines de la identificación de las especies, él había ideado una tabla que presentaba un sistema basado en las hojas (micrófilas) dorsales y laterales (o ventrales). El sistema fue probado varias veces y bastaba comparar los diagramas de esas micrófilas con un espécimen para determinarlo eficazmente (Efraín Moreno, com. pers.).

No menos importante fue su siguiente publicación florística, *Flora de los páramos de Venezuela*, que vino a complementar en parte su contribución anterior, pero estaba enfocada en la región de los páramos andinos (principalmente entre los 3.200 y 4.800 msnm) para las especies más frecuentes de todos los grupos vegetales, incluyendo los hongos, las algas, los líquenes, las briofitas y las plantas vasculares (Figura 4b).

La obra estuvo casi terminada en 1967, pero por falta de presupuesto en Caracas se retrasó su publicación hasta el año 1970. Vareschi encontró ayuda de las autoridades rectorales de la Universidad de Los Andes, quienes facilitaron la publicación, así

como ya habían apoyado anteriormente alguno de sus recorridos por los Andes (Otto Huber, com. pers.). En particular, para las pteridofitas de los páramos, Vareschi examinó las formas de vida e hizo consideraciones de tipo ecológico para las especies de la región; a la vez, ofreció nociones sobre su endemismo y la naturaleza básica de sus elementos fitogeográficos (Vareschi 1970).

Una vez que la contribución «Helechos» para la *Flora de Venezuela* fue publicada en 1969, ésta tuvo un significado que es necesario destacar aquí en el contexto histórico de su época. Comparándolo con sus antecedentes más inmediatos realizados en el país, como los trabajos de Knuth (1926) y el primer catálogo de la *Flora de Venezuela* (Pittier *et al.* 1945-1947), la obra de Vareschi fue muy avanzada y proporcionaba una visión general de los helechos venezolanos para cualquier biólogo.

Para hacer la comparación con otros países, es útil examinar las más importantes floras con pteridofitas publicadas en América del Sur y el Caribe durante el siglo XX (Tabla 2). Los trabajos realizados antes del año 1950 se encontraban ya muy desactualizados al comienzo de la década de los años 70; mientras que otros habían sido realizados en países relativamente pequeños, con la excepción de los estudios muy incompletos de Wettstein y von Westersheim (1908) para el Brasil y el primer catálogo de las plantas de Bolivia (Foster 1958). Por tanto, además de avanzado, el tratamiento de las pteridofitas de Venezuela llegó para llenar un vacío y fue considerado bueno para su tiempo: la mejor Flora para un país tropical grande de América del Sur y una de las mejores de cualquier área del neotrópico (Alan R. Smith, com. pers.).

De acuerdo con Lellinger (1971), la obra de Vareschi ilustra muy bien las dificultades de preparar floras detalladas en áreas tropicales, sobre todo si son grandes, donde la diversidad de especies es mayor. Esto explica el panorama de las tres últimas décadas del siglo XX. Solamente más tarde comenzaron a escribirse floras más completas y más modernas para regiones del mar Caribe y de América del Sur (Tabla 2). El trabajo de Vareschi pudo haber proporcionado un estímulo para que otros pteridólogos se embarcaran en proyectos similares en otras regiones, aunque su impacto no fue significativo. Actualmente, países de América del Sur como Ecuador, Colombia y Bolivia, con la excepción de sus catálogos, poseen floras todavía incompletas, en preparación, o incluso todavía inexistentes (como es el caso del Brasil).

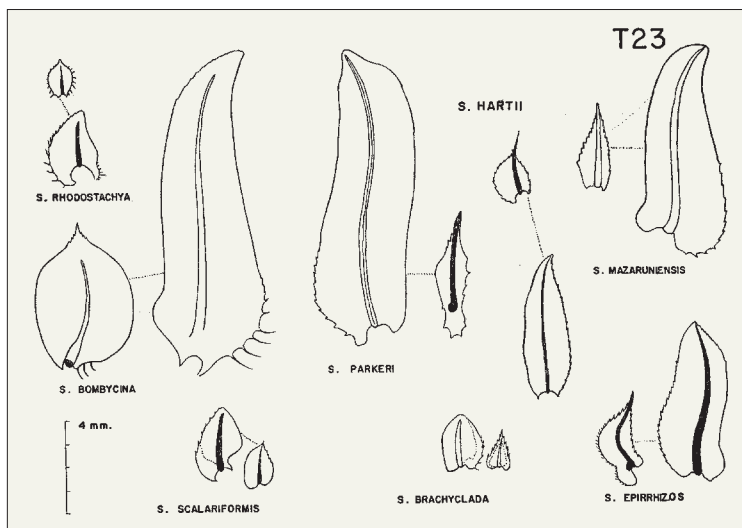


Figura 5. Detalle de la ilustración T23 (página 103) del volumen 1, tomo 1, de *Flora de Venezuela*, mostrando las micrófilas laterales (ventrales) y dorsales de ocho especies dibujadas en escala idéntica para el género de licofitas *Selaginella*.

Tabla 2
**Floras sobre pteridofitas publicadas para países de América del Sur
y el Caribe durante el siglo XX**

Autor(es)	Título de la obra	Año
R. Wettstein & R. von Westersheim	Pteridophyta und Anthophyta [Brasil]	1908
G.S. Jenman	The ferns and fern-allies of the British West Indies and Guiana	1909
O. Posthumus	Ferns of Surinam and of French and British Guiana	1928
R.C. Foster	A catalogue of the ferns and flowering plants of Bolivia	1958
A.L. Stoffers	Flora of the Netherlands Antilles, Vol. 1	1962
V. Vareschi	Flora de Venezuela, Vol. 1	1969
R.G. Stolze <i>et al.</i>	Ferns and fern allies of Guatemala	1976-1983
G. Proctor	Flora of the Lesser Antilles, Vol. 2	1977
K.U. Kramer	Pteridophytes of Suriname	1978
G. Harling & L. Andersson (Eds.)	Flora of Ecuador	1983, 1986, 1994
G. Proctor	Ferns of Jamaica	1985
J.T. Mickel	Trinidad Pteridophytes	1985
A.R. Smith <i>et al.</i>	Pteridophytes of Venezuela, an annotated list	1985
M.T. Murillo <i>et al.</i>	Flora de Colombia	1988, 1996
G. Proctor	Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands	1989
D.B. Lellinger	The ferns and fern-allies of Costa Rica, Panama, and the Choco	1989
R.M. Tryon & R. Stolze	Pteridophytes of Peru	1989-1994
A.R.A. Gôrts-Van Rijn (Eds.)	Flora of the Guianas, Series B: ferns and fern allies	1990-1994
P.E. Berry <i>et al.</i>	Flora of the Venezuelan Guayana, Vol. 2	1995
R.C. Moran & R. Riba	Flora Mesoamericana, Vol. 1	1995

En el caso particular de Venezuela, el tratamiento de los helechos de la *Flora de Venezuela* ha sido la base para todos los estudios florísticos y catálogos realizados hasta la fecha que incluyen a las pteridofitas, así como el uso de sus ilustraciones y algunas de sus claves diagnósticas para identificar los especímenes de pteridofitas. Una buena relación sobre estos trabajos puede ser encontrada con suficiente detalle en la bibliografía de los estudios de la diversidad florística y endémica del país realizados por Ortega & Rivero (1989), Mostacero & Smith (2003) y Duno de Stefano *et al.* (2009).

Volkmar Vareschi como pteridólogo y su filosofía

Durante los primeros 20 años de sus estudios biológicos en Venezuela, Vareschi nos demostró que fue el primer pteridólogo del país, por las siguientes razones:

- 1) Examinó con un propio sentido crítico toda la literatura taxonómica especializada a la que tuvo acceso durante esos años en la Biblioteca del Instituto Botánico, como es evidente en su obra principal al reportar la bibliografía que consultó para todas las familias y géneros, así como sus anotaciones dejadas en algunos libros. En particular, con respecto al sistema de clasificación utilizado para circunscribir las especies (Vareschi 1970), siguió generalmente el propuesto por Copeland (1947). Este fue una

referencia común para aquel tiempo y mucha gente lo adoptó, pero hoy en día ya está muy desactualizado.

- 2) Estudió y reportó en su obra las colecciones realizadas por él en sus excursiones por el país, así como las de otros botánicos depositadas en el Herbario Nacional de Venezuela, en el Herbario del New York Botanical Garden (NY) de Estados Unidos (Alan R. Smith, com. pers.), y probablemente en herbarios de Europa. Esto le permitió comprender la variación morfológica de las especies. El reporte de los especímenes consultados en su obra, ha permitido a otros pteridólogos entender los conceptos de especie utilizados. No todas las floras presentan este valioso rasgo, sin embargo, se ha criticado que Vareschi no estudió la mayoría de los especímenes tipo de las especies reportadas. El hecho de citar especímenes que se ajusten al concepto de la especie del autor, con lo que cualquier entusiasta disciplinado de los helechos tiene una base para la comprensión de lo que hizo, y así formarse una opinión propia (A. R. Smith, com. pers.).
- 3) Publicó 26 especies nuevas para la ciencia, cuyos tipos nomenclaturales permanecen como testigos en los herbarios, además del volumen de «Helechos» para la *Flora de Venezuela*, en donde intentó numerosos cambios nomenclaturales que reflejan su opinión taxonómica, algunos ilegítimos o inválidos (Lellinger, 1971), mientras que otros aún son vigentes (A. R. Smith, com. pers.).

Otra aspecto a tomar en cuenta es la presencia de un profesor guía, que por lo general tienen los estudiantes que comienzan con los helechos. Pero ese no fue el caso de Vareschi, ya que él no tuvo un profesor en pteridofitas que lo guiara directamente, con la única excepción de aquellos especialistas con quienes mantuvo correspondencia para la época, con respecto a problemas taxonómicos de las especies, asunto que es aclarado por Vareschi en la introducción a su obra (Vareschi 1969). Estos fueron: William R. Maxon (1877-1948), del Herbario Nacional de los Estados Unidos (US); Arthur G. Alston (1902-1958), del Museo Británico (BM), quien fuera el especialista en *Selaginella* de la época; K U. Kramer (1928-1994), del herbario de Utrecht (U; después Zürich); los pteridólogos Rolla M. Tryon (1916-2001) y Alice F. Tryon (1920-2009), del Gray Herbarium (GH), siendo esta última especialista quien hizo la revisión de los géneros neotropicales *Eriosorus* y *Jamesonia* (emblemático para los páramos); y especialmente Conrad V. Morton (1905-1972), quien fue el curador de helechos del Herbario Nacional de los Estados Unidos (US) en esos años, con un amplio conocimiento de los helechos neotropicales (A. R. Smith, com. pers.).

En definitiva, Vareschi se formó con los helechos por su propia cuenta, lo cual tiene sus méritos. Tuvo una gran capacidad de hacer ciencia y explorar áreas desconocidas en el país. En particular, no poseía un amplio conocimiento de los helechos, y aparentemente tampoco recibió mucha ayuda de especialistas de otros lugares, por lo que al asumir ese gran reto del año 1950, es evidente que fue en gran parte autodidacta con los helechos, excepto en el área de la ecología, que era su principal campo de formación académica en Europa.

Conclusión

Volkmar Vareschi fue el primer pteridólogo de Venezuela, el precursor de los estudios pteridológicos en general en el norte de Sudamérica, y en particular, para Venezuela.

El campo de la pteridología y florística de pteridofitas en el país se perfeccionó por su obra. Sus mayores legados fueron las colecciones realizadas durante sus excursiones al territorio nacional entre 1950 y 1970, y sus publicaciones, especialmente su tratamiento de los helechos para la *Flora de Venezuela*. La idea de Vareschi fue contribuir, aunque fuera con un conocimiento básico, que él pudo extraer de su entorno con algunas dificultades. Su incursión en las distintas y dispares áreas que exploró nos revela una visión multifacética. Más que un ecólogo, Vareschi fue un naturalista del siglo XX. Inició varias áreas de las ciencias botánicas prácticamente inexploradas en Venezuela en su época, colocando una semilla para los futuros biólogos del país. El mayor compromiso por hacer ciencia, su filosofía. Aunque Vareschi partió en marzo de 1991, él permanece vivo en el recuerdo de muchos botánicos del país. Algunos fueron críticos con él, por no haber entendido la biología de las pteridofitas, otros con admiración por su trabajo y por sus enseñanzas. Todos nosotros estamos *sobre los hombros de un gigante*.

Agradecimientos

Deseo extender un reconocimiento a los profesores Efraín Moreno y Otto Huber, quienes me orientaron en la escritura del manuscrito y proporcionaron informaciones históricas de primera mano, pero muy especialmente a Alan R. Smith, quien ha sido mi profesor guía en el mundo de los helechos.

Bibliografía

- Copeland EB (1947) *Genera Filicum, the genera of ferns. Annales Cryptogamici et Phytopathologici*, Vol. V, Frans Verdoorn, Ph.D., Editor. Chronica Botanica Company. Waltham, Massachusetts. 247 pp.
- Duno de Stefano R, Stauffer F, Riina R, Huber O, Aymard G, Hokche O, Berry PE & W Meier (2009) Assessment of vascular plant diversity and endemism in Venezuela. *Candollea* 64:203-212.
- Ernst A (1877) Filices venezuelanae (Enumeración sistemática de los helechos de la flora de Venezuela). En: *Primer Anuario Estadístico de Venezuela*. Caracas. Pp. 236-248.
- Foster RC (1958) A Catalogue of the ferns and flowering plants of Bolivia. *Contributions of the Gray Herbarium* 184. Cambridge, Massachusetts. 223 pp.
- Hooker Sir WJ & JG Baker (1874) *Synopsis Filicum*. 2nd Ed. Robert Hardwicke. London, England. xiv+568 pp.
- Knuth R (1926) Initia Florae venezuelensis. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis. Beihefte* 43:1-95.
- Lasser T (1965) La flora venezolana. *Acta Botanica Venezuelica* 1:5-8.
- Lasser T (1971) Breve reseña histórica de la botánica en Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 6:9-24.
- Lellinger DB (1971) Flora de Venezuela, Vol. I. Helechos by Volkmar Vareschi (Book review). *American Fern Journal* 61:96.
- Lindorf H (2005) Historia de la anatomía vegetal en la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 28:409-450.

- Lindorf H (2006) La expedición universitaria a la meseta Auyán-tepui, abril 1956. *Acta Botanica Venezuelica* 29:177-188.
- Lindorf H (2011) José María Vargas y Tobías Lasser, dos ilustres médicos y botánicos venezolanos. *Acta Botanica Venezuelica* 34:215-220.
- Mostacero J & AR Smith (2003) [1998] Pteridofitas (Capítulo 6) En: Aguilera MA, Azócar A & E González (Eds.) *Biodiversidad en Venezuela*. Fundación Polar/Ministerio de Ciencia y Tecnología. Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (Fonacit). Caracas. Pp. 136-150.
- Ortega F & R Rivero (1989) Composition and nature of the Venezuelan pteridophyte flora. *Pittieria* 18:20-43.
- Pannier F (1952) Observaciones sobre la distribución de pteridofitas venezolanas con relación a la altura sobre el nivel del mar. *Acta Botanica Venezuelica* 3:172-178.
- Pittier H, Lasser T, Schnee L, Luces Z & V Badillo (1945-1947) *Catálogo de la flora venezolana*. Tomo I. III Conferencia Interamericana de Agricultura. Caracas. 423 pp.
- Texera Y (1991) *La exploración botánica en Venezuela (1754-1950)*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana. Caracas. 189 pp.
- Vareschi V (1956) Algunos aspectos de la ecología vegetal de la zona más alta de la Sierra Nevada de Mérida. *Revista de la Facultad de Ciencias Forestales* 3:3-15.
- Vareschi V (1958a) *Hymenophyllopsis universitatis*, a new species endemic to Guayana and its relatives. *Acta Biologica Venezuelica* 2:151-162.
- Vareschi V (1958b) *Lycopodium mirum*, un nuevo licopodio andino. *Acta Biologica Venezuelica* 2:315-318.
- Vareschi V (1959) *Orinoco arriba. A través de Venezuela siguiendo a Humboldt*. Editorial Lectura. Caracas, Venezuela. 202 pp.
- Vareschi V (1966) Pteridofitas nuevas de la flora de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 2:83-120.
- Vareschi V (1969) Helechos. En: Lasser T (Ed.) *Flora de Venezuela*. Vol. 1, Tomos 1 y 2, Edición Especial del Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría. Caracas. 1037 pp.
- Vareschi V (1970) *Flora de los páramos de Venezuela*. Ediciones del Rectorado, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 430 pp.
- Wettstein RC & R von Westersheim (1908) *Pteridophyta und Anthophyta [Brazil]*. Vol. 1. Kaiserlich-Königliche Hof- und Staatsdruckerei. Vienna. 314 pp.

Volkmar Vareschi y su extraordinaria contribución a la liquenología en Venezuela

Efraín Moreno¹ y Jesús Hernández²

¹ Universidad Pedagógica Experimental Libertador – Instituto Pedagógico de Caracas. Venezuela.

² Fundación Instituto Botánico de Venezuela «Dr. Tobías Lasser». Caracas, Venezuela.

Resumen

Entre las asociaciones simbióticas más exitosas que pueden hallarse en la naturaleza, se encuentran los hongos liquenizados o líquenes, como popularmente se les conoce. Volkmar Vareschi, destacado ecólogo y botánico de origen austríaco, quien se radicó en Venezuela entre 1950 hasta su muerte en 1991, dedicó importantes esfuerzos al conocimiento de la flora líquénica venezolana y al estudio de los líquenes como indicadores de contaminación atmosférica en áreas urbanas. Volkmar Vareschi es reconocido con toda justicia, como el «padre de la liquenología en Venezuela», por su labor pionera, tanto en florística como en ecología de líquenes en nuestro país. En este trabajo se hace especial referencia a sus investigaciones sobre los líquenes como indicadores de la calidad del aire (1953, 1973), su catálogo de los líquenes de Venezuela (1973) y sus apuntes sobre el género *Usnea* en Venezuela (2001), publicado 10 años después de su muerte. Los trabajos de Vareschi fueron la base para que investigadores como Manuel López Figueiras, Vicente Marcano, Antonio Morales, Luis Mata García y Jesús Hernández, desarrollaran de manera más amplia la liquenología en el país, que cuenta actualmente con una flora líquénica superior a las 1.500 especies. La liquenología en Venezuela se encuentra todavía en estadios tempranos de desarrollo; sin embargo, se están haciendo esfuerzos significativos para mejorar esta situación. En cuanto a los líquenes, Venezuela ya no es *terra incognita* como apuntaba Vareschi y el panorama liquenológico venezolano no es en absoluto «desalentador», como afirmaba el Dr. López Figueiras, recientemente fallecido.

Introducción

Estas notas pretenden rendir un sencillo pero sentido homenaje al Dr. Volkmar Vareschi, prestigioso ecólogo y botánico de origen austríaco, quien durante una buena parte de su fructífera vida en Venezuela se ocupó con gran interés de los líquenes, al punto que se le reconoce con toda justicia como el «padre de la liquenología en Venezuela».

Los líquenes, tratados actualmente como hongos liquenizados, son organismos constituidos por una asociación simbiótica aún no bien comprendida, entre un hongo, con frecuencia un ascomiceto (micobionte), y una cianobacteria o un alga verde (fotobionte). De esa interacción se origina un talo estable, autosustentable, con estructura, ecología y fisiología específicas, diferentes casi siempre a las que tendrían los organismos que forman la asociación, si estuviesen separados (Moreno *et al.* 2007). De acuerdo con Chaparro & Aguirre (2002), aún no se ha logrado una definición satisfactoria de «liquen» debido a la gran diversidad de relaciones que se pueden establecer entre un hongo y un alga, que van desde el mutualismo hasta el

parasitismo, y en donde pueden participar en casos muy raros hasta cinco «biontes» distintos. Es oportuno comentar que la palabra liquen se ha utilizado en medicina para designar una afección cutánea, conocida popularmente como «empeine», que por su apariencia escamosa o costrosa se asemeja a algunos líquenes (Ulloa 1991).

Para algunos autores (Farrar 1976; Purvis 2000), los líquenes, en sentido biológico, son mini-ecosistemas consistentes de al menos dos organismos, uno heterótrofo y otro autótrofo. Si se acepta esta acepción, no es de extrañar entonces que Volkmar Vareschi, cuyo interés primario era la ecología, se interesara también por los «mini-ecosistemas liquénicos»

Los líquenes se distribuyen en casi todos los hábitats terrestres, desde las regiones polares hasta las áreas tropicales. Tienen la capacidad de colonizar una amplia variedad de sustratos, comenzando por las rocas (tanto internamente como en su superficie), suelo, madera, hojarasca, hojas vivas y briofitos. También es frecuente hallarlos en sustratos tan diversos como: lápidas, concreto, conchas de animales, postes, vitrales, plástico, techos y paredes (Chaparro & Aguirre 2002; Moreno *et al.* 2007).

A pesar de que los líquenes son organismos extremófilos y se ha demostrado que pueden tolerar en alguna medida las condiciones absolutamente inhóspitas del espacio exterior (Sancho *et al.* 2007), hay un factor que no han podido vencer. Nos referimos a los seres humanos. Estos, a través de muchas de sus actividades, generan agentes contaminantes que desintegran la anatomía liquénica, quedando sólo pequeñas costras deterioradas o manchas pulverulentas.

Actualmente, el término «líquenes» se considera obsoleto por cuanto no representa un grupo natural, ya que está integrado por hongos de origen polifilético y taxonómicamente heterogéneos (Chaparro & Aguirre 2002). Hoy se les trata como «hongos liquenizados». Podría decirse, en todo caso, que los líquenes son un grupo biológico pero no una entidad sistemática en el sentido clásico.

De acuerdo con Kirk *et al.* (2008), cerca del 20 % de todos los Fungi y un 40 % de todos los Ascomycota son formadores de líquenes. Por su parte, el número de especies fotosintéticas involucradas en la formación de un liquen es relativamente pequeño; sólo 40 géneros (25 de algas como *Trebouxia* y *Trentepohlia* y 15 de cianobacterias, como *Nostoc* y *Scytonema*, por ejemplo). Según Tehler & Wedin (2010), la liquenización también ocurre en algunos Basidiomycota (*Dictyonema*, por ejemplo) e incluso en algunos hongos anamorfos como *Cystocoleus*.

Kirk *et al.* (2008) reconocen seis formas biológicas para los líquenes: líquenes fruticosos (arbustivos, usualmente ramificados), líquenes foliáceos (talo laminar), líquenes escumulosos (talo parecido a escamas), líquenes crustáceos (talo parecido a una costra o mancha), líquenes filamentosos y líquenes pulverulentos (agregados de células algales entremezclados con hifas y en ausencia de una corteza). Se añade a esta lista, de acuerdo con Chaparro & Aguirre (2002), a los líquenes gelatinosos (talo de consistencia gelatinosa en estado húmedo) y los líquenes dimórficos (talos mixtos, con una parte horizontal adherida al sustrato y otra vertical que lleva los cuerpos fructíferos).

La importancia de estos organismos para la alimentación humana o animal es muy baja. No obstante, varios de sus compuestos químicos han tenido relativo éxito en la industria farmacológica como agentes antivirales o antimicrobiales (Nava 1991). Además, los líquenes han sido utilizados desde hace muchos años como fuente de perfumes y de colorantes naturales (Nash III 2010). Los líquenes son de gran impor-

tancia como pioneros en la formación de suelo; además de ello, son los bioindicadores más importantes de la calidad del aire (Moreno *et al.* 2007). Finalmente, son eficientes acumuladores de metales y de contaminantes orgánicos persistentes (Nash III 2010).

El conocimiento acerca de los líquenes es de larga data y excede al alcance de estas notas; sin embargo, puede mencionarse entre otros a C. Linneo, quien los consideraba como «*rustici pauperrimi*»; E. Acharius, llamado «el padre de la liquenología»; S. Schwendener, primero en reconocer la naturaleza dual de los líquenes; W. Nylander, el pionero en el uso de indicadores químicos; y E. Vainio, padre de la liquenología en Brasil y uno de los primeros en concluir que los líquenes no deben conformar un grupo separado de los hongos, lo cual es el criterio actualmente aceptado (Moreno 2008). Es de hacer notar que A. Zahlbrückner opinaba a comienzos del siglo XX que los líquenes deberían constituir una clase aparte dentro de los hongos (Clase Lichen), una idea que se mantuvo durante varias décadas (Hawksworth *et al.* 1983; Godínez & Ortega 1989).

La historia de la liquenología en Venezuela, así como la de otros países latinoamericanos, reposa esencialmente en el esfuerzo de investigadores extranjeros. Vareschi (1973) nombra a algunos de ellos destacando y agradeciendo su labor pionera en el conocimiento de los líquenes en nuestro país. Marcano (2003) realizó una acuciosa investigación sobre este tema y clasifica la historia de la liquenología venezolana en dos períodos: 1800–1945 y 1950–1988. A título de apretada síntesis, puede decirse que la información que se tiene acerca de los líquenes venezolanos hasta mediados del siglo XX, es escasa, dispersa, producida en su gran mayoría por naturalistas extranjeros, y vertida en publicaciones muy poco accesibles a los investigadores venezolanos, quienes por otra parte no manifestaron para la época un particular interés hacia este componente de nuestra biota.

A partir de los trabajos de Volkmar Vareschi, comenzando la década del cincuenta, se inicia la verdadera liquenología científica en el país. Marcano (2003) destaca, además de la labor de este científico, la realizada por Manuel López Figueiras, recientemente fallecido, seguramente el liquenólogo más importante que haya trabajado en el país (responsable de una de las mayores colecciones de líquenes en el neotrópico), Antonio Morales, y la de su propia persona, en compañía de un equipo de colaboradores venezolanos y extranjeros. Es pertinente mencionar de nuevo la importancia de la participación de investigadores de otras latitudes en la determinación de nuestros especímenes liquénicos. Muchos de estos investigadores visitaron el país, entre ellos notables liquenólogos como M. Hale, W. Culberson, T. Ahti, H. Sipman, K. Kalb, y más recientemente R. Lücking.

A mediados de los años noventa, el investigador venezolano Luis Mata-García publicó los resultados de dos exploraciones liquenológicas realizadas en los estados Nueva Esparta (Mata & Lampe 1994) y Sucre (Mata 1995). En ambas publicaciones se reportan nuevos registros para la flora liquénica regional o nacional.

Este trabajo tiene como objetivo principal resaltar la obra de Volkmar Vareschi en el campo de la liquenología en Venezuela. Para ello destacamos tres aspectos de la misma: los líquenes como bioindicadores de contaminación atmosférica, el catálogo de los líquenes de Venezuela y el género *Usnea* en Venezuela.

Vareschi incluyó información ecológica sobre distribución de líquenes en varios de sus trabajos geobotánicos (Vareschi 1955, 1956, 1958) y se interesó en la variabilidad morfológica y funcional de especies de líquenes determinadas por condiciones del

hábitat (Larcher & Vareschi 1988). Además, publicó un artículo muy poco tomado en cuenta hasta ahora que discute la potencial contribución de la liquenología para el estudio de las glaciaciones en los Andes de Venezuela (Vareschi 1970).

Los líquenes como bioindicadores de contaminación atmosférica

Una de las primeras investigaciones que inició Volkmar Vareschi en Venezuela, fue el estudio de la contaminación atmosférica de la ciudad de Caracas usando como indicadores a los líquenes (Vareschi 1953). Esta propiedad de los líquenes ya era conocida desde el siglo XIX (Hawksworth *et al.* 2005; Gilbert 1973) y el propio Vareschi había realizado una investigación similar en una ciudad europea (Vareschi 1936). Como sabemos, en la actualidad la calidad del aire se mide tomando muestras mediante equipos especiales y analizando la concentración de sustancias tóxicas en ellas. Estos análisis son de tipo químico y físico, hay que realizarlos con una determinada periodicidad y por lo común, resultan muy costosos.

Vareschi tiene el mérito de ser el primero en utilizar a los líquenes como bioindicadores de contaminación en un país tropical (Hawksworth *et al.* 2005). Entre las razones que califican a los líquenes como excelentes bioindicadores de contaminación atmosférica se tienen las siguientes: no poseen cutícula protectora, por lo que absorben nutrientes y contaminantes por toda su superficie; su naturaleza simbiótica lleva a que si cualquiera de los simbiontes es afectado, todo el organismo muere (las cianobacterias que conforman algunos líquenes son afectadas hasta por concentraciones promedio de SO₂ de 30 µg/m³ de aire); son organismos perennes que pueden ser muestreados durante todo el año, ofreciendo información acerca de una situación crónica; y por último, son sensibles a una amplia variedad de gases y partículas sólidas, incluyendo metales pesados (Hawksworth *et al.* 2005; Kirk *et al.* 2008; Nash III 2010).

Dado que los líquenes son sensibles a otros factores ambientales distintos a la contaminación, Vareschi dedicó algún tiempo a la búsqueda de forofitos, valga decir árboles que permitieran un buen desarrollo de líquenes y que además fueran frecuentes en la ciudad, encontrando que plantas como el chaguaramo (*Roystonea regia*, actualmente *R. oleracea*), el caobo (*Swietenia macrophylla*), el mango (*Mangifera indica*), el mamón (*Melicoccus bijugatus*), el apamate (*Tabebuia rosea*) y la Ceiba (*Ceiba pentandra*), satisfacían esta condición. Luego de seleccionados los forofitos (unos 256 árboles), se procedió a constatar la presencia de líquenes, su forma de crecimiento y el grado de desarrollo. Este sencillo procedimiento permitió dividir la ciudad de Caracas en cuatro zonas:

Zona 1: de verdadero aire campestre; permite el desarrollo de líquenes exuberantes (fruticosos y foliáceos).

Zona 2: con aire débilmente impurificado, en la cual se desarrollan líquenes foliáceos y crustáceos en buenas condiciones.

Zona 3: con aire medianamente impurificado, en la cual sólo se observan líquenes crustáceos en aceptables condiciones.

Zona 4: se la conoce como «desierto de líquenes», debido a la ausencia de los mismos o un desarrollo muy depauperado.

Cada árbol muestreado se incluyó en una de las cuatro zonas y se procedió a hacer un mapa de la ciudad, donde se muestran las áreas cubiertas por cada una de estas zonas. Según

Vareschi (1953), Caracas se acercaba mucho para ese año a una «ciudad ideal» desde el punto de vista de la ventilación, lo que tiene una estrecha relación con la calidad del aire. Entre las razones que justificaban esta afirmación, se tiene que la ciudad para esa época no poseía una isla compacta de aire nocivo sobre el centro. El desierto de líquenes se limitaba a pocas y pequeñas islas en el borde de su territorio, contaba con una cadena de parques o extensas áreas verdes, que junto a la recién construida Avenida Bolívar, constituían un canal de ventilación con influencia favorable sobre las áreas adyacentes, y por último, las quebradas que bajan de la cordillera de la

Costa proveían al centro de la ciudad de masas de aire puro.

Veinte años después, nuevos análisis liquenológicos del aire de Caracas (Vareschi & Moreno 1973) realizados con una metodología similar a la de 1953, harían que Vareschi cambiara radicalmente de opinión, por cuanto se apreciaba un aumento dramático en la contaminación, producto principalmente de los gases emitidos por los vehículos. Para ejemplificar esta afirmación, basta con señalar que en 1953 la zona 4 (desierto de líquenes), la que sugiere una mayor contaminación atmosférica, ocupaba sólo 7 pequeñas islas que cubrían cerca de 7,5 km², un 13 % de la zona residencial para esa época. En 1973 ya no había islas de la zona 4, en su lugar se apreciaba una enorme área de contaminación concentrada cercana a los 95 km². Casi un 90 % de la zona urbanizada estaba bajo la influencia de esta zona (Figura 1).

La investigación de Vareschi & Moreno (1973) concluye afirmando que «La ciudad de Caracas está a punto de mostrar síntomas de intoxicación que sobrepasarán en los próximos años los límites de tolerancia humana. Mucho más que los adultos, sufrirán los niños, que tendrán que vivir en esta atmósfera toda su vida».

Es oportuno comentar que el uso de bioindicadores para detectar contaminación (entre ellos, los líquenes), tiene entre sus ventajas: el bajo costo, sus rápidos resultados y la posibilidad de proporcionar información acumulativa. No obstante, esta técnica tiene inconvenientes, como por ejemplo: la imposibilidad de ofrecer resultados cuantitativos reales, y el hecho que el crecimiento de los bioindicadores es afectado también por condiciones físicas de la atmósfera y por condiciones internas del propio

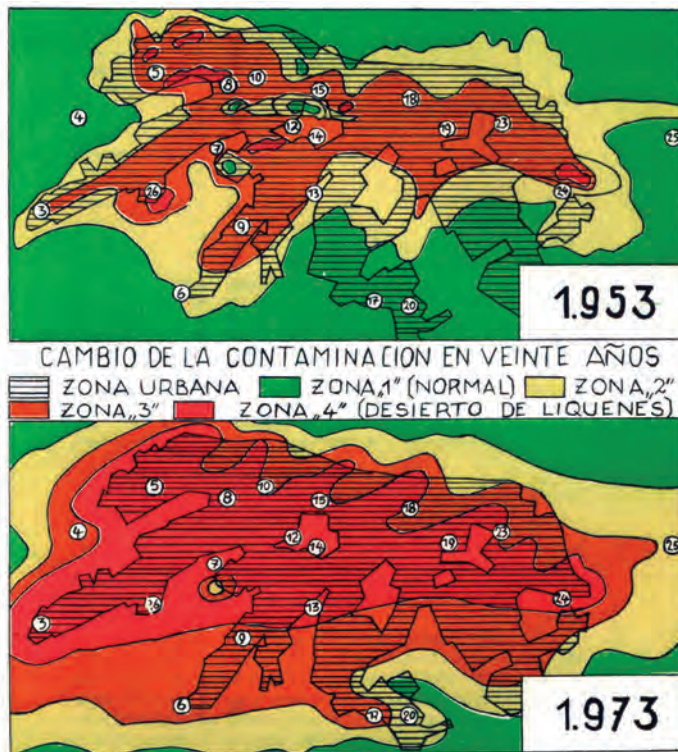


Figura 1: Contaminación en el valle de Caracas en los años 1953 y 1973 (Tomado de Vareschi & Moreno 1973). Zona marrón= Zona 3, aire medianamente contaminado; Zona roja = Zona 4, aire fuertemente contaminado, desierto líquenico. Los números encerrados en círculos representan localidades.

bioindicador (Pignata 1998). En todo caso, estos trabajos de Vareschi tienen la virtud de haber ofrecido un alerta para las autoridades regionales y locales, y más aún para nosotros mismos, en el sentido de la urgencia de reducir los niveles de contaminación.

De acuerdo con Hawksworth *et al.* (2005), desde el descubrimiento en el siglo XIX de la posibilidad de usar los líquenes como bioindicadores de contaminación atmosférica, el número de investigaciones en este sentido en todas partes del mundo ha aumentado de manera vertiginosa, e incluso los estudiantes del Reino Unido tienen este tema como parte de sus programas de estudio. En Venezuela, hemos tenido la oportunidad de asesorar varios trabajos con esta temática y nos atrevemos a sugerir que un homenaje a Volkmar Vareschi sería ejecutar en los próximos años una investigación similar a las que hemos reseñado, a los sesenta años de haberse realizado por vez primera en América Latina.

El catálogo de los líquenes de Venezuela

La liquenología en Venezuela, entendida como el estudio organizado y sistemático de los hongos liquenizados o líquenes, se desarrolló sin lugar a dudas gracias a los esfuerzos de Volkmar Vareschi. Pero dejemos que el propio científico narre la situación en que se hallaba esta ciencia en el país a comienzos de la década de los años setenta:

«Así que para Venezuela la liquenología es completa terra incognita. Esto, por un lado significa seguramente un estímulo para ocuparse de esta materia, pero por otro lado deja entrever inesperadas dificultades. Faltan casi por completo tanto literatura como especímenes determinados en los herbarios, de modo que el liquenólogo depende solamente de la ayuda de científicos internacionalmente conocidos que poseen los conocimientos y los materiales a disposición para determinar los líquenes de nuestro país. A su vez, estos liquenólogos dependen de la actividad coleccionista de nuestros botánicos nacionales, si no quieren dejar en blanco a Venezuela como provincia liquenológica en el mapa florístico mundial. Por medio de cortos viajes, como de vez en cuando realizan los liquenólogos en nuestro país, no se puede obtener una sinopsis. Para esto, es necesario, una amplia actividad coleccionista y preparadora de largos años en toda Venezuela» (Vareschi 1973).

Es pertinente acotar que la calificación de *terra incognita*, que Vareschi otorgó a comienzos de los años setenta a la liquenología en Venezuela, podría haberse extendido sin mayores cambios a todas las naciones latinoamericanas. A título de ejemplo de esta apreciación, tomamos la referencia de A. Cabrera en 1979 (citado por Calvelo 1998), quien señalaba que el estudio de los líquenes en Argentina no se ha desarrollado tanto como otros grupos, y que lo que se conoce de los mismos se debe principalmente a investigadores extranjeros. Asimismo, D. Galloway (1998) comenta que los líquenes de Chile son un ejemplo típico de la situación de *«orfandad que tienen algunos grupos botánicos»*, en el sentido de carecer de mayor interés para los investigadores del país. Un último pero dramático ejemplo se refiere a Bolivia, que a pesar de ser un país megadiverso con más de un millón de kilómetros cuadrados, sólo se han reportado 438 especies de líquenes, lo que constituye apenas un 15 % de las 3.000 a 4.000 especies estimadas para este país (Lücking *et al.* 2004).

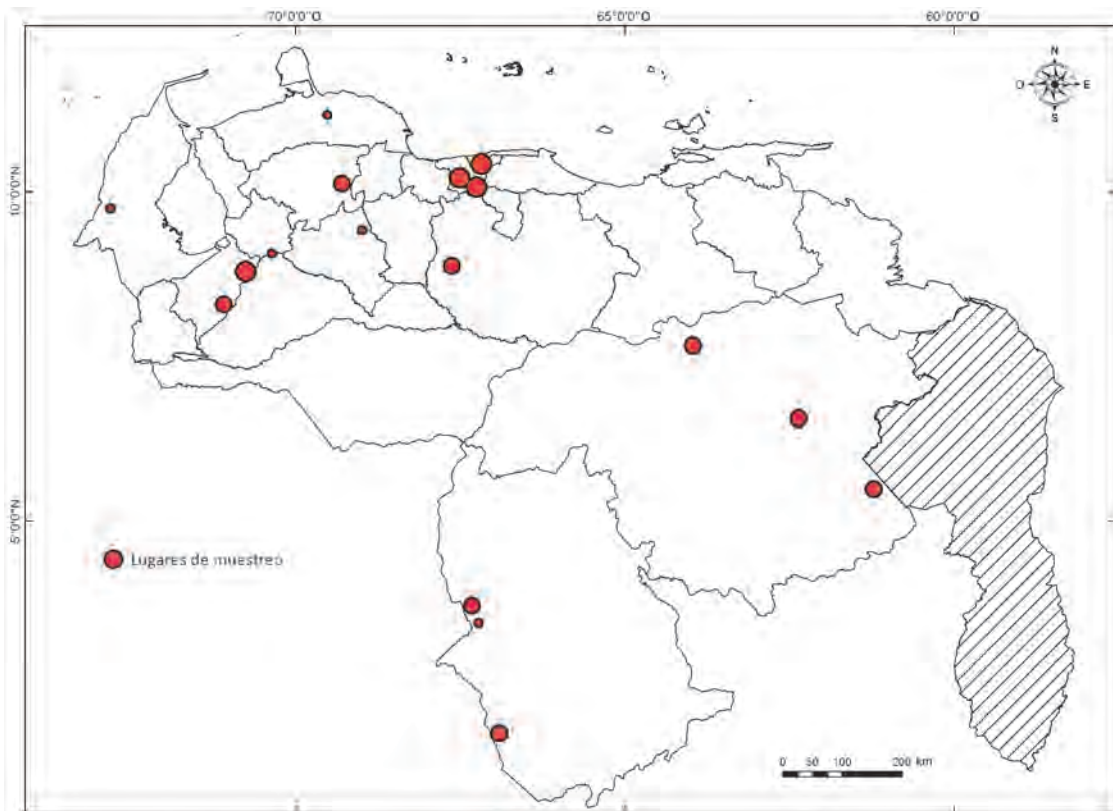


Figura 2: Sitios de muestreo de líquenes de Volkmar Vareschi (1953-1973). Nota: el área del círculo es proporcional al número de recolectas.

Luego de un año de su llegada a Venezuela, Vareschi en compañía de su esposa o con el concurso de otros investigadores extranjeros, comenzó una actividad de recolección de líquenes que abarcó varias regiones del país. Como resultado de esas recolecciones se publicaron algunos trabajos (Dodge & Vareschi 1956; Vareschi 1962, 1970, 1973) y se incorporaron al Herbario Nacional de Venezuela (VEN) cerca de 2193 muestras. Es de hacer notar que Vareschi envió muestras liquénicas venezolanas a los herbarios de Hamburgo, Alemania (HBG) y Ginebra, Suiza (G).

El Catálogo de Líquenes de Vareschi, publicado en 1973, da cuenta de la situación liquenológica en Venezuela para 1972 con base en los registros depositados en el Herbario Nacional de Venezuela. En este catálogo se incluyen 429 especies agrupadas en 52 géneros en orden alfabético (Vareschi 1973). Una buena parte de las muestras liquénicas citadas en el catálogo fueron determinadas por prestigiosos liquenólogos extranjeros, entre ellos los científicos estadounidenses C. W. Dodge (1895-1988) del Missouri Botanical Garden y del Herbario de la Universidad de Harvard y M. E. Hale Jr. (1928-1990) del Smithsonian Institute.

De acuerdo a Hernández (2010), Vareschi recolectó líquenes en Caracas y sus alrededores (se tiene un importante número de muestras procedentes del sector «Los Guayabitos», al sureste de Caracas), región andina, Aragua (Parque Nacional Henri Pittier), Falcón, Bolívar y Amazonas. (Figura 2).

El Catálogo de Líquenes de Vareschi constituye la base para los estudios liquenológicos en Venezuela; sin embargo, han pasado 40 años de su publicación y en

consecuencia, muchos de los nombres científicos de los líquenes requieren de actualización. En el 2004, Hernández y Moreno rindieron un modesto homenaje al Dr. Volkmar Vareschi, actualizando las especies del género *Parmelia*, incluidas por él en su catálogo. Los resultados de este trabajo (Hernández y Moreno 2005) se presentaron en Curitiba, Brasil, durante la VII Reunión del Grupo Latinoamericano de Lichenólogos (GLAL-VII).

En su catálogo, Vareschi menciona algunas aspiraciones relativas al futuro de la liquenología en el país, vamos a transcribirlas textualmente:

«Nuestro programa contempla realizar una buena parte de las determinaciones aquí mismo en el país. Para ello es indispensable una progresiva ampliación de nuestro herbario de líquenes, la instalación de un laboratorio bioquímico liquenológico, completar la biblioteca liquenológica, el intercambio con otros herbarios especialmente de los países tropicales vecinos y la formación de jóvenes liquenólogos en nuestra universidad» (Vareschi 1973).

Todas estas aspiraciones (excepto, la última de ellas) fueron hechas realidad más de diez años después, de nuevo por una sola persona, Manuel López Figueiras, eminente liquenólogo de la Universidad de los Andes en Mérida, Venezuela, quien ante el hecho cierto de hallarse prácticamente sin pares nativos para desarrollar estudios liquenológicos en Venezuela, afirmaba lo siguiente:

«Lamentablemente nadie se ocupa de los líquenes en estos momentos, las Escuelas de Biología de las distintas Facultades de Ciencias los mencionan muy brevemente, quizás por carecer del personal idóneo tanto para la enseñanza como para la investigación [...] el autor se confiesa desilusionado en vísperas de su jubilación y retiro de la Universidad de los Andes; el panorama que la liquenología venezolana ofrece a sus ojos es bastante desalentador» (López 1986).

Han pasado más de 25 años de esta afirmación y podemos constatar que la situación actual de la liquenología en Venezuela, como describiremos más adelante, ha mejorado pero aún no de manera sustancial.

Vareschi aportó por lo menos una nueva especie a la liquenobiota mundial, nos referimos a *Ramalina dictyota* C. W. Dodge & Vareschi, cuyo tipo se conserva en el Herbario de Hamburgo (HBG). Por su innegable contribución al desarrollo de la liquenología nacional y mundial, le fueron dedicadas dos especies: *Cladonia vareschii* Ahti 1986; Cladoniaceae y *Ramalina vareschii* V. Marcano & A. Morales 1994; Ramalinaceae.

El género *Usnea* en Venezuela

***Usnea*, «*crux lichenogorum*»**

Los líquenes del género *Usnea* son muy fáciles de reconocer en el campo por cuanto son organismos fruticosos, compuestos por ramas con simetría radial y con un eje central condroide consistente de una banda cartilaginosa de hifas orientadas longitudinalmente (Kirtz *et al.* 2006). Algunas claves analíticas para líquenes segregan

a *Usnea* sin más preámbulos, diciendo: talo fruticoso con un cordón central duro, el cual se hace visible al estirar el talo (Chaparro & Aguirre 2002). El género *Usnea* es cosmopolita, se distribuye desde las áreas polares hasta las regiones tropicales y su monofilia ha sido confirmada por métodos filogenéticos moleculares (Ohmura 2012)

El metabolito secundario más importante en este líquen es el ácido úsnico, uno de los ácidos liquénicos más comunes. Este ácido presenta actividad antibacteriana, antifúngica, antiparasitaria y antineoplásica; además, ha sido usado como expectorante (Rodríguez & Estrabou 2008; Lukac 2010). Por otra parte,

las especies del género *Usnea* son consideradas como excelentes biomonitores de contaminación atmosférica, dada su extraordinaria sensibilidad a cambios en la calidad del aire (Rodríguez & Estrabou 2008; Lukac 2010).

Es muy sencillo reconocer al género *Usnea* en el campo o en muestras de herbario, pero no puede decirse lo mismo de las especies del género. La taxonomía de *Usnea* es considerada por la mayoría de los liquenólogos modernos como excepcionalmente difícil, ya que la casi totalidad de las especies descritas parecen estar conectadas por numerosas formas transicionales, lo que impide el reconocimiento de especies bien definidas (Clerc 1998). Según Vareschi (2001), en los herbarios americanos y europeos, al lado de delgados fascículos con muestras de especies determinadas de *Usnea*, se encuentran cajas llenas de muestras no determinadas esperando hasta decenios para ser estudiadas.

El género *Usnea* tiene, según Herrera-Campos *et al.* (1998), una espectacular plasticidad de caracteres, tales como: hábito, color, pigmentación de la parte basal, longitud del talo, densidad de ramificación, desarrollo y densidad de fibrilas, faveolos, isidios e isidiomorfos, forma de las papilas, y grosor y crecimiento de los ápices. Trabajos recientes que tratan de la taxonomía de *Usnea* han puesto un mayor peso en caracteres menos variables, tales como: sustancias químicas presentes, morfología de los soraliolos, longitud de las esporas, grosor de la corteza y médula, y se han incluido datos climáticos y geográficos (Herrera-Campos *et al.* 1998).



Figura 3: Género *Usnea*, A: *Usnea* sp. saxícola; B: *Usnea* sp. epífita.

La monografía mundial del género *Usnea* fue publicada entre 1936 y 1938 por el investigador polaco Josef Motyka, quien llegó a reportar 451 especies y numerosas entidades infraespecíficas; sin embargo, varios autores consideran a muchos de sus taxones como modificaciones ambientalmente inducidas (Halonen *et al.* 1998). Para algunos autores como Kirk *et al.* (2008), el género *Usnea* incluye más de 600 especies y es uno de los más grandes dentro de las Parmeliaceae, pero otros investigadores como Ohmura (2012) son más conservadores y consideran que este género está compuesto por sólo 300 especies.

Como puede apreciarse, el panorama en cuanto a la investigación taxonómica del género *Usnea* no estaba nada claro para la época de Volkmar Vareschi; y sin embargo, desoyendo las advertencias de sus colegas europeos («no se meta en eso», «usted si es osado», «eso es una empresa perdida»), Vareschi decidió servir a la liquenología, reformando en alguna medida el sistema taxonómico de *Usnea*, «corriendo el riesgo de sus propias equivocaciones», como él mismo afirmaba.

«El género *Usnea* en Venezuela» (Vareschi 2001) fue el último trabajo de investigación científica del Dr. Volkmar Vareschi, por cuanto fue culminado en diciembre de 1990, pocos meses antes de su fallecimiento. Comienza haciendo una importante reflexión sobre las consecuencias de aplicar a la taxonomía de este género, un concepto demasiado estrecho de especie, que conduce a la situación extrema: un carácter = una especie. Según Vareschi (2001), Motyka, el gran monografista de *Usnea*, cayó en esa tentación, y de allí el muy elevado número de especies que determinó para ese género. De acuerdo con Clerc (1998), Motyka aceptó 140 taxones de *Usnea* sólo para Europa, 79 más de las que se conocían entre 1936 y 1938, cuando elaboró su monografía.

Vareschi reconoce en su trabajo el enorme esfuerzo desplegado por J. Motyka al estudiar durante más de 15 años más de 60.000 especímenes de *Usnea*, a fin de publicar su monografía; sin duda, una referencia fundamental dentro de la liquenología. Sin embargo, le critica algunos aspectos adicionales al ya comentado anteriormente, entre ellos: el exceso del prefijo «sub» para denominar nuevas especies (*subcomosa*, *subcavata*, *subcornuta*, por ejemplo), lo cual exige demasiado a la imaginación del usuario de la obra; el hecho de establecer una nueva especie basándose a veces en una sola muestra; el uso de un latín demasiado elegante y florido para describir científicamente una especie; en algunos casos se aprecia falta de información sobre el resultado de pruebas químicas; errores en la elaboración de las claves para las especies; se aprecian algunas contradicciones entre las claves y las descripciones. En todo caso, en las propias palabras de Vareschi (2001) «[...] el problema más cuestionable de la obra de Motyka, en primer término, lo es el fatal concepto de especie».

Un segundo aspecto de la obra de Vareschi, que estamos comentando, es lo referente a la selección y discusión de caracteres para la diferenciación de las especies de *Usnea* localizadas en Venezuela. Los caracteres que él usó pueden clasificarse entre: morfológicos (longitud del talo, color del talo, grietas, tipo de ramificación, fibrillas, papilas, soralios e isidios, entre otros), anatómicos (observaciones de cortes transversales del talo) y químicos (por ejemplo, reacción de la médula y la corteza, por separado, al KOH). Vareschi estudió hasta 3.000 muestras de *Usnea*, muchas de ellas recolectadas por Manuel López Figueiras, y llegó a analizar hasta 120 «propiedades diferentes» para cada una de las 43 especies determinadas.

Vareschi propuso 16 nuevas especies de *Usnea* para la ciencia; sin embargo, aparentemente ninguna ha sido aceptada como válida hasta la fecha. El trabajo de Vareschi sobre el género *Usnea* concluye con una clave analítica para las especies descritas en el texto.

Estado actual y perspectivas de desarrollo de la liquenología en Venezuela

A pesar de los esfuerzos de Volkmar Vareschi y de otros liquenólogos que dedicaron gran parte de su vida al estudio de este componente de nuestra biota, la liquenología en Venezuela se encuentra todavía en estadios tempranos de desarrollo. Aun cuando se conocen más de 1.400 especies liquénicas para Venezuela (se cree que existen cerca de 20.000 especies en el mundo), muchas no están representadas en nuestros herbarios y es muy escaso el número de claves y monografías que permitan su determinación en el campo. Por otra parte, es sumamente bajo el número de investigadores venezolanos interesados actualmente en estos organismos, lo cual seguramente tiene varias explicaciones, entre ellas: la relativamente escasa importancia económica de este grupo y la poca relevancia que se ha dado a los hongos liquenizados en el sistema educativo venezolano.

En los últimos años se han hecho algunos esfuerzos a título educativo por divulgar entre la ciudadanía, particularmente entre nuestros estudiantes, información relativa a los hongos liquenizados de nuestro país. Merecen citarse en este sentido los trabajos de Moreno *et al.* (2007) y Farci *et al.* (2011).

Uno de los autores de este trabajo (J. Hernández) ha participado de manera entusiasta en las reuniones que periódicamente realiza el Grupo Latinoamericano de Lichenólogos (GLAL), y propició la visita al país de eminentes liquenólogos, entre ellos Robert Lücking, Klaus Kalb, Tassilo Feuerer y Alba Yánez. En 2008, Hernández fundó el Grupo Venezolano de Lichenólogos (GVL), cuyos miembros han intervenido activamente en salidas de campo, talleres y simposios de líquenes. El GVL ha apoyado también la realización de tesis y pasantías en distintas áreas de la liquenología, y actualmente tiene como proyecto principal el censo de los líquenes depositados en los herbarios venezolanos. Este grupo, bajo la coordinación de J. Hernández, será el motor de la XI Reunión del GLAL, a celebrarse en Caracas durante el mes de noviembre del año 2013.

Todavía falta mucho por hacer en liquenología en Venezuela, y mucho por recorrer y recolectar; pero nuestro país ya no es «*terra incognita*» como apuntaba Vareschi, y el panorama liquenológico venezolano no es «desalentador», como afirmaba el Dr. López Figueiras.

Bibliografía

- Calvelo S (1998) Lichenology in Argentina: past, present and future. En: Marcelli M & RD Seaward (Eds.) *Lichenology in Latin America, History, Current Knowledge and Application*. CETESB. São Paulo. Pp. 1-24.
- Chaparro M & J Aguirre (2002) *Hongos liquenizados*. Colección Textos, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 220 pp.

- Clerc P (1998) Species concept in the Genus *Usnea* (Lichenized ascomycetes) *Lichenologist* 30(4-5):321-340.
- Dodge CW & V Vareschi (1956) Resultados liquenológicos de excursiones efectuadas en Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 2(1):1-12.
- Farci G, Herrera M A, Roa F & J Hernández (2011) Los líquenes, curioso matrimonio botánico. *Cuaderno de Botánica* 1. Universidad Pedagógica Experimental Libertador, Instituto Pedagógico de Barquisimeto. Venezuela. 43 pp.
- Farrar JF (1976) The lichen as an ecosystem: observation and experiment. En: Brown DH, Hawksworth DL & RH Bayley (Eds.) *Lichenology: Progress and Problems*. Academic Press. London. Pp. 385-406.
- Galloway DJ (1998) The lichens of Chile: present knowledge and future prospects. En: MY Marcelli & RD Seaward (Eds.) *Lichenology in Latin America, History, Current Knowledge and Application*. CETESB. São Paulo. Pp 87-100.
- Gilbert OL (1973) Lichens and air pollution. En: Ahmadjian V & M Hale (Eds.) *The Lichens*. Academic Press. New York y Londres. Pp 443-472.
- Godínez JL & M Ortega (1989) Liquenología de México: historia y bibliografía. Cuadernos 3. Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. 46 pp.
- Halonen P, Clerc P, Goward T, Brodo IM & K Wulff (1998) Synopsis of the Genus *Usnea* (Lichenized Ascomycetes) in British Columbia, Canada. *The Bryologist* 101(1):36-60.
- Hawksworth D, Iturriaga T & A Crespo (2005) Líquenes como indicadores inmediatos de contaminación y cambios medio ambientales en los trópicos. *Revista Interamericana de Micología* 22:71-82.
- Hawksworth DL, Sutton BC & GC Ainsworth (1983) *Ainsworth & Bisby' Dictionary of the Fungi, Including the Lichens*. 7th Ed. Commonwealth Mycological Institute. Kew. 445 pp.
- Hernández JE (2010) Líquenes del Herbario Nacional de Venezuela (VEN) y sus muestras tipo. *Acta Botanica Venezuelica* 33(2):363-376.
- Hernández JE & E Moreno (2005) Colección de líquenes de Volkmar Vareschi. *Libro de resúmenes, GLAL 7* (7.^{mo} Encuentro del Grupo Latinoamericano de Liquenología), Curitiba, Brasil.
- Herrera-Campos MA, Clerc P & T Nash III (1998) Pendulous species of *Usnea* from the temperate forests in Mexico. *The Bryologist* 101:303-329.
- Kirk P, Cannon P, Minter D & J Stalpers (2008) *Dictionary of the Fungi*. Décima edición. CAB International. U.K. 784 pp.
- Kirtz N, Printzen CH, Sancho L & H Thorsten (2006) The phylogeny and classification of *Neuropogon* and *Usnea* (Parmeliaceae, Ascomycota) revisited. *Taxon* 55(2):367-376.
- Larcher W & V Vareschi (1988) Variation in morphology and functional traits of *Dictyonema glabratum* from contrasting habitats in the Venezuelan Andes. *Lichenologist* 2:269-277.
- López Figueiras M (1986) *Censo de macrolíquenes venezolanos de los estados Falcón, Lara, Mérida, Táchira y Trujillo*. Universidad de Los Andes, Facultad de Farmacia. 521 pp.
- Lukac M (2010) Contribution to the genus *Usnea* in Slovaquia III. Tomus LVII: 1-10.
- Lücking R, HJM Sipman & L Umaña-Tenorio (2004) TICOLICHEN - The Costa Rican lichen biodiversity inventory as a model for lichen inventories in the tropics. En: Rand T & A Saag (Eds.) *Book of Abstracts of the 5th IAL Symposium. Lichens in Focus*. Tartu University Press. Tartu. Pp. 1-32.
- Marcano V (2003) Líquenes. En: Aguilera M, Azócar A & E González Jiménez (Eds.) *Biodiversidad en Venezuela, Tomo I*. Fundación Polar y Ministerio de Ciencia y Tecnología. Caracas. Pp. 104-116.

- Mata L (1995) Géneros de líquenes de la zona occidental del estado Sucre, Venezuela. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 55(144):41-53.
- Mata L & Lampe W (1994) Taxonomía de líquenes en la isla de Margarita, Venezuela. *Ernstia* 3(3 y 4):131-134.
- Moreno E (2008) La botánica criptogámica: seis personajes en busca de autor; bacterias, algas, hongos, líquenes, briofitos y helechos. *Simposio de Criptógamas. XVII Congreso Venezolano de Botánica*. Maracaibo, estado Zulia, Venezuela.
- Moreno E, Sánchez A & J Hernández (2007) *Guía ilustrada de hongos liquenizados de Venezuela*. Ediciones del Departamento de Publicaciones. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas. 94 pp.
- Nash III T (2010) Introduction to Lichen Biology. En: Nash III T (Ed.) *Lichen Biology*. Second Edition. Cambridge University Press. United Kingdom. Pp. 1-8.
- Nava M (1991) *Propiedades antibacterianas de algunas especies liquénicas venezolanas*. Trabajo de ascenso para optar a la categoría de Profesor Titular. UPEL-IPC. 66 pp.
- Ohmura Y (2012) A synopsis of the lichen genus *Usnea* (Parmeliaceae, Ascomycota) in Taiwan. *Memoires National Museum Natural Sciences, Tokyo* 48:91-137.
- Pignata ML (1998) Studies on lichens and atmospheric pollution in Argentina. En: Marcelli MP & MR Seaward (Eds.) *Lichenology in Latin America*. CETESB. São Paulo. Pp. 160-164.
- Purvis W (2000) *Lichens*. Smithsonian Institution Press. Washington, DC and The Natural History Museum. London. 112 pp.
- Rodríguez JM & C Estrabou (2008) *Usnea amblyoclada* «Barba de piedra» (Ascomycetes liquenizados) en Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 43:3-4.
- Sancho LG, de la Torre R, Horneck G, Ascaso C, de los Ríos A, Pintado A, Wierzchos J & M Schuster (2007) Lichens survive in space: Results from the 2005 LICHENS experiment. *Astrobiology* 7(3):443-454.
- Tehler A & M Wedin (2010) Systematics of lichenized fungi. En: T. Nash III. (Ed.) *Lichen Biology*. Second Edition. Cambridge University Press. United Kingdom. Pp. 336-352.
- Ulloa M (1991) *Diccionario ilustrado de Micología*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 310 pp.
- Vareschi V (1936) Die Epiphytenvegetation von Zürich. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 46:445-488.
- Vareschi V (1953) La influencia de los bosques y parques sobre el aire de la ciudad de Caracas. *Acta Científica Venezolana* 4(3):89-95.
- Vareschi V (1955) Monografías geobotánicas de Venezuela I: Rasgos geobotánicos sobre el Pico de Naiguatá. *Acta Científica Venezolana* 6(5-6):180-201.
- Vareschi V (1956) Algunos aspectos de la ecología vegetal de la zona más alta de la Sierra Nevada de Mérida. *Revista de la Facultad de Ciencias Forestales, ULA* 3(12):3-15.
- Vareschi V (1958) Acerca de la ecología vegetal de unas cuevas andinas de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 2(23):273-289.
- Vareschi V (1962) Resultados liquenológicos de excursiones efectuadas en Venezuela, *Acta Biológica Venezuelica* 3(14):201-232.
- Vareschi V (1970) *Flora de los páramos de Venezuela*. Universidad de Los Andes, Ediciones del Rectorado. Mérida, Venezuela. 430 pp.
- Vareschi V (1970) Lichenologische Beiträge zum Eiszeitproblem in den Anden. *Deutsche Botanische Gesellschaft. Neue Folge* 4:81-88.

- Vareschi V (1973) Resultados liquenológicos de excursiones efectuadas en Venezuela, III. Catálogo de los líquenes de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 8(1-4):177-245.
- Vareschi V (2001) El género *Usnea* en Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* 61(4):9-63.
- Vareschi V & E Moreno (1973) La contaminación atmosférica en Caracas en 1953 y 1973. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 30:387-444.

De los Alpes a los Tepuyes: las experiencias de ecología montana de Volkmar Vareschi en la Guayana

Otto Huber

Fundación Instituto Botánico de Venezuela «Dr. Tobías Laser», Caracas, Venezuela.

Resumen

Desde el primer día de su llegada a Venezuela en 1950, Volkmar Vareschi quedó sumamente impresionado de las montañas tropicales: sus laderas cubiertas por densos bosques montanos y empinadas sabanas y –especialmente– la vegetación altimontana por encima del límite de las selvas nubladas fueron los primeros objetos de investigación del hasta entonces asiduo ecólogo alpino. Después haber subido al Ávila, La Silla y el Pico de Naguayá en la cordillera de la Costa, y a los picos andinos de la Sierra de Mérida y de la Culata, se le ofreció la extraordinaria oportunidad de conocer también otras montañas, jamás vistas antes, como lo son los tepuyes de la Guayana. Vareschi, junto con Ludwig Schnee y Ernesto Foldats, formó parte del equipo botánico de la UCV, que participó en la expedición científica a la Meseta del Auyán-tepui en abril de 1956. En aquella época ya había iniciado sus estudios sobre la flora pteridológica del país y por eso concentraba sus exploraciones hacia este grupo de plantas hasta entonces muy poco conocidas desde las cumbres tepuyanas. Vareschi siguió explorando tepuyes en los estados Bolívar y Amazonas durante 1975, 1977 y luego repetidamente en la década de los '80. En estas expediciones se dedicó al estudio fisionómico y fitosociológico de los diferentes tipos de vegetación altotepuyana; parte de estas observaciones fueron publicadas en su libro de ecología tropical en 1980 y 1992 y en el libro sobre el macizo del Chimantá en 1992. Además contribuyó numerosas ilustraciones de campo (acuarelas) en el libro de Uwe George *Inseln in der Zeit* [= «Islas en el tiempo»], que representan perfiles vegetacionales de alta calidad. Si bien Vareschi no logró publicar sus extensas notas de campo recolectadas en sus expediciones a varias cumbres tepuyanas, su permanente fascinación y entusiasmo por estos ecosistemas únicos en el mundo merecen ser reconocidos. Hoy más que nunca se requieren estudios ecológicos no solamente a nivel de las especies, sino también ecosistémico, para enfrentar y posiblemente mitigar los efectos de los cambios globales sobre nuestra única e insustituible naturaleza tepuyana.

Introducción

La gente originaria del Tirol, una región ubicada en el corazón de los Alpes, desarrolla desde su nacimiento una actitud muy peculiar hacia sus montañas: por un lado son puntos de referencia y de orientación permanente, no solamente en sentido geográfico, sino también hidrológico y climático a lo largo de las cuatro estaciones del año; por el otro, sus laderas más o menos inclinadas representan importantes y milenarias zonas «alpinas» de vida desde los fondos de valle hasta el límite de las nieves; y finalmente, estas mismas montañas constituyen también permanentes fuentes de preocupación por sus imprevisibles fenómenos de impactos físicos causados por derrumbes, deslaves y avalanchas de nieve, según la estación del momento.

Por lo tanto, no es de extrañar que un botánico y ecólogo como Volkmar Vareschi, nacido en el valle del río Inn al pie de una de las cadenas montañosas más espec-

tabulares de los Alpes orientales, la *Nordkette* [= Cadena del norte], haya dedicado la mayor parte de sus estudios precisamente a estas montañas, incluyendo los densos bosques de coníferas de las laderas medias (Vareschi 1933), las praderas alpinas de la zona superior (Vareschi & Krause 1937) y hasta los mismos glaciares en la región de las cumbres (Vareschi 1942).

Debido al carácter de cordillera plegada de los Alpes, en la cual las elevaciones actuales han sido formadas por las fuerzas de choque entre dos placas continentales (la africana contra la europea), este arco montano –que se extiende desde el mar Mediterráneo cerca de la frontera italo-francesa hasta las puertas de Viena en Austria oriental– está constituido mayormente por montañas con típicas geofor-
mas cónicas alineadas a lo largo de grandes valles longitudinales y transversales, formando un sinnúmero de colinas, sierras y serranías internas entre 500 y 4.500 msnm aproximadamente. Las enormes fuerzas tangenciales y verticales liberadas en los períodos de colisión entre las placas (sucedidos mayormente al final de la era mesozoica) produjeron múltiples procesos de levantamiento, doblamiento y deslizamiento de los estratos rocosos, formando pliegues más o menos inclinados, los cuales, al fracturarse y erosionarse, evolucionaron lentamente hacia el típico paisaje alpino de hoy constituido por un «mar de cumbres y picos cónicos o redondeados», dependiendo en gran medida de la constitución geológica de las rocas madre involucradas en estos procesos.

Cordilleras plegadas y luego fragmentadas son frecuentes en todos los continentes: las cadenas del Himalaya y de los Urales en Asia, los Andes en Suramérica, las Montañas Rocallosas en los Estados Unidos son todos el producto actual de procesos similares, pero acaecidos en eras diferentes.

En ciertas regiones del mundo, sin embargo, existen otras formas de montañas, que difieren radicalmente del modelo alpino, bien sea en su proceso de formación original, como también en su posterior modelaje erosional: en lugar de una secuencia de cumbres y picos, en estas montañas se observan topes planos más o menos extensos, usualmente sin laderas inclinadas, sino separadas de un basamento cónico mediante paredes entre 200 y 1.000 m de altura, que parecen impedir definitivamente cualquier posibilidad de comunicación o conexión directa entre la base y la cumbre de estas montañas.

Estas «mesetas» no son originadas por fuerzas tectónicas entre placas u otros movimientos de la costra terrestre. Más bien son el resultado de la acumulación de innumerables depósitos de capas de arena en mares o grandes lagunas, las cuales paulatinamente «crecen» en espesor durante el transcurso de muchos millones de años. Cada lámina «sedimentada» encima de la capa anterior aumenta el peso de todo el cuerpo sedimentario y este peso provoca la compactación de las capas en estratos más gruesos y finalmente la conformación de rocas muy duras (cuarcitas, areniscas) que pueden alcanzar un espesor de hasta 8 km. Tal fue el caso de las areniscas de la Formación (o Grupo) Roraima que se depositó en período precámbrico sobre el basamento de rocas ígneas del Escudo de Guayana, cuya extensión principal se ubica en el sur de Venezuela.

Hoy estas curiosas montañas «tabulares» con las cumbres aplanadas no superan los 3.000 msnm, ya que las capas superiores han sido erosionadas durante los últimos mil millones de años; además, los estratos de cuarcita o arenisca han sido sometidos a intensos procesos de fragmentación y resquebrajamiento, que dieron lugar –con el

pasar del tiempo– a la formación de valles y depresiones entre los varios fragmentos hasta tal punto que se formó una especie de «archipiélago» de islas rocosas tabulares sobre una superficie de aproximadamente 300.000 kilómetros cuadrados casi enteramente emplazados en los estados Bolívar y Amazonas de Venezuela. En partes del Edo. Bolívar estas mesetas son llamadas *tepuí* por algunos pueblos indígenas que viven a sus pies; también son consideradas como montañas sagradas o casas de los dioses, tal vez por su inaccesibilidad y por su frecuente techo de nubes que envuelve durante gran parte del año las zonas superiores de las mismas.

No sabemos si Volkmar Vareschi, al llegar a Venezuela en 1950, ya tenía conocimiento de la existencia de estas montañas tan peculiares en la región Guayana del sur de Venezuela. Por lo pronto parece que sus primeros años en el país fueron dedicados principalmente a la exploración botánica y ecológica de las montañas «tradicionales» de tipo alpino de la cordillera de la Costa y de los Andes. La Silla de Caracas, el Pico de Naiguatá, las filas altas del Parque Nacional Henri Pittier alrededor de Rancho Grande fueron todas visitadas por él en estos primeros tiempos y ya en 1951 aparecieron sus primeras publicaciones comparativas entre las cordilleras alpinas europeas y las tropicales. Sabemos que luego Vareschi se trasladó por unos meses a Mérida, realizando numerosas y extensas exploraciones botánicas en todas las sierras que rodean el valle del Chama, especialmente con la finalidad de recolectar material para su proyecto mayor, la elaboración de una monografía sistemática de los helechos de Venezuela. Tampoco dejó atrás su curiosidad ecológica, más bien aprovechó la oportunidad para examinar con propios ojos y mediciones específicas las diferencias ambientales entre los ecosistemas altoandinos de los páramos (entre 3.000 y 4.800 msnm) y aquellos acostumbrados de la región alpina y nival de sus Alpes nativos (Vareschi 1956, 1970).

Muy probablemente fue en 1952, durante la «Expedición limnológica alemana a Venezuela» organizada por su amigo Fritz Gessner, que Vareschi pisa por vez primera suelo Guayanés en la región del bajo Caroní. ¡Y fue justamente allí, en los saltos del Caroní, donde los dos investigadores hicieron –inconscientemente– su primer, aunque indirecto contacto con las cumbres tepuyanas: las aguas, de las cuales estaban midiendo minuciosamente las características físico-químicas, nacen precisamente en las cumbres del Roraima, Chimantá, Auyán-tepui y otras mesetas de esa extensa cuenca hidrográfica! Apenas cuatro años más tarde, Vareschi alcanzará la anhelada meta de sentir y disfrutar en carne propia el fascinante mundo altotepuyano.

Auyán-tepui

La exploración científica de las cumbres tepuyanas de la Guayana se inició un 18 de diciembre de 1884, cuando los ingleses Everard Im Thurn y Harry Perkins lograron superar la última barrera de las paredes del cerro Roraima y alcanzar la cumbre a una elevación de *ca.* 2.750 msnm; ellos no podían saber que habían apenas metido los pies sobre la tercera cumbre más alta de un conjunto de aproximadamente 50 montañas esparcidas sobre la porción central del Escudo de Guayana. Sin embargo, el extraordinario valor científico de la pequeña colección de plantas hecha por ellos despertó inmediatamente un gran interés en las instituciones científicas más prestigiosas de la época, con el resultado de dar inicio a una competencia cada vez más

intensa entre estas, para lograr obtener parte de estos tesoros naturales, que se vislumbraron encontrar en las otras cumbres.

Diez años más tarde, en 1894, se realizó la segunda –y mucho más extensa– exploración del Roraima, nuevamente a cargo de dos investigadores ingleses, Frederick McConnell y John J. Quelch; esta expedición fue seguida en 1909/10 por Ernst Ule del Herbario de Berlín. Pero a partir de 1920 y como consecuencia directa de la profunda crisis económica en toda Europa exhausta de una guerra extremadamente violenta y destructiva, las expediciones científicas comenzaron a ser llevadas a cabo principalmente por instituciones norteamericanas: por un lado el American Museum of Natural History de Nueva York inició su ciclo con la tercera ascensión al cerro Roraima en 1927/28, seguida por la expedición al cerro Duida (en el Edo. Amazonas) en 1928/29 y luego al cerro Auyán-tepui en 1937. Pocos meses antes, este último cerro había despertado el interés mundial al ser escenario del fallido aterrizaje de Jimmy Angel en su cumbre y la supervivencia milagrosa de los cuatro ocupantes del avión.

En la década de los años 40 del siglo pasado se sucedieron numerosas expediciones científicas a los tepuyes venezolanos; entre ellas, sin embargo, destacan las exploraciones ornitológicas de los Phelps (padre e hijo), las cuales, respaldadas por una sólida base financiera, fueron las primeras acciones de esta índole planificadas en Venezuela. En tal sentido se puede decir que la primera expedición netamente científica (mastozoológica, ornitológica y, en menor medida, botánica) al Auyán-tepui del 1937 fue también la primera expedición con participación venezolana (William H. Phelps), a pesar de ser realizada mayormente por personal del American Museum of Natural History, liderizado por G.H.H. Tate.

Debido a la incipiente situación de crisis mundial que desembocará pronto (en 1939) en el estallido de la Segunda Guerra Mundial con fuerte participación de Europa y los Estados Unidos, se interrumpieron abruptamente las expediciones foráneas a los tepuyes; este hecho, sin embargo, no impidió a Phelps seguir realizando sus propias exploraciones ornitológicas en todo el país y en el sur, bien fuera personalmente o a través de expertos exploradores como Félix Cardona.

Una vez terminada la conflagración mundial también en el frente asiático, después de 1947 volvieron a intensificarse rápidamente las iniciativas de exploración por parte de importantes instituciones norteamericanas, entre las cuales destaca por su organización metódica y prolongada en las dos décadas siguientes el programa *The Botany of the Guayana Highland* iniciado en Venezuela en 1947 por el New York Botanical Garden bajo la dirección científica y logística de Bassett Maguire. Paralelamente (pocas veces conjuntamente), Phelps y Maguire adelantaron en este período (aproximadamente hasta 1965) numerosas ascensiones a los diferentes complejos tepuyanos de la Guayana venezolana, planificadas minuciosamente y con grandes éxitos científicos en ambas áreas (ornitología y botánica, respectivamente). También en los años 50 vino Julian A. Steyermark, entonces afiliado al Field Museum of Natural History de Chicago, a dos expediciones al macizo del Chimantá.

A pesar de haberse fundado en Venezuela el Herbario Nacional en 1921 bajo Henri Pittier, esta institución tuvo una participación muy marginal en toda esta carrera de expediciones foráneas a la Guayana; por un lado le faltaba a Pittier el personal adecuado, por el otro albergaba pocas simpatías por Maguire, razón por la cual las relaciones entre el Herbario Nacional de Venezuela y el New York Botanical Garden quedaron muy limitadas, aun después de la muerte de Pittier en 1950.

Es en este contexto que la Escuela de Biología de la Universidad Central de Venezuela decide planificar una expedición propia a un tepuy y específicamente al Auyán-tepui. Entre los profesionales botánicos participó también Vareschi, junto con Ernesto Foldats (ambos de la Escuela de Biología de la UCV) y el profesor Ludwig Schnee, de la Facultad de Agronomía en Maracay (Lindorf 2006ab). Esta memorable expedición científica se llevó a cabo finalmente entre el 11 y el 28 de abril de 1956.



Figura 1. Expedición al Auyán-tepui en febrero de 1975 (V. Vareschi, M. de Huber, O. Huber, J. Bogner).

Los tres botánicos asignados a la expedición representaban distintas áreas de investigación: ecología vegetal, sistemática de helechos (V. Vareschi), sistemática de orquídeas (E. Foldats) y sistemática general de plantas (L. Schnee). A juzgar por los resultados publicados, la actividad principal de Vareschi estaba dirigida hacia la observación y recolección de las especies de helechos encontradas en las laderas y la cumbre del tepuy; en total fueron descritas y publicadas por él cuatro especies nuevas de esta montaña (Vareschi 1958, 1966). Por otra parte, no se tiene conocimiento de una publicación ecológica sobre alguno de los ecosistemas visitados durante esta expedición. Además, cinco nuevas especies de fanerógamas recolectadas por Vareschi en esta expedición fueron descritas por Maguire (1957) [*Everardia vareschii*, Cyperaceae], por Moldenke (1957) [*Paepalanthus auyantepuiensis*, *Paepalanthus venustoides* y *Syngonanthus vareschii*, Eriocaulaceae] y por Sternermark (1967) [*Tepuia vareschii*, Ericaceae].

Cuando Vareschi emprendió esta su primera ascensión a un tepuy –una empresa bastante exigente con un desnivel de ca. 2.000 m– había cumplido, apenas un mes antes, sus 50 años de edad; probablemente, él y Ludwig Schnee, el otro botánico, fueron los más viejos del cuerpo expedicionario ucevista. Sin embargo, parece que ambos resistieron muy bien a los desafíos de esta hazaña. ¡Cuál no sería la sorpresa –19 años más tarde– del padre capuchino en la Misión de Kamarata, cuando se tropezó con la misma persona y con la misma intención de subir a pie al Auyán-tepui! De hecho, en febrero de 1975, Volkmar Vareschi volvió a realizar esta laboriosa escalada, acompañado esta vez por Josef Bogner, jardinero jefe del Jardín Botánico de Munich (Bavaria, Alemania) y una joven pareja tirolesa recién establecida en Venezuela: María y Otto Huber, todos guiados y asistidos por seis alegres indígenas pemón de Kamarata (Figura 1).

Durante esta corta expedición (ca. 2 semanas), Vareschi no realizó investigaciones formales de campo, aunque sí observaba con gran interés los helechos y los líquenes a lo largo del camino; a veces no pudo resistir la tentación de hacer pequeñas colecciones especialmente de líquenes: ¡una de estas resultó ser una especie nueva para la ciencia,

Cladonia vareschii (Ahti 1986)! De resto, Vareschi disfrutó enormemente de la excursión que se llevó a cabo sin contratiempos y en plena armonía entre el maestro y sus discípulos bajo un cielo mayormente azul y límpido.

Para Vareschi esta fue su última expedición terrestre a los tepuyes; pocos años después los helicópteros comenzaron a surcar los cielos guayaneses y se inició –casi de golpe– una nueva era de exploraciones altotepuyanas. Cabe añadir, además, que para mí esta excursión al Auyán-tepui me ofreció mis primeros contactos con este fascinante mundo altotepuyano que luego adquiriría cada vez más importancia en el resto de mi vida profesional en Venezuela.

La ecología tepuyana de Volkmar Vareschi

La aparición y progresiva expansión del medio de transporte del helicóptero significó también para Vareschi una inesperada oportunidad de seguir visitando, aún con más de 70 años de edad, las anheladas cumbres tepuyanas. En aquella década de los años 80 no faltaron las ocasiones para participar en expediciones científicas a sitios siempre más alejados en la Guayana y Vareschi aceptaba con gran entusiasmo invitaciones recibidas en tal sentido.

El primero en invitar a Vareschi fue Charles Brewer-Carías, quien en enero de 1977, año de la creación del nuevo Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables (MARNR), estaba organizando una gran expedición multidisciplinaria a los cerros Roraima y Kukenam. Después de la sensacional exploración de las simas del Sarisariñama-tepui, realizada por Brewer-Carías y un nutrido grupo de colaboradores en 1974 con apoyo logístico masivo por helicóptero, se estaba iniciando una serie de expediciones multidisciplinarias a los mayores macizos tepuyanos de la Guayana venezolana.

Además de explorar detenidamente la flora, fauna y geología de estos dos cerros hasta entonces poco conocidos, Vareschi y el grupo de compañeros expedicionarios visitaron también las cumbres cercanas del Yuruaní-tepui y del Ilú-tepui en la cadena de los tepuyes orientales. Debido a su gran elevación, todos estos tepuyes reciben incesantemente los fuertes y húmedos vientos alisios del NE que impiden el crecimiento de vegetación mayor en gran parte de las superficies rocosas. Por lo tanto, la flora y la vegetación de estos sitios son muy distintas a las de la extensa altiplanicie del Auyán-tepui, donde se alternan densos bosquecillos con herbazales turbosos y grandes lajas abiertas, cubiertas con impenetrables arbustales.

Vareschi había quedado muy impresionado de esta expedición no solamente por haber sido su primera en helicóptero, sino también por el grupo científico interdisciplinario reunido por Brewer-Carías para esta ocasión. Pocos días después del regreso a Caracas, escribe un extenso informe titulado *Impresiones científicas durante la Expedición de Charles Brewer-Carías hacia el Roraima y el Kukenam-Tepui (Enero 1977) y confrontación de estas experiencias con las del Auyantepui de mis propias expediciones del año 1956 y 1975*; sin embargo, advierte que el mismo «[...] no es más que un borrador preliminar, incompleto y no apto para cualquier publicación!» Seguidamente comento ese documento haciendo modificaciones menores de estilo y gramática.

El informe de siete páginas, densamente mecanografiadas y corregidas a mano por el propio Vareschi y su esposa, contiene un total de 30 puntos que abarcan desde los aspec-

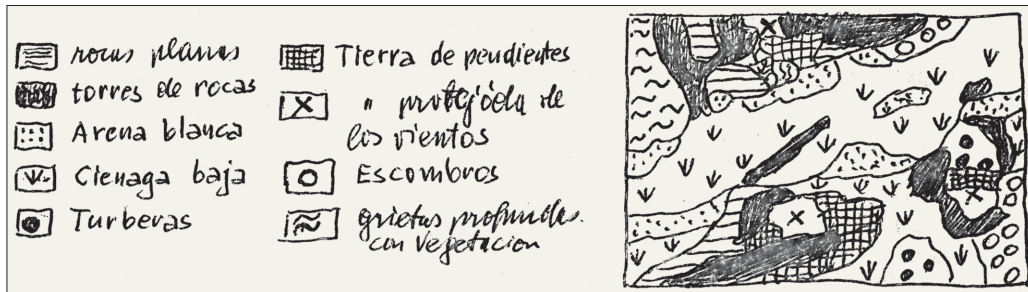


Figura 2. Dibujo de Vareschi de los distintos hábitats encontrados en los alrededores del campamento en el cerro Roraima, enero de 1977.

tos de terminología montana aplicable a estas mesetas, hasta consideraciones geológicas, etnográficas sobre la palabra «tepui», florísticas comparativas, climáticas, edáficas (particularmente granulométricas), y desde luego, sus propias observaciones ecológicas.

Después haber indicado que «[...]el factor 'aislamiento' convierte a cada cumbre tepuyana en una «isla propiamente [...] rodeada de selvas y sabanas con las cuales no hay comunicación biológica» [una referencia indirecta a la «Island Biogeography» de MacArthur y Wilson publicada 10 años antes], Vareschi le dedica varias páginas a un análisis preliminar de la vegetación encontrada en las cumbres del Roraima y del Kukenam: ante todo se queda sorprendido del complejo *mosaico de hábitats particulares* encontrado en las vecindades del campamento (Figura 2). En el punto 19 del informe acota:

«[...] según la estadística de mis anotaciones un 80 % de las especies son capaces de poblar más de seis de estos hábitats distintos. Naturalmente, la cobertura vegetal no es homogénea. Pero las diferencias no se expresan en primer lugar por su contenido en diferentes especies, sino más bien en una variación de la dispersión, la vitalidad, la densidad y los aspectos rítmicos de los mismos conjuntos de especies».

y en el punto 20 llega a afirmar:

«Parece que esas observaciones comprueban aquí un caso completamente nuevo para la ciencia: La dominancia macroclimática sobre los microambientes y el aislamiento traen por consecuencia la relativa pobreza de la flora y su casi homogénea distribución sobre el complejo mosaico de los hábitats sucesionales tan diferentes entre sí.»

Finalmente, Vareschi añade en el punto 21 del informe:

«[...] quizás también las relaciones de competencia entre las especies no son las mismas como en el resto del mundo: las pocas especies que pueden tolerar el macroclima forman un tapiz homogéneo que no es perturbado por especies de plantas adventicias de otras regiones.»

En este punto interrumpo mis comentarios sobre el informe de Vareschi, para señalar que estudios florísticos muy recientes llevados a cabo en la cumbre del cerro Roraima que nos indican que debido a la alta afluencia de turistas ya se han registrado más de una docena de especies exóticas que crecen en la cumbre, principalmente en los alrededores de los así llamados «hoteles» [= sitios de campamento protegidos] (Safont *et al.* en proceso). No se puede descartar que algunas de estas especies sean potencialmente invasoras y logren establecerse permanentemente en la vegetación altotepuyana natural adyacente; solamente mediante observaciones

florísticas prolongadas se podrá evaluar la capacidad real de colonización y establecimiento de estas especies alóctonas.

En los restantes diez puntos de este informe, Vareschi presenta una comparación florística entre las cumbres del Roraima y del Kukenam por una parte y la del Auyán-tepui por la otra, seguida por notas sobre la vegetación de las cuevas tepuyanas. También propone estudios analíticos sobre la forma, consistencia y disposición de las hojas, un tema que ocupó un rol central en todas sus investigaciones ecológicas desde los Alpes europeos hasta las montañas neotropicales. Finalmente, también analiza brevemente el llamativo fenómeno del intenso «reflejo azul» de ciertas láminas foliares y que impresiona a cualquier visitante de los paisajes altotepuyanos.

No quiero concluir estas primeras notas ecológicas sobre la flora y vegetación alto-tepuyana elaboradas por Vareschi, sin mencionar una afirmación casi anecdótica contenida en el punto 24 del informe de 1977:

«Surge la pregunta: ¿Cuál sería el nombre adecuado de la vegetación del Roraima y del Kukenam? Varios autores hablan de Matorrales andinos, Matorrales guyaneses o hasta Estepas altoguyanenses. Yo propondría el nombre de Páramos tepuianos» Páramo porque se trata de una vegetación altimontana con un espectro de formas biológicas similar, y tepuiano por sus peculiaridades inconfundibles».

Llama la atención el hecho como los ecólogos de campo nos preocupamos por aplicar nombres científicamente válidos y racionalmente comprensibles a las casi infinitas manifestaciones de la cubierta vegetal sobre la tierra; de hecho, ¡para nosotros, una terminología correcta y entendible constituye la base de cualquier estudio analítico comparativo!

Unos siete años después Vareschi volvió a ser invitado a participar en otra notable expedición científica tepuyana dirigida por Brewer-Carías, esta vez a un mundo totalmente distinto del Roraima y alejado de aquel por no menos de 750 km: una expedición multinacional y multidisciplinaria al cerro de la Neblina, organizada por la Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales y que se llevó a cabo entre 1983 y 1987. El cerro de la Neblina está ubicado en el extremo sur de Venezuela cerca del ecuador geográfico en la frontera con Brasil, siendo también la mayor elevación (3.014 msnm) de ese país (Brewer-Carías 1988); las expediciones de campo se realizaron durante los años 1984 y 1985, pero actualmente desconozco el año preciso en el cual Vareschi visitó el cerro.

Mientras tanto, en 1982 se había constituido en Caracas la Fundación TERRAMAR, S.C., la cual se dedicó, a partir de 1983, a adelantar una serie de expediciones multidisciplinarias a diferentes regiones y montañas de la Guayana venezolana. Al igual que el botánico Julian A. Steyermark, también Vareschi se hizo miembro de esta fundación y de esta manera pudo participar en varias expediciones a tepuyes ubicados en el Edo. Amazonas (Marahuaka, Huachamakari, Duida en 1985) y en el Edo. Bolívar (Auyán-tepui, Serranía Agparamán y la cadena de tepuyes orientales en 1986). En varias de estas salidas Vareschi estuvo acompañado por el periodista Uwe George de la revista alemana GEO, con quien mantuvo una colaboración activa de investigación, que se refleja frecuentemente en las publicaciones de GEO resultantes de estas expediciones, especialmente en el libro de Uwe George mencionado, donde Vareschi es ampliamente citado en varios capítulos. Ade-



Figura 3. Vida de campamento en el Chimantá 1985, con Vareschi en el fondo, ¡trabajando!

más, este libro está embellecido por numerosas ilustraciones científico-artísticas hechas por el propio Vareschi en el campo y mediante las cuales logra representar y hasta explicar muy bien los detalles importantes de las diferentes plantas y de sus comunidades estudiadas.

Finalmente, cabe mencionar también la activa participación de Vareschi en la 2ª expedición multidisciplinaria al Macizo del Chimantá ubicado en el sector occidental del Parque Nacional Canaima (Figura 3). Durante esta expedición, organizada en febrero de 1983 por el Grupo Científico Chimantá y apoyada por CVG-EDELCA, Vareschi tuvo por primera vez la oportunidad de estudiar las extensas colonias de *Chimantaea mirabilis*, que representan un impresionante paisaje vegetal comparable a los páramos altoandinos, ya que ambos biomas son dominados por plantas con forma de crecimiento caulirósula y que pertenecen a la misma familia Asteraceae. Además, en estos lugares crecían extensos bosques ribereños, herbazales, vegetación arbustiva saxícola, etc. que en su conjunto pueden considerarse como uno de los paisajes vegetales más complejos y diversificados del Pantepui oriental.

Para el libro *Chimantá, Escudo de Guayana: un ensayo ecológico tepuyano*, Vareschi escribió el capítulo 11 titulado *Observaciones sobre la dinámica vegetal en el macizo del Chimantá* (Vareschi 1992b). El mismo contiene, además de una introducción y un epílogo, cuatro piezas significativas, tal vez las primeras publicadas sobre ecología vegetal altotepuyana:

i) Las plantas pioneras

El autor analiza la sucesión de colonización primero de la roca desnuda, luego de las grietas sobre la roca (Figura 4) y finalmente las superficies planas abiertas, partiendo desde minúsculos líquenes epilíticos y luego pasando por pequeñas

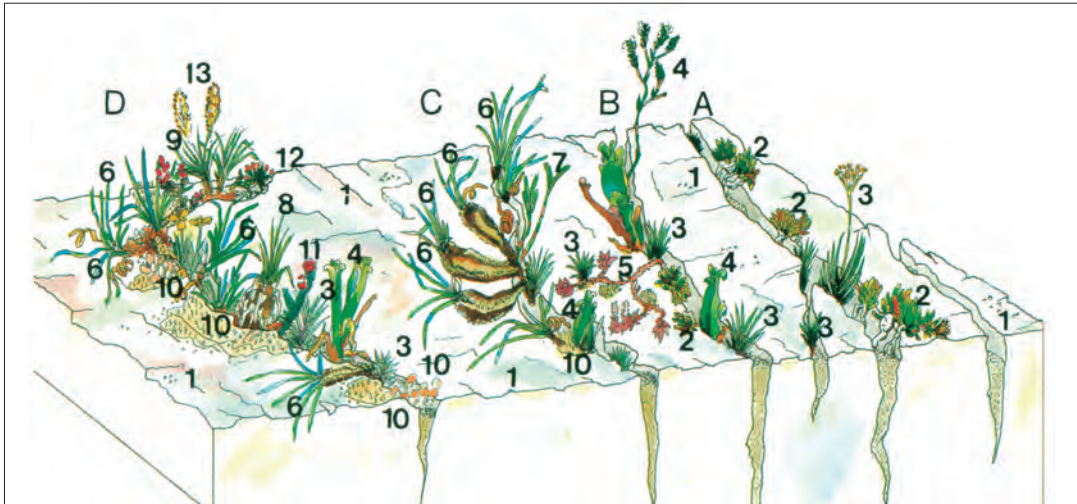


Figura 4. Acuarela de Vareschi de las plantas colonizadoras en grietas sobre la arenisca. 1) *Siphula* sp., 2) *Chimantaea huberi*, 3) *Nietneria corymbosa*, 4) *Brocchinia reducta*, 5) *Cyrilla racemiflora*, 6) *Stegolepis ligulata*, 7) *Epidendrum* sp., 8) *Brocchinia acuminata*, 9) *Thibaudia nutans*, 10) Alfombra de líquenes, 11) *Ledothamnus atroadenus*, 12) *Bonnetia roraimae*, 13) *Everardia vareschii*. (Con autorización de P. Vareschi, textos modificados de George 1988).



Figura 5. *Chimantaea huberi*, una diminuta Asteracea colonizadora saxícola del Chimantá.



Figura 6. Herbazal tepuyano en primer plano, rodeado de bosquesillo tepuyano; sobre la colina arbustales esclerófilos tepuyanos (Chimantá).

hierbas y sufrútices (Figura 5) hasta alcanzar verdaderas cubiertas herbáceas de Rapateaceae y otras monocotiledóneas altamente especializadas.

ii) El problema de los bosques monoespecíficos

Ha sido notado ya en publicaciones anteriores (Steyermark & Brewer-Carías 1976), que los bosques tepuyanos suelen ser dominados por una sola especie, casi siempre perteneciente al género *Bonnetia* de la familia homónima Bonnetiaceae (Figura 6). En este párrafo Vareschi analiza las formaciones boscosas en el Chimantá, para luego realizar comparaciones con tipos de vegetación similar en los Andes tropicales, específicamente los chirivales (dominados por *Polylepis sericea*).

iii) El bosque de *Bonnetia* como formación clímax

Descripción fisionómica y florística de bosquesillos de *B. roraimae* en dos hábitats diferentes (Figura 7).



Figura 7. Acuarela de Vareschi de un bosquecillo de *Bonnetia roraimae* en el Auyán-tepui. 1) *Bonnetia roraimae* (Theaceae), 2) *Brocchinia tatei* (Bromeliaceae), 3) *Aphanocarpus steinemarkii* (Rubiaceae), 4) *Xyris bicephala* (Xyridaceae), 5) *Macairea chimantensis* (Melastomataceae), 6) *Stegolepis ptaritepuiensis* (Rapataceae), 7) *Cottendorfia paludosa* (Bromeliaceae), 8) *Tillandsia turneri* (Bromeliaceae), 9) *Sphyraspermum buxifolium* (Ericaceae), 10) *Thibaudia nutans* (Ericaceae), 11) Cojines de musgo. (Con autorización de P. Vareschi, textos modificados de George 1988).

iv) Sucesión y diversidad de la vegetación del Chimantá

Comparación estadística entre comunidades vegetales pioneras, transicionales y clímax.

Debido al hecho que la publicación de este libro demoró varios años más de lo previsto inicialmente, Vareschi lamentablemente no pudo ver publicado su capítulo tepuyano chimantense. Las otras publicaciones de Vareschi relacionadas directamente con el bioma altotepuyano de Pantepui no son tan numerosas como p. ej. las dedicadas a las selvas óptimas, las sabanas o los páramos. Aún así, son notables desde varios puntos de vista.

En el artículo *Die Tafelberge* (1986, = *Las mesetas*) el autor nos ofrece un cuadro amplio sobre la vida vegetal que predomina sobre estas cumbres aplanadas totalmente aisladas del mundo que las rodea. Para ello describe la historia geológica del antiquísimo escudo de Guayana desde el momento de su deposición y su posterior fragmentación y finalmente erosión en mesetas aisladas (tepuyes). Debe decirse aquí que en los últimos 30 años se ha avanzado notablemente en la geología y particularmente en la geocronología de los cratones americanos, que permiten fechas referenciales muchísimo más precisas; de manera que varias de las hipótesis esgrimidas por Vareschi en este artículo del 1986 ya no son aceptadas en la actualidad. Seguidamente describe sumariamente algunas formaciones rocosas y plantas peculiares del macizo del Chimantá.

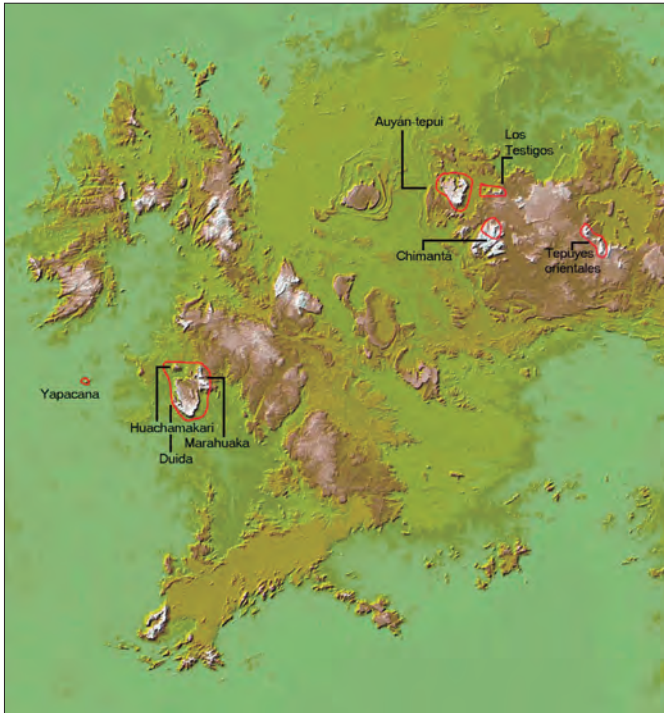


Figura 8. Mapa de los tepuyes visitados por Volkmar Vareschi en la Guayana venezolana 1956 - 1993.

Por otra parte, en su libro *Ecología de la vegetación tropical* (1980, ed. en alemán, 1992 ed. castellana), trata en escasas dos páginas el tema de los tepuyes, comparando las condiciones de vida de la cumbre del Auyán-tepui con aquellas, más desfavorables, de los tepuyes orientales, esencialmente el Kukenam.

Epílogo

¡Obviamente, Vareschi disfrutó, en la última década de su vida, la gran satisfacción de ver y de vivir con sus propios ojos el bioma altotepuyano de Pante-pui en casi toda su extensión e intensidad! (Figura 8).

Habiendo logrado subir fatigosamente dos veces a pie al Auyán-tepui, con 50 y 69 años, respectivamente, seguramente le permitió concentrarse, en todas las excursiones siguientes, a aquellas actividades que más placer le procuraban: por un lado la aguda observación científico-ecológica en una naturaleza que él mismo una vez llamó «fantástica» (Vareschi 1986), y por el otro entregarse a una apacible actividad de pintor. De hecho, las acuarelas y dibujos paisajísticos y botánicos de Vareschi constituyen uno de los puntos más atractivos en el de por sí magníficamente ilustrado libro de GEO sobre los tepuyes. Estas imágenes demuestran, con algunas pinceladas oportunamente coloreadas y resaltadas, una destreza poco común para destacar los puntos sobresalientes del paisaje vegetal o de la planta con el ojo de analizador del ecólogo; y también revelan una armonía interior muy firme y amplia, alimentada por la satisfacción de poder disfrutar plenamente y sin presiones este ambiente único, ¡el cual entonces sí se vuelve en una experiencia realmente «fantástica» tepuyana!

Bibliografía

- Ahti T (1986) New species and nomenclatural combinations in the lichen genus *Cladonia*. *Annales Botanici Fennici* 23(3):205-220.
- Brewer-Carías C (1988) *Cerro de la Neblina. Resultados de la expedición 1983-1987*. Fundación para el Desarrollo de las Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Caracas. 922 pp.
- George U (1988) *Inseln in der Zeit*. GEO Verlag. Hamburg. 366 pp.

- Lindorf H (2006a) *50 años de la expedición universitaria a la meseta Auyán-tepui*. Folleto de la Fundación Instituto Botánico, Instituto de Biología Experimental - IBE/UCV. Caracas. 9 pp., ilustr.
- Lindorf H (2006b) La expedición universitaria a la meseta Auyán-tepui, abril 1956. *Acta Botanica Venezuelica* 29(1):177-188.
- Maguire B (1957) Resultados botánicos de la expedición de la Universidad Central de Venezuela a la región del Auyantepui en la Guayana venezolana, abril de 1956. 1. – Una nueva especie de de la familia Cyperaceae. *Acta Botanica Venezuelica* 2(6):43-45.
- Moldenke H (1957) Resultados botánicos de la expedición de la Universidad Central de Venezuela a la región del Auyantepui en la Guayana venezolana, abril de 1956. 2. – Three new species of the family Eriocaulaceae. *Acta Botanica Venezuelica* 2(7):47-50.
- Safont E, BK Holst, T Vegas-Villarúbia, S Nozawa, Y Vivas, O Huber, A Silva & V Rull (2013) On the use of floristic surveys to track plant responses to climate change in Mount Roraima (Venezuela-Brazil-Guyana). [en proceso]
- Steyermark JA (1967) Flora del Auyan-tepui. *Acta Botanica Venezuelica* 2(5/8):5-370.
- Steyermark JA & C Brewer-Carías (1976) La vegetación de la cima del Macizo de Jaua. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 32(132/133):179-405.
- Vareschi V (1933) Waldtyp und Waldassoziation. *Centralblatt Gesamte Forstwesen* 60:166-176.
- Vareschi V (1942) Die pollenanalytische Untersuchung der Gletscherbewegung. *Veröffentlichungen Geobotanisches Institut Rübel Zürich* 19:1144.
- Vareschi V(1956) Algunos aspectos de la ecología vegetal de la zona más alta de la Sierra Nevada de Mérida. *Revista Facultad de Ciencias Forestales* 3(12):3-15.
- Vareschi V (1958) Resultados botánicos de la expedición de la Universidad Central de Venezuela a la región del Auyantepui en la Guayana venezolana, abril de 1956. 3. *Hymenophyllopsis universitatis*, a new species endemic to Guayana and its relatives. *Acta Botanica Venezuelica* 2(15):151-162.
- Vareschi V (1966) Pteridofitas nuevas de la flora de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 1 (2):83-120.
- Vareschi V (1970) *Flora de los páramos de Venezuela*. Universidad de Los Andes, Ediciones del Rectorado. Mérida, Venezuela. 430 pp.
- Vareschi V (1980) *Vegetationsökologie der Tropen*. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart. 293 [294] pp.
- Vareschi V (1986) Venezolanisches Mosaik. Venezuela und seine Landschaften 5. Teil. Die Tafelberge. *Nachrichten der Deutsch-Venezolanischen Gesellschaft* 4(1):20-26.
- Vareschi V (1992a) *Ecología de la vegetación tropical* [con especial atención a investigaciones en Venezuela]. Edición especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas. 306 [307] pp. [Versión aumentada y corregida de la 1.^{era} versión alemana, 1980].
- Vareschi V (1992b) Observaciones sobre la dinámica vegetal en el macizo del Chimantá. En: Huber O (Ed.) *Chimantá, Escudo de Guayana: un ensayo ecológico tepuyano*. Oscar Todt-mann Editores. Caracas. pp. 179-188.
- Vareschi V & E Krause (1937) *Der Berg blüht*. F. Bruckmann. München. 152 pp.

Los líquenes en el estudio de la contaminación atmosférica en la ciudad de Caracas, Venezuela

Raiza Fernández¹, Federico Galarraga¹, Jesús Hernández², Roschman González³ y Zully Benzo⁴

¹ Instituto de Ciencias de la Tierra, Centro de Geoquímica, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.

² Fundación Instituto Botánico de Venezuela «Dr. Tobías Lasser», Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.

³ Centro de Microscopía Electrónica, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.

⁴ Laboratorio de Química Analítica. Centro de Química. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Caracas, Venezuela.

Resumen

La conformación a partir del año 2005 de un equipo multidisciplinario e interinstitucional en el área ambiental, permitió iniciar en Venezuela las investigaciones sobre los líquenes como organismos útiles para estudiar el origen y distribución de los contaminantes del aire, especialmente en zonas urbanas. Este equipo continúa de alguna manera los trabajos de Volkmar Vareschi usando los líquenes como bioindicadores. Los resultados obtenidos con este método hasta el presente, han permitido evaluar el comportamiento de ciertos metales pesados en el aire de la ciudad de Caracas, a lo largo de un eje este-oeste, donde se observa un enriquecimiento relativo de metales hacia el oeste con los valores más altos del elemento plomo en Caño Amarillo y Parque Carabobo. En general, se observa que los elementos plomo, zinc y cobre son los que más se acumulan en todas las muestras, con valores máximos en una especie del género *Parmotrema*. Estos metales están asociados a las emisiones provenientes de las actividades de talleres mecánicos, sitios de vulcanización de cauchos, elaboración y mantenimiento de baterías para vehículos automotores. Además, se han determinado compuestos del tipo hidrocarburos aromáticos policíclicos (HAP); especialmente, compuestos de cinco y seis anillos asociados a partículas atmosféricas, comúnmente generadas en procesos de combustión incompleta, principalmente de combustibles fósiles. Las relaciones Expuesto/ Control (E/C) calculadas empleando las concentraciones antes y después de ser expuesto el líquen indicador, a las condiciones del ambiente urbano, constituyen una herramienta útil en la evaluación del grado de acumulación de los contaminantes en los líquenes, valores éstos que sugieren variaciones desde «acumulación», para los hidrocarburos aromáticos policíclicos, hasta «severa acumulación», para los metales pesados. Los trabajos realizados hasta la fecha, apoyan el empleo de especies de los géneros de líquenes *Pyxine*, *Parmotrema* y *Physcia* como bioindicadores y biomonitores de la calidad de aire en la ciudad de Caracas.

Introducción

Las ciudades son por naturaleza concentraciones de humanos, materiales y actividades industriales, y por esto, exhiben altos índices tanto de contaminación como

de impacto ambiental. Durante las dos décadas pasadas, las emisiones y la dispersión atmosférica de contaminantes, especialmente de metales pesados (Pb, Cu, Zn, Cd, Ni, V y Cr) e hidrocarburos aromáticos policíclicos (HAP), han recibido mucha atención debido a su biotoxicidad (Reche *et al.* 2012).

Los vehículos automotores constituyen una fuente importante de contaminación del aire, especialmente en las grandes ciudades. En los últimos años, la calidad del aire se ha visto afectada debido al incremento en la emisión de compuestos tóxicos tales como monóxido de carbono, óxidos de nitrógeno, óxidos de azufre, hidrocarburos y otros residuos originados en los motores de combustión interna, lo que puede verse reflejado en los efectos que se producen en algunos organismos vivos. La información relacionada con la presencia y concentración de estas sustancias químicas es de invaluable utilidad para la prevención y el control de la contaminación ambiental.

En el año 2010 se estimaba que en Venezuela habían 28 millones de habitantes y 4 millones de vehículos, y que el mayor parque vehicular estaba en la ciudad de Caracas, su capital. Para el año 2012 el área metropolitana de Caracas alberga una población de 7.466.701 habitantes en un área de 817,9 km² a lo largo del valle del río Guaire, en el centro-norte del país. A éstos se suma la población flotante de alrededor de 1.000.000 de habitantes, que trabajan en la ciudad, pero habitan en ciudades satélites como La Guaira, San Antonio de Los Altos, Los Teques, Guarenas, Guatire y Charallave (INE 2010).

Caracas es una ciudad donde existe una elevada concentración de vehículos automotores, que lógicamente generan una cantidad considerable de emisiones a la atmósfera. Su control es deber de las autoridades nacionales y municipales, a los fines de garantizar el progreso y desarrollo de la ciudad, sumándose así, al esfuerzo mundial en la lucha por abatir los problemas ambientales y sus graves efectos sobre la economía y la calidad de vida de la población.

Los datos anteriores permiten deducir que el problema de la contaminación del aire y sus efectos sobre la salud de la población, especialmente en lo que respecta a las enfermedades respiratorias y cardiovasculares, se agudizará, particularmente en la población de riesgo, a saber niños y ancianos. Además, investigaciones realizadas por Perdomo & Fernández (1999) y Perdomo (2009) en la ciudad de Caracas, refuerzan la idea de que existe un componente marcado de tipo ambiental que exacerba los procesos respiratorios relacionados con este tipo de afecciones. La Red de Sociedades Científicas Médicas de Venezuela también apoya estos planteamientos. Según datos de la Organización Mundial de la Salud (OMS 2013) las enfermedades cardiovasculares cobran unos 17,3 millones de vidas anualmente.

El estudio de la contaminación del aire y sus consecuencias sobre la salud de la población, se inicia con el monitoreo constante por expertos para determinar las causas del fenómeno, prever la evolución y repercusiones, y recomendar las medidas que eviten o minimicen sus efectos perjudiciales. El objetivo último es elevar el nivel de salud y bienestar de la población, la protección de los ecosistemas, el clima y otros recursos naturales y económico-sociales. Por ello, los aportes en materia de opciones para realizar ese monitoreo constante en el tiempo, con costos bajos, son valiosos desde todo punto de vista.

En los últimos años se ha desarrollado notablemente el uso de los líquenes como organismos útiles para estudiar el origen y la distribución de los contaminantes del

aire, especialmente en zonas urbanas. Estos organismos incorporan, y en muchos casos acumulan, los contaminantes ambientales, y pueden ser usados como indicadores de la biodisponibilidad de este tipo de sustancias en el tiempo, permitiendo, en ciertos casos, comparar los niveles de contaminación en diferentes áreas geográficas (Conti & Ceccetti 2001). Esta propiedad de los líquenes ya era conocida desde el siglo XIX (Hawksworth *et al.* 2005; Gilbert 1973) y en Europa se habían elaborado mapas de ciudades con la distribución de líquenes como indicadores de calidad de aire (Vareschi 1936).

Diversos países del mundo (Argentina, Italia, España, Eslovenia, Francia, Estados Unidos) desarrollan actualmente investigaciones con el fin de examinar el potencial de los líquenes como bioindicadores de la presencia de diversas sustancias químicas; y a su vez, como potenciales biomonitores de la calidad del aire, especialmente en las ciudades. Brasil ha iniciado en años recientes este tipo de estudios (Fuga *et al.* 2008). Venezuela había permanecido al margen de esta tecnología, a pesar del aumento de la contaminación del aire, debido a la dificultad en la adquisición de equipos para ampliar las redes de monitoreo por sus elevados costos.

En nuestro país Vareschi realiza el primer estudio de este tipo en Latinoamérica en 1953, repitiendo la experiencia en 1973 (Vareschi & Moreno 1973). En este último estudio, «La contaminación en Caracas en los años 1953 y 1973», se expresa una advertencia ante la creciente contaminación del aire en la ciudad, y la dificultad técnica y económica de tener un control continuo de los cambios en la composición química del aire. Asomaban entonces los autores, la idea de emplear un método biológico para tal fin, basado en la elevada sensibilidad de los líquenes a la presencia de contaminantes en la atmósfera.

Vareschi & Moreno (1973) describen que para 1953 la atmósfera de Caracas estaba muy poco amenazada por agentes contaminantes. Sin embargo, para 1973, veinte años después del primer estudio, los análisis liquenológicos comprueban un incremento alarmante de la contaminación del aire.

Hoy, transcurridos cuarenta años desde esa advertencia, el presente estudio tiene como objetivo aportar información para el desarrollo de métodos biológicos de monitoreo y apoyar así, las escasas redes de monitoreo de calidad del aire.

Materiales y métodos

Recolección de la muestra y tratamiento

Las estaciones de muestreo se localizaron en la ciudad de Caracas, a lo largo de un eje este-oeste, en zonas urbanas con alto potencial de contaminación por el intenso tráfico vehicular (Figura 1). Las localidades donde se recolectaron los líquenes, así como su respectiva abreviatura y otras características del lugar, están condensadas en las Tablas 1 y 2.

Desde el año 2005 y hasta la fecha, se han recolectado muestras de diferentes especies de líquenes, *Pyxine* sp., *Parmotrema* sp. y *Physcia* sp., obtenidas de la corteza de árboles, a una altura entre 2,0 y 2,5 m desde el suelo, en diversos sitios en la ciudad, incluyendo las cercanías de las estaciones de monitoreo del Ministerio del Ambiente (MinAmb).

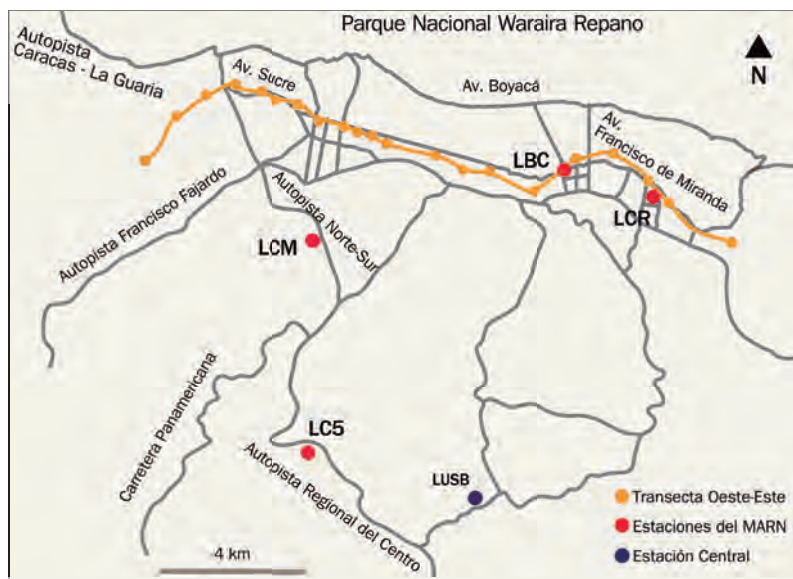


Figura 1. Croquis de la ciudad de Caracas. Se señalan las estaciones de muestreo y las principales vías de tránsito vehicular.

Tabla 1
Localidades en el eje oeste-este donde fue realizado el monitoreo pasivo.

Localidad	Abreviatura	Ubicación (Coordenadas Long Lat)	Altura respecto al suelo (m)
Propatria	LPP	66° 57' 23" O	3
		10° 30' 43" N	
Plaza Sucre	LPS	66° 56' 38,5" O	2,5
		10° 31' 12,7" N	
Gato Negro	LGN	66° 56' 19,2" O	2
		10° 31' 6,6" N	
Gato Negro	LGN	66° 56' 21,3" O	2
		10° 31' 2,7" N	
Caño Amarillo	LCA	66° 55' 12" O	2
		10° 30' 43,9" N	
Caño Amarillo	LCA	66° 55' 11,4" O	2
		10° 30' 33,8" N	
Capitolio	LCA	66° 55' 13" O	3
		10° 30' 29,8" N	
Parque Carabobo	LPC	66° 54' 12,8" O	2
		10° 30' 29,4" N	
Parque Carabobo	LPC	A 50 m al este de la muestra anterior	2,5
Bellas Artes	LBA	66° 54' 4,4" O	2
		10° 30' 8,6" N	
Bellas Artes	LBA	A 10 m al este de la muestra anterior	2
Plaza Venezuela	LPV	66° 53' 8" O	2
		10° 29' 56" N	
Universidad Simón Bolívar	LUSB (Referencia)	66° 52' 35" O	2
		10° 24' 32" N	

En la Figura 2 se muestran las fotos correspondientes a cada uno de los líquenes evaluados: *Pyxine* sp. (crustáceo-foliáceo), *Physcia* sp. (foliáceo) y *Parmotrema* sp. (foliáceo).

Fueron implementados dos tipos de monitoreo, inicialmente uno pasivo, en los que se mide la concentración de metales o compuestos orgánicos en las especies *in situ*, por tiempo indeterminado en cada estación de muestreo, y otro monitoreo activo o método de trasplante, en el cual una cierta especie es trasladada a la zona a evaluar, por un tiempo máximo de seis meses. En este último caso, se calculan los porcentajes de acumulación respecto a la concentración original (Expuesto/Control) (Fрати *et al.* 2005).

Previo a los análisis de las muestras de líquenes, se removió el material extraño (polvo, restos de otros líquenes), luego se secaron (a 45 °C por 48 horas) y trituraron en un mortero de ágata empleando nitrógeno líquido. La extracción de los metales pesados se realizó con ácido ní-

Tabla 2
Localidades en las que fue realizado el monitoreo activo.

Muestra	Localidad	Ubicación de la estación	Altura (msnm)	Coordenadas
LRC	Los Ruices	Azotea de un edificio en la intersección entre la Av. Principal de Los Ruices y la Transversal 1 de los Cortijos. Zona industrial.	856	10° 29' 15" N 66° 49' 47" O
LBC	Bello Campo	Azotea de un centro comercial adyacente a una zona de construcción, entre la Av. Coromoto, la Av. Principal de Bello Campo y la carretera Petare-Santa Lucía. Zona con mediano a alto flujo vehicular e intensa actividad humana.	868	10° 29' 36" N 66° 51' 04" O
LC5	CORE 5	Loma adyacente a la autopista Regional del Centro. Zona con alto flujo de vehículos pesados, próximo a la incineradora de residuos de la Bonanza.	981	10° 25' 24" N 66° 55' 13" O
LCM	El Cementerio	Azotea de un edificio adyacente a la autopista norte-sur. Zona con elevada densidad poblacional y alto flujo de vehículos pesados.	909	10° 28' 38" N 66° 55' 05" O
LSC	El Silencio	Azotea de un edificio, Av. Oeste 8. Zona con mediano a alto flujo vehicular e intensa actividad humana.	916	10° 30' 08" N 66° 54' 58" O
LCF	El Cafetal	Parada de autobuses en la Av. Principal del Cafetal. Zona con moderado a alto flujo vehicular.	889	10° 28' 08" N 66° 50' 12" O
LUSB (R)	USB (Referencia)	Jardines del campus universitario, carretera Hoyo de La Puerta-El Placer. Zona residencial en las afueras de la ciudad.	1190	10° 24' 32" N 66° 52' 35" O

trico concentrado bidestilado y la determinación se hizo mediante espectrometría de emisión con plasma inductivamente acoplado (ICP-OES). Para el análisis de los hidrocarburos aromáticos policíclicos (HAP), 2 g de muestra fueron extraídas dos veces con diclorometano, por 20 min en un baño de ultrasonido y el extracto fue concentrado en rotaevaporador a 40 °C. El extracto fue redissuelto en acetonitrilo y analizado por cromatografía líquida de alta presión (HPLC). La ausencia del compuesto naftaleno en la mezcla estándar empleada, impidió su cuantificación en las muestras de líquenes.

Resultados y discusión

Determinación de metales pesados

Empleo del líquen *Pyxine* sp. en un monitoreo pasivo

Los valores promedio de concentración para el líquen *Pyxine* sp. en las diferentes localidades muestran una buena correlación entre el contenido de metales pesados y el flujo vehicular (CFVP 2010) (Tabla 3). Es importante destacar que la acumulación de los metales en los líquenes es tal, que permite la determinación de todos los elementos, incluso de cadmio, que generalmente está en concentraciones muy bajas en el aire, lo que dificulta su determinación por las técnicas de instrumentación convencionales (ICP-AES).



Figura 2. (a) *Pyxine* sp. (b) *Physcia* sp. (c) *Parmotrema* sp. (Fotografías: Jesús Hernández).

Los valores de concentración, expresados en mg/kg peso seco para los elementos estudiados en orden creciente corresponden a: Cd < V < Ni < Cr < Cu < Zn < Pb. El elemento plomo (Pb) presenta la concentración más alta de todo el grupo, siendo ésta casi 4 veces la concentración de zinc (Zn), 12 veces la de cobre (Cu) y 24 veces la de cromo (Cr). Zn, Cu y Pb son los tres elementos más comúnmente producidos por los vehículos automotores y constituyen más de 90 % de la cantidad total. Además, el tráfico vehicular es también responsable de la presencia de pequeñas cantidades de níquel (Ni), vanadio (V) y cadmio (Cd) (Popescu 2011).

Tabla 3
Valores máximos, promedios y mínimos de concentración de metales (mg/kg peso seco) en el líquen *Pyxine* sp. Se consideraron todas las estaciones en su conjunto.

Elemento	Pb (14,35)*	Zn (4,21)	Cu (30,16)	Cr (29,08)	Ni (18,30)	V (39,68)	Cd (8,21)
Máximo	559,25	172,21	56,55	24,60	19,96	22,03	10,21
Promedio	378,12	105,71	31,30	15,44	13,36	11,59	2,92
Mínimo	118,84	44,66	1,93	7,82	10,33	4,82	1,93
USB	98,57	32,03	4,03	6,85	9,82	1,96	1,96

* Cv: coeficiente de variación (%).

Empleo de líquenes en un monitoreo activo

Los resultados obtenidos indican que los líquenes *Parmotrema* sp. y *Physcia* sp., incrementan su contenido en metales pesados cuando se exponen en la ciudad de Caracas (estaciones del MinAmb), confirmando su potencial como bioacumuladores

(Tablas 4 y 5). Ambas especies de líquenes acumulan los metales bajo estudio, alcanzando un máximo a los seis meses de exposición. Sin embargo, *Parmotrema sp.* presenta los valores más altos de concentración para casi todos los elementos. El trabajo de Bergamaschi *et al.* (2002), sugiere que la acumulación de un elemento dado por los líquenes es especie-específica y depende de características morfológicas y estructurales de la especie evaluada. En este estudio se demuestra que *Parmotrema sp.* presenta un incremento relativo en las concentraciones encontradas respecto a *Physcia sp.*, aspecto que está relacionado tanto con la capacidad de bioacumulación de las especies empleadas como con la alta contaminación presente en las áreas muestreadas.

Tabla 4
Valores de E/C basado en los promedios para los seis meses de acumulación de los elementos en el líquen *Parmotrema sp.*

	Pb	Zn	Cu	Cr	Ni	V	Cd
Conc. control	273	175	108	18	Nd	Nd	Nd
Conc. mg/kg	995	1.342	1.209	224	159	37	18
E/C	3,64	7,67	11,19	12,44	11,36	-	-

Tabla 5
Valores de E/C basado en los promedios para los seis meses de acumulación de los elementos en el líquen *Physcia sp.*

	Pb	Zn	Cu	Cr	Ni	V	Cd
Conc. control	84	61	74	7	Nd	Nd	Nd
Conc. mg/kg	649	315	737	39	216	18	19
EC	7,73	5,16	9,96	5,57	-	-	-

Tabla 6
Promedios de las concentraciones de metales pesados (mg/kg peso seco), en las cuatro estaciones de muestreo, seis meses de exposición, en el género *Parmotrema sp.*

Estación	Cd	Cr	Cu	Ni	Pb	V	Zn
CORE 5	30	375	2.038	250	1.510	59	2.242
Cementerio	20	165	1.068	207	1.057	38	1.047
Los Ruices	11	206	1.091	100	912	35	1.190
Bello Campo	13	152	593	80	499	17	889

Variabilidad espacial

Las concentraciones para ambas especies (*Physcia sp.* y *Parmotrema sp.*) en los cuatro puntos de muestreo, y para los seis meses de exposición, son más altas para Zn, V, Pb y Cr (Tablas 4 y 5). Se observa nuevamente que *Parmotrema sp.* reflejó siempre una mayor acumulación de estos elementos. Las mediciones realizadas permiten confirmar la idea con relación al potencial empleo de las especies de líquenes en los géneros *Pyxine*, *Parmotrema* y *Physcia* como bioacumuladores/biomonitores de contaminación por metales pesados.

La estación CORE 5 (Tazón) es la que presenta las mayores concentraciones para todos los elementos, seguida de las estaciones Cementerio, Los Ruices y Bello Campo, respectivamente (Tabla 6). Las fuentes más importantes y cercanas a la estación CORE 5 son el tráfico automotor de la Autopista Regional del Centro, además de una compactadora de desperdicios urbanos, la cual contribuye a la liberación de elementos tales como el Cd, V, Cr y Ni, cuando estos desperdicios son incinerados.

Determinación de HAP en líquenes

En las muestras de líquenes *Pyxine* sp. recolectadas inicialmente en las localidades de muestreo, fueron identificados los dieciséis HAP definidos como contaminantes por la Agencia de Protección Ambiental de los Estados Unidos (Fernández *et al.* 2011). Sin embargo, para su cuantificación de-

definitiva la especie de líquen seleccionada fue *Parmotrema* sp., ya que presenta estructuras que favorecen la retención de los contaminantes, en especial aquellos asociados a las partículas atmosféricas que constituyen el principal tipo de contaminante en la ciudad de Caracas y es más fácil de recolectar. Son estas características especiales las que en gran medida definen la capacidad y la posibilidad del uso de estos bioacumuladores para determinar este tipo de contaminantes orgánicos.

La presente investigación fue realizada en temporada de sequía, período durante el cual hay abundante polvo sedimentado y suspendido; además, ocurrieron eventos de quema de vegetación que aportan partículas (hollín). Los HAP asociados a ellas se reflejaron en los resultados obtenidos (Tabla 7).

De los 16 HAP identificados, sólo 13 estuvieron presentes en concentraciones sobre el límite de cuantificación (LOQ). Los HAP cuantificados fueron: acenafileno, fenantreno, antraceno, fluoranteno, pireno, criseno, benzo[a]antraceno, benzo[b]fluoranteno, benzo[k]fluoranteno, benzo[a]pireno, dibenzo[a,h]antraceno, benzo[g,h,i]perileno e indeno[1,2,3-cd]pireno.

Las concentraciones de los hidrocarburos aromáticos policíclicos individuales en los ejemplares *Parmotrema* sp. en todas las localidades se incluyen en la Tabla 7, donde también se indican algunas de las relaciones isoméricas más comunes para la inferencia de fuentes. El perfil de los HAP determinados en los líquenes expuestos en las diferentes estaciones indica que éstos pueden acumular HAP con diferentes pesos moleculares (Figura 3).

El análisis de estos resultados permite destacar que en las muestras provenientes de la USB predominan los HAP de bajo peso molecular (de tres y cuatro anillos). Entre los HAP de alto peso molecular sólo Dibenzo (h, a), Antraceno (5 anillos) e Indeno (1,2,3-cd) Pireno (6 anillos) fueron determinados en los líquenes de esta zona. En efecto, la zona es relativamente limpia en términos de partículas atmosféricas, con las cuales se asocian preferentemente los HAP de mayor peso molecular. Los líquenes

Tabla 7
Concentraciones de compuestos HAP individuales (µg/kg peso seco) y relaciones de HAP específicos medidas en *Parmotrema* sp.

HAP	LUSB	LRC	LC5	LSC	LCM	LBC	LCF
Aci	469	304	285	296	<LC	338	498
Fen	532	273	273	254	262	344	387
Ant	587	208	210	187	257	304	412
Fluo	<LC	<LC	<LC	<LC	<LC	<LC	36
Pir	437	124	122	142	192	134	360
BaA	<LC	<LC	<LC	<LC	<LC	<LC	53
Cri	338	157	158	173	158	185	193
BbF	<LC	<LC	155	122	129	114	174
BkF	<LC	<LC	110	131	247	211	395
BaP	<LC	<LC	144	<LC	<LC	<LC	189
IP	509	1.269	1.297	1.443	1.983	3.650	4.166
DbA	566	149	158	95	640	285	359
BghiP	<LC	69	19	<LC	<LC	155	432
Total HAP	3.438	1.720	1.880	2.210	3.080	4.650	7.307
Fen/Ant	0,90	1,28	1,28	1,47	1,44	1,13	1,15
Ind/Ind+B[g,h,i]P	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,96	0,91

pueden acumular más fácilmente sustancias en fase gaseosa, pero también pueden acumular compuestos enlazados a partículas, aunque en cantidades variables (Guidotti *et al.* 2003).

Es importante señalar que en la USB (de donde provienen los ejemplares de líquenes que se utilizaron en el experimento) se observan los valores más bajos de concentración para todos los HAP determinados con relación al resto de las localidades. El Cafetal por su parte, presenta los más altos valores de concentración de estos compuestos (Tabla 7). Estas diferencias pueden ser atribuidas a la pérdida de vitalidad de los líquenes trasplantados, por efecto del estrés al que están sometidos en términos de intensidad de la radiación solar y temperatura, especialmente en las estaciones del MinAmb, localizadas en azoteas de edificios de varios pisos.

Las concentraciones totales de los HAP (expresadas como SHAP) varían entre localidades, desde un valor mínimo de 3.438 ± 210 en Los Ruices (LRC) hasta un máximo de 7.307 ± 2.620 $\mu\text{g}/\text{kg}$ para El Cafetal (LCF) (Tabla 7). Este elevado valor de concentración de HAP total en la localidad de El Cafetal coincide con los resultados obtenidos por Fernández *et al.* (2011), quienes empleando el líquen *Pyxine* sp. en un muestreo de tipo pasivo, obtuvieron un valor total de HAP de 9.080 ± 2.740 $\mu\text{g}/\text{kg}$ para la ciudad de Caracas.

En el presente estudio, empleando un muestreo activo, dominan los HAP de mayor peso molecular (5 y 6 anillos). La mayor proporción está hacia los HAP de mayor peso molecular. Sólo LUSB y LRC se diferencian del resto de las localidades. En LUSB pareciera ser relevante el aporte de los HAP de bajo y mediano peso molecular. El dominio de los compuestos de bajo peso molecular sobre los de alto peso molecular para el caso de LUSB, pudiese ser explicado por la baja cantidad de partículas suspendidas (y de la resuspensión del polvo del suelo) en este sitio de muestreo. Esto conduce a la suposición de que la contaminación a través del polvo es altamente variable y probablemente depende de las características locales de los sitios bajo estudio.

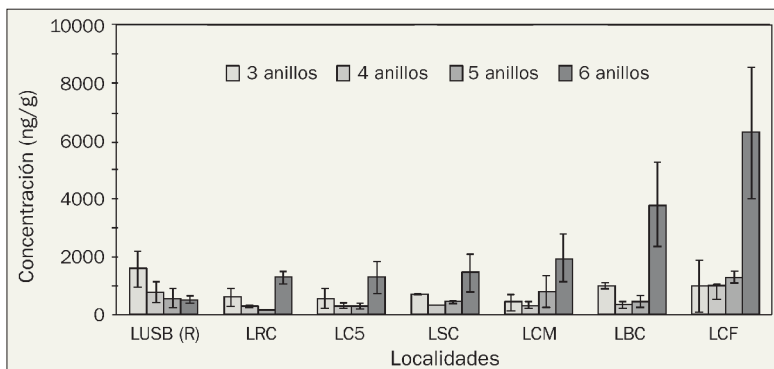


Figura 3. Perfil correspondiente a la concentración total de los HAP en líquenes de la especie *Parmotrema* sp. Monitoreo activo

Tabla 8
Análisis de componentes principales para los HAP en líquenes.

HAP	Factor 1	Factor 2
Acenaftileno	0,349	0,264
Fenantreno	0,396	
Antraceno	0,397	
Pireno	0,394	0,069
Criseno	0,394	0,063
Benzo [b] Fluoranteno		0,469
Benzo [k] Fluoranteno		0,481
Dibenzo [a,h] Antraceno	0,383	
Benzo [g,h,i] Perileno		
Indeno [1,2,3-cd] Pireno		0,492
% de varianza	63,27	32,84
% de varianza acumulado	63,27	96,11

Método de extracción: Análisis de Componentes Principales.
Método de rotación: Varimax.
Eigenvalue: > 1,00; Valor de carga: $\geq 0,1$.

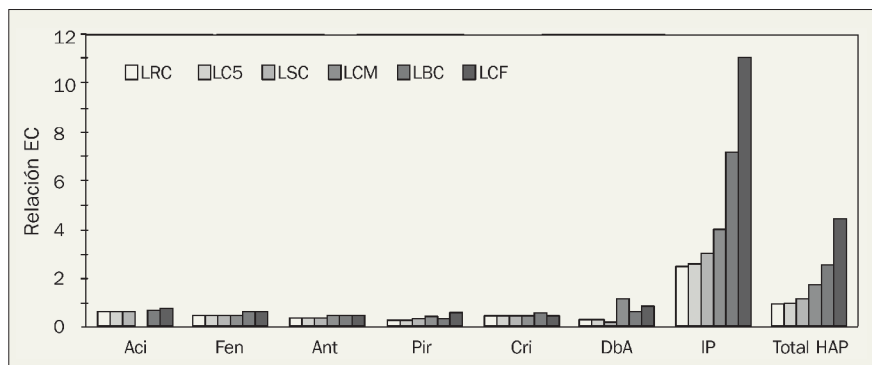


Figura 4. Relaciones expuesto a control (E/C) para los HAP individuales y totales en las localidades.

Relaciones Expuesto/Control (E/C)

Una forma útil de evaluar o describir las características de una especie de líquen respecto a su empleo como biomonitor y bioacumulador es la relación expuesto/control (relación E/C), calculada en términos de la relación entre la concentración de un compuesto en el líquen antes y después de ser expuesto a las condiciones de un ambiente urbano (Frati *et al.* 2005). Dicha relación ha sido empleada en estudios sobre metales en líquenes, y ella contempla una escala donde si E/C está entre 0-0,25 hay pérdida severa del analito, 0,25-0,75 pérdida, 0,75-1,25 normal, 1,25-1,75 acumulación y > 1,75 acumulación severa. Las relaciones E/C para los HAP evaluados indican una acumulación severa para el 16 % de los HAP individuales, el 84 % restante se ubica en la categoría de acumulación (Figura 4).

Los valores obtenidos para los HAP de combustión (HAP comb), los cuales corresponden a los HAP con más de cuatro (4) anillos y son producidos típicamente durante procesos de combustión a elevadas temperaturas, y consecuentemente son fuertemente característicos de emisiones vehiculares, fueron más elevados en áreas de alto flujo vehicular. Los resultados anteriores confirman la significativa influencia del tráfico sobre la bioacumulación de contaminantes en el líquen.

En el caso de la ciudad de Caracas, los resultados promedio obtenidos son bastante elevados y están dentro de la escala de concentraciones obtenidos por Shukla & Upreti (2008). En ambos casos estamos en presencia de una zona urbana con un gran número de vehículos cuyas emisiones son la fuente principal de dichos compuestos. Además, para la época en la que estuvieron expuestos los líquenes, las observaciones de campo que evidencian la quema de biomasa en el parque Guaraira Repano por tiempo prolongado, explica la abundancia de los HAP de alto peso molecular reflejados en los valores más elevados de la relación expuesto/control (Figura 4).

Análisis de componentes principales (ACP)

De acuerdo al ACP, las emisiones vehiculares son la fuente principal de HAP en la ciudad de Caracas. La carga mayor de los marcadores de fuente en el primer componente corresponde a los compuestos Fenantreno, Antraceno, Pireno, BBF, BKF, INP y corrobora que la fuente principal de HAP corresponde a vehículos que emplean gasolina como combustible. El factor 1 explica el 63,27 de la varianza. Para el factor 2, los compuestos BBF, BKF, INP, tienen un factor de carga >

0,10, sugiriendo una fuente vehicular pero no relacionada a gasolina, sino a combustibles de tipo gasoil (diesel) (Soriano 2009). El factor 2 explica el 32,84.

Lo anterior demuestra que los vehículos que emplean diesel, así como los que usan gasolina como combustible, son las fuentes principales de contaminación del aire en el valle de Caracas, destacando el origen principalmente pirolítico de estos compuestos. En síntesis, las herramientas empleadas para evaluar los análisis de los HAP indican que son altas las concentraciones de estos compuestos y este estudio establece la utilidad del líquen *Parmotrema* sp. como un excelente bioacumulador y potencial biomonitor de la contaminación atmosférica en el valle de Caracas. De esta investigación se deduce que en Caracas *Pyxine* sp. funciona muy bien en muestreo pasivo y *Parmotrema* sp. en activo, tanto para metales como para HAP.

Conclusión

Las respuestas de bioacumulación de los líquenes expuestos de las especies *Pyxine* sp., *Parmotrema* sp. y *Physcia* sp. indican la deposición de metales pesados (Pb, Zn, Cr, Cu, Ni, V y Cd), así como de hidrocarburos aromáticos policíclicos en las zonas estudiadas y destacan la efectividad de los líquenes para acumular metales, en especial la especie *Parmotrema* sp. Estos pueden ser usados como sistemas complementarios para monitorear los contaminantes del aire y suministrar información confiable sobre la calidad del aire y las características del ambiente donde están presentes. Los líquenes constituyen un método de control de la calidad del aire alternativo de bajo costo, son de fácil recolección, manipulación y procesamiento y con su uso, es posible continuar evaluando la presencia de metales e hidrocarburos aromáticos policíclicos a través del paso de los años.

Agradecimientos

Al Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la UCV, por el apoyo económico a través del proyecto PG-03-5074-2009/1. Un especial agradecimiento a los estudiantes de pregrado, María Gabriela Requíz, Melesio Quijada, José Gregorio Díaz, Erika Arguello, Wilbert Hurtado y Henry Gómez, quienes realizaron sus trabajos especiales de grado en torno a este tema. Al Lic. Fresnel Díaz, jefe de Calidad del Aire del Ministerio del Poder Popular para el Ambiente y su equipo de trabajo, Lic. Nadia Guajardo, Ing. Jennifer Parra y el Ing. Carlos García por el apoyo logístico en el uso de las estaciones de monitoreo de calidad del aire en la ciudad de Caracas.

Bibliografía

- Bergamaschi L, Rizzio E, Valcuvia MG, Verza G, Profumo A & M Gallorini (2002) Determination of trace elements and evaluation of their enrichment factors in Himalayan lichens. *Environmental Pollution* 120:137-144.
- Cámara de Fabricantes Venezolanos de Productos Automotores. Parque automotor venezolano (2010) <http://www.favenpa.org/index.php/parque>. Consulta: 23-03-2012.

- Conti ME & G Cecchetti (2001) Biological monitoring: lichens as bioindicators of air pollution assessment – a review. *Environmental Pollution* 114:471-492.
- Fernández R, Galarraga F, Benzo Z, Márquez G, Fernández A, Réquíz M & J Hernández (2011) Lichens as biomonitors for the determination of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in Caracas Valley, Venezuela. *International Journal of Environmental Analytical Chemistry* 91:230-240.
- Frati L, Brunialti G & S Loppi (2005) Problems Related to Lichen Transplants to Monitor Trace Element Deposition in Repeated Surveys: A case Study from Central Italy. *Journal of Atmospheric Chemistry* 52:221-230.
- Fuga A, Saiki M, Marcelli M & P Saldiva (2008) Atmospheric pollutants monitoring by analysis of epiphytic lichens. *Environmental Pollution* 151:334-340.
- Gilbert OL (1973) Lichens and air pollution. En: Ahmadjian V & M Hale (Ed.) *The Lichens*. Academic Press. New York y Londres. Pp. 443-472.
- Guidotti M, Stella D, Owczarek M, De Marco A & C De Simone (2003) Lichens as polycyclic aromatic hydrocarbon bioaccumulators used in atmospheric pollution studies. *Journal of Chromatography A*, 985:185-190.
- Hawksworth D, Iturriaga T & A Crespo (2005) Líquenes como indicadores inmediatos de contaminación y cambios medio ambientales en los trópicos. *Revista Interamericana de Micología* 22:71-82.
- Instituto Nacional de Estadística (2010) Demografía y vehículos en el Distrito Capital. <http://www.ine.gov.ve>. Consulta: 29-06-2010.
- OMS (2013) <http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs317/es/> Consulta junio 2013.
- Perdomo D (2009) Contaminantes aéreos y sus efectos en pacientes alérgicos del valle de Caracas. Trabajo de incorporación individuo de número Sillón XXXIX. Academia Nacional de Medicina. Caracas, Venezuela.
- Perdomo D & R Fernández (1999) Primer Simposio «Caracas Contaminación Atmosférica, Exposición y Riesgo. Resultados, Observaciones y Sugerencias». *Gaceta Médica de Caracas*, 107:251-257.
- Popescu CG (2011) Relation between vehicle traffic and heavy metals content from the particulate matters. *Romanian Reports in Physics* 63(2):471-482.
- Reche C, Moreno T, Amato F, Viana M, van Drooge BL, Chuang H, Bérubé K, Jones T, Alastuey A & A Querol (2012) A multidisciplinary approach to characterise exposure risk and toxicological effects of PM₁₀ and PM_{2.5} samples in urban environments. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 78:327-335.
- Shukla V & DK Upreti (2008) Polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) accumulation in lichen, *Phaeophyscia hispidula* of DehraDun City, Garhwal Himalayas. *Environmental Monitoring Assessment* 149:1-7. DOI: 10.1007/s10661-008-0225-6.
- Soriano J (2009) *Evaluación y seguimiento del contenido en hidrocarburos aromáticos policíclicos (PAHs) en mejillón silvestre de la costa de Galicia y Cantábrico, antes y después del vertido del b/t Prestige*. Tesis doctoral. Universidad de La Coruña. 337 pp.
- Vareschi V (1936) Die Epiphytenvegetation von Zurich. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 46:445-488.
- Vareschi V (1953). La influencia de los bosques y parques sobre el aire de la ciudad de Caracas. *Acta Científica Venezolana* 4:89-95.
- Vareschi V & E Moreno (1973) La contaminación en Caracas en los años 1953 y 1973. *Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 30:387-444.

Bibliografía cronológica de Volkmar Vareschi (1951-2001)

- Vareschi V** (1951a) Zur Frage der Oberflächenentwicklung von Pflanzengesellschaften der Alpen und Subtropen. *Planta* 40(1):1-35.
- (1951b) Über die Wettbewerbsspannung in einigen alpinen und tropischen Pflanzengesellschaften. *Phyton* (Austria) 3(3 & 4):142-155.
- (1953a) Sobre las superficies de asimilación de sociedades vegetales de cordilleras tropicales y extratropicales. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 14(79):121-173. [Traducción al castellano de Vareschi 1951a]
- (1953b) La influencia de los bosques y parques sobre el aire de la ciudad de Caracas. *Acta Científica Venezolana* 4(3):89-95.
- & F Pannier (1953a) Über den Wasserhaushalt tropischer Loranthaceen am natürlichen Standort. *Phyton* (Austria) 5(1 & 2):140-152.
- & F Pannier (1953b) Sobre la economía de agua de Lorantáceas tropicales en su ambiente natural. *Acta Biologica Venezuelica* 1(10):159-179. [Traducción al castellano de Vareschi & Pannier 1953a].
- (1954) Der Wasserhaushalt von Bäumen, welche zur Aufforstung entwaldeter Gebiete Venezuelas verwendet werden. En: Janchen E (Ed.). *Angewandte Pflanzensoziologie, Festschrift Aichinger*. Springer-Verlag. Wien. 2:721-729.
- (1955) Monografías geobotánicas de Venezuela I. Rasgos geobotánicos sobre el Pico de Naiguatá. *Acta Científica Venezolana* 6(5 & 6):180-201.
- Aristeguieta L & —** (1955) *Aspectos botánicos del Edo. Yaracuy*. Recursos agrícolas del Edo. Yaracuy. Consejo de Bienestar Rural (CBR). Caracas. Pp. 181-279. [«Segunda parte de un estudio elaborado por el Consejo de Bienestar Rural sobre los recursos agrícolas del estado Yaracuy»].
- Dodge CW & —** (1956a) Resultados liquenológicos de excursiones efectuadas en Venezuela N° 1. *Acta Biologica Venezuelica* 2 (Art. 1):1-12.
- Gessner F & —** (Eds.) (1956b) *Ergebnisse der deutschen limnologischen Venezuela-Expedition 1952*. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften. Berlín. 369 pp.
- (1956c) Pflanzengeographische Grundlagen des Expeditionsgebietes. En: Gessner F & V Vareschi (Eds.). *Ergebnisse der deutschen limnologischen Venezuela-Expedition 1952* VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften. Berlín. Pp. 23-56.
- (1956d) Algunos aspectos de la ecología vegetal de la zona más alta de la Sierra Nevada de Mérida. *Revista Facultad de Ciencias Forestales* 3(12):3-15.
- (1957) Sobre *Lysipomia bourgoini*. *Acta Biologica Venezuelica* 2(2):13-16.
- Lasser T & —** (1957) La vegetación de los médanos de Coro. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 17(87):223-272.
- (1958a) Resultados botánicos de la expedición de la Universidad Central de Venezuela a la región del Auyantepui en la Guayana venezolana, abril de 1956. 3. *Hymenophyllopsis universitatis*, a new species endemic to Guayana and its relatives. *Acta Biologica Venezuelica* 2(15):151-162.
- (1958b) Acerca de la ecología vegetal de unas cuevas andinas de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica* 2(23):271-289.

- (1958c) *Lycopodium mirum*, un nuevo licopodio andino. *Acta Biologica Venezuelica* 2(26):315-318.
 - (1959a) *Geschichtslose Ufer. Auf den Spuren Humboldts am Orinoko*. F. Bruckmann KG. München. 199 pp. (2^{da} Edición 1971, 200 pp.)
 - (1959) *Orinoco arriba. A través de Venezuela siguiendo a Humboldt*. Editorial Lectura, Caracas, Venezuela. 202 pp. [Traducción al castellano de Vareschi 1959a].
- Lasser T &** — (1959) La vegetación del lago de asfalto de Guanoco. *Acta Biologica Venezuelica* 2(32):407-452.
- (1960a) *La Estación Biológica de los Llanos de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales y su tarea*. Estación Biológica de los Llanos. *Fundación Venezolana de Ciencias Naturales. Publicación 1*: 17-27. [También publicado en 1960 en el *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 21(96):107-117].
 - (1960b) *Efectos del viento en los Llanos, durante la época de sequía*. Estación Biológica de los Llanos. *Fundación Venezolana de Ciencias Naturales. Publicación 1*:29-38. [También publicado en 1960 en el *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 21(96):118-127].
 - (1960c) *Observaciones sobre la transpiración de árboles llaneros, durante la época de sequía*. Estación Biológica de los Llanos. *Fundación Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas. Publicación 1*:39-45. [También publicado en 1960 en el *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 21(96):128-134].
 - (1962a) La quema como factor ecológico en los Llanos. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 23(101):9-26.
 - (1962b) Resultados liquenológicos de excursiones efectuadas en Venezuela, N° 2. *Acta Biologica Venezuelica* 3(14):201-232.
- Dunsterville GCK** (1962) *Die Welt der Orchideen*. Red. en alemán de V. Vareschi. Editorial Lectura. Caracas. 103 pp. (orig. *El mundo de las orquídeas, idem, ibid.*)
- (1963a) Die Gabelteilung des Orinoco. Hydrographische und ökologische Beobachtungen der Humboldt-Gedächtnis-Expedition 1958. *Petermanns Geographische Mitteilungen* 107(4):241-248.
 - (1963b) La bifurcación del Orinoco - Observaciones hidrográficas y ecológicas de la expedición conmemorativa de Humboldt del año 1958. *Acta Científica Venezolana* 14 (4):98-106. [Traducción al castellano de Vareschi 1963a].
 - 1966a) Sobre las formas biológicas de la vegetación tropical. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 26(110):504-518.
 - 1966b. Pteridofitas nuevas de la flora de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 2 (2):83-120.
 - (1968a) Las sabanas del valle de Caracas. En: Crema M (Coord.) *Estudio de Caracas. Vol. 1: Ecología vegetal, fauna*. Universidad Central de Venezuela, Ediciones de la Biblioteca. Caracas. Pp. 17-119. [También publicado en 1970 en *Acta Botanica Venezuelica* 4(1-4):427-522].
 - (1968b) Mit seinen Augen. Erlebnis und Deutung der Landschaft am Orinoco [Con sus propios ojos. Vivencia y significado del paisaje del Orinoco]. En:

- Die Brüder Humboldt heute. Abhandlungen der Humboldt-Gesellschaft* 2:219-223. Mannheim.
- (1968c) Comparación entre selvas neotropicales y paleotropicales en base a su espectro de biotipos. *Acta Botanica Venezuelica* 3(1/4):239-263.
 - (1969a) Helechos. Lycopodiaceae - Aspidiaceae. En: Lasser T (Ed.) *Flora de Venezuela*. Edición Especial del Instituto Botánico. Caracas. Vol. I, tomo 1:1-466.
 - (1969b) Helechos. Aspleniaceae - Salviniaceae. En: Lasser T (Ed.) *Flora de Venezuela* Edición Especial del Instituto Botánico. Caracas. Vol. I, tomo 2:473-1039.
 - (1970a) *Flora de los páramos de Venezuela*. Universidad de Los Andes, Ediciones del Rectorado. Mérida, Venezuela. 430 pp.
 - (1970b) Lichenologische Beiträge zum Eiszeit-Problem in den Anden. *Deutsche botanische Gesellschaft*, N. F. Nr. 4:81-88.
 - & Huber O (1971) La radiación solar y las estaciones anuales de los Llanos de Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 29(119/120):50-135.
 - (1972a) El problema de la vegetación óptima. I. *Congreso latinoamericano V. Mexicano de Botánica, Memorias de Symposia*. México, D.F. Pp. 437-449.
 - (1972b) Altindianisches ergraben und ergrübelt. *Die Waage* 11:11-19.
 - (1973a) Resultados liquenológicos de excursiones efectuadas en Venezuela. Número 3. Catálogo de los líquenes de Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 8 (1/4):177-245.
 - & Moreno E (1973b) La contaminación en Caracas en los años 1953 y 1973. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 30(127):387-444.
 - (1974) *Signos. Semántica del dibujo primitivo*. Gráficas Armitano C.A. Caracas. 143 pp.
- Oberwinkler F & —** (1974b) Acerca de unos hongos inferiores de nuestros páramos. *Acta Botanica Venezuelica* 9(1/4):123-127.
- & K Weidmann (1975) *Das ferne Venezuela: Ein Schaubuch*. Ernesto Armitano Editor. Caracas. 100 pp. [Edición castellana, *idem, ibid.: Venezuela lejana*. Edición en inglés, *idem, ibid.: Venezuela Faraway*. Edición en italiano, *idem, ibid.: Quel Venezuela sconosciuto*].
- Goebel K** (1975) La vegetación de los páramos venezolanos. *Acta Botanica Venezuelica* 10 (1/4):337-387. [Título orig.: *Die Vegetation der venezolanischen Páramos*. Marburg 1891. Trad. del alemán: Vareschi L & Y Steffens. Suplemento: *Notas científicas y bibliográficas* por Volkmar Vareschi (pp. 385-387, + 4 láminas)].
- & Sioen G (1975) *Venezuela*. Distribuidora Santiago C.A. Caracas. 166 pp. [Edición multilingüe].
 - (1976) Orchideen und ihre ökologischen Nischen in den Tropen. *Proceedings 8th World Orchid Conference*. Pp. 516-527.
 - (1978a) Estructuras de las selvas vírgenes. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 38(109):19-29.
 - (1978b) Los páramos venezolanos. En: Brewer-Carías C (Ed.) *Venezuela*. Editorial Arte. Caracas. 6 pp.

- (1979a) *Pflanzen zwischen Meer und Land*. Ernesto Armitano Editor. Caracas. 240 pp. [Edición castellana, *idem, ibid.*: *Plantas entre el mar y la tierra. Una flórmula de las playas del Caribe*].
- (1980a) *Vegetationsökologie der Tropen*. Verlag Eugen Ulmer. Stuttgart. 293 [294] pp.
- (1980b) Der Urwald von Rancho Grande in Venezuela. En: Reisigl H (Ed.) *Blumenparadiese und botanische Gärten der Erde*. Pinguin-Verlag. Innsbruck (Austria); Umschau-Verlag. Frankfurt/M. Pp. 195-197.
- (1980c) Tafelberge: Floreninseln Venezuelas. En: Reisigl H (Ed.) *Blumenparadiese und botanische Gärten der Erde*. Pinguin-Verlag. Innsbruck (Austria); Umschau-Verlag. Frankfurt/M. Pp. 198-199.

Sioen G & — [s/f, ca. 1982] *Venezuela. Los Llanos*. Editions René Moser, París; Distribuidora Santiago, C.A. Caracas. [sin paginación].

- (1984a) Venezuela und seine Landschaften 1. Teil: Die Anden. *Nachrichten der Deutsch-Venezolanischen Gesellschaft* 2(3):147-151.
- (1984b) Venezolanisches Mosaik. Venezuela und seine Landschaften 2. Teil: Das Delta des Orinoko. *Nachrichten der Deutsch-Venezolanischen Gesellschaft* 2 (4):177-179. [A partir de aquí la Serie tiene el título *Venezolanisches Mosaik*, siendo ésta su segunda parte (*El delta del Orinoco*), la cual, a su vez está dividida en dos partes: una aquí {1984b: 2 (1)} y la segunda en 1985a: {2(2) - *Fortsetzung/continuación*}].
- (1985a) Venezolanisches Mosaik. Venezuela und seine Landschaften 2. Teil. Das Delta des Orinoco, Fortsetzung. *Nachrichten der Deutsch-Venezolanischen Gesellschaft* 3(1):13-21.
- (1985b) Venezolanisches Mosaik. Venezuela und seine Landschaften 3. Teil. Ausgerechnet Paraguaná! *Nachrichten der Deutsch-Venezolanischen Gesellschaft* 3 (2):63-67.
- (1985c) Venezolanisches Mosaik. Venezuela und seine Landschaften 4. Teil. Venezuela - Die erste deutsche Kolonie. *Nachrichten der Deutsch-Venezolanischen Gesellschaft* 3(3/4):112-119.
- (1985d) Los páramos. En: Ara E (Ed.) *Atlas de la vegetación de Venezuela*. MAR-NR, Dirección General de Información e Investigación del Ambiente, División de Vegetación. Caracas, Venezuela. P. 40.
- (1986a) Venezolanisches Mosaik. Venezuela und seine Landschaften 5. Teil. Die Tafelberge. *Nachrichten der Deutsch-Venezolanischen Gesellschaft* 4(1):20-26.
- (1986b) Venezolanisches Mosaik. Venezuela und seine Landschaften 6. Teil. Die karibischen Inseln. *Nachrichten der Deutsch-Venezolanischen Gesellschaft* 4 (3):117-124.
- (1986c) Cinco breves ensayos ecológicos acerca de la selva virgen de Rancho Grande. En: Huber O (Ed.) *La selva nublada de Rancho Grande Parque Nacional Henri Pittier*. Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Seguros Anauco C.A. Caracas. Pp. 171-187.
- (1987a) Pioniere der Heilkunst in Venezuela. *Nachrichten der Deutsch-Venezolanischen Gesellschaft* 5(1):12-15.

- (1987b) Europäische Luftverschmutzung aus tropischer Sicht. *Nachrichten der Deutsch-Venezolanischen Gesellschaft* 5(2):52-53.
- & W Larcher (1988) Variation in morphology and functional traits of *Dictyonema glabratum* from contrasting habitats in the Venezuelan Andes. *Lichenologist* 20(3): 269-277.
- (1988) Die Indios von Venezuela, Architekten *sui generis*. *Nachrichten der Deutsch-Venezolanischen Gesellschaft* 6(2):43-48.

Publicaciones póstumas

- (1992a) Observaciones sobre la dinámica vegetal en el macizo del Chimantá. En: Huber O (Ed.) *El macizo del Chimantá, Escudo de Guayana, Venezuela: un ensayo ecológico tepuyano*. Oscar Todtmann Editores. Caracas. Pp. 179-188.
- (1992b) *Ecología de la vegetación tropical* [con especial atención a investigaciones en Venezuela]. Edición especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas. 306 [307] pp. [Versión aumentada y corregida de la 1.^a versión alemana, 1980].
- ed. por Zettler de Vareschi L (2001) El género *Usnea* en Venezuela. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales* 61(4):9-63.

Biografías

Pfaundler W (1981) Das Tiroler Porträt: Volkmar Vareschi nach einem Interview von Wolfgang Pfaundler. Con un retrato. Kulturreferat Land Tirol. Innsbruck (Austria). *Tiroler Kulturzeitschrift Das Fenster* 28:2768-2784.

Obituarios

Pannier F (1992) Recordando a un gran maestro: Volkmar Vareschi (con retrato). *Natura* 94:32-33.

de Bellard PE (1994) Volkmar Vareschi (25-5-1906 / 6-3-1991 con retrato). *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* 44(148):479-481.

Eponimia

(1.^a versión recopilada por J. Mostacero, FIBV; táxones obtenidos del *International Plant Name Index* (<http://www.ipni.org/>) y corroborados de TROPICOS)

Líquenes

Cladoniaceae

Cladonia vareschii Ahti
Annales Botanici Fennici 23:218. 1986

Helechos

Aspleniaceae

Asplenium vareschianum A. Rojas
Métodos en Ecología y Sistemática 3(1):31. 2008 [abril 2008]

Lomariopsidaceae

Elaphoglossum vareschianum Mickel
Brittonia 39(3):329 (-330), Fig. 1987

Polypodiaceae

Galactodenia vareschii A. R. Sm. & Mostacero
Systematic Botany 37(2):346, figs. 2, 4. 2012 [abril 2012]

Dryopteridaceae

Polybotrya vareschii Brade
Bradea 1(2):20, tab. 2. 1969

Angiospermas

Apiaceae

Azorella vareschii Suess. & Launert
Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München Heft 12:82. 1955

Begoniaceae

Begonia vareschii Irmsch.
Botanische Jahrbücher für Systematik 78:185. 1959

Cyperaceae

Everardia vareschii Maguire
Acta Biologica Venezuelica 2(6):43, fig. 1957

Ericaceae

Tepuia vareschii Steyerm.
Acta Botanica Venezuelica 2(5/8):306. 1967

Eriocaulaceae

Syngonanthus vareschii Moldenke
Acta Biologica Venezuelica 2(7):50. 1957

Orchidaceae

Bulbophyllum vareschii Foldats
Acta Botanica Venezuelica 3:314. 1968
Epidendrum vareschii Foldats
Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 28:237, fig. 3. 1969

Lepanthes vareschii Garay

Canadian Journal of Botany 34:252, fig. 11A. 1956

Orchidotypus vareschii Foldats

Acta Biologica Venezuelica 2(4):28, fig. 1957

Piperaceae

Peperomia vareschii Yunck.

Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales 23:305. 1963

Rubiaceae

Arcytophyllum vareschii Steyerm.

Acta Botanica Venezuelica 6(1/4):113. 1972 [1971 publ. 1972]

Psychotria vareschii Steyerm.

Memoirs of the New York Botanical Garden 23:706, fig. 89. 1972

Rudgea vareschii Steyerm.

Acta Botanica Venezuelica 6(1/4):179. 1972 [1971 publ. 1972]

Autores

Aguilera de Benzo, Zully

Doctora en Química, Universidad de Manchester, Inglaterra. Investigador Jubilado Longevo, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Dirección: Centro de Química, IVIC. Apartado 20632, Caracas 1020-A, Venezuela. Correo-e: zbenzo@gmail.com

Ataroff, Michele

Licenciada en Biología, M.Sc. y Dr. en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Venezuela, Profesora, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes (ULA). Dirección: Facultad de Ciencias, La Hechicera, Mérida 5101, estado Mérida, Venezuela. Correo-e: ataroff@ula.ve

Aymard, Gerardo

Técnico Superior Forestal, Universidad de los Andes (ULA), Mérida, Venezuela. Especialista en Biología de la Conservación y M.Sc. University of Missouri, St. Louis, MO, EE. UU. Profesor, Programa de Ciencias del Agro y Mar, Herbario Universitario (PORT), UNELLEZ-Guanare, Venezuela. Dirección: UNELLEZ, Mesa de Cavacas, estado Portuguesa, Venezuela. Correo-e: gaymard@cantv.net

Fariñas, Mario

Licenciado en Biología, Universidad Central de Venezuela (UCV). Dr. 3.^{er} Ciclo en Ecología y Dr. de Estado en Ciencias, Université de Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier (USTL), Francia. Profesor, Postgrado en Ecología Tropical, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Universidad de Los Andes (ULA), Venezuela. Dirección: Facultad de Ciencias, La Hechicera, 5101, estado Mérida, Venezuela. Correo-e: mfarinas@ula.ve

Fernández, Raiza

Profesora en Química, Instituto Pedagógico de Caracas (UPEL). M.Sc. en Ciencias Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Doctora Ciencias de la Ingeniería, Universidad Central de Venezuela (UCV). Profesor Investigador, Facultad de Ciencias UCV. Dirección: Apartado Postal 3895, Caracas, 1010A, Venezuela. Correo-e: raiza.fernandez@ciens.ucv.ve

Galarraga, Federico

Licenciado en Química, Universidad Central de Venezuela (UCV). Ph.D. en Geoquímica, Maryland University, EE. UU. Profesor Investigador Jubilado, Facultad de Ciencias, UCV. Dirección: Apartado Postal 3895, Caracas, 1010A, Venezuela, Correo-e: fgalarraga1@yahoo.com

García-Núñez, Carlos

Ingeniero Forestal, M.Sc. y Dr. en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes (ULA). Profesor del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. Dirección: Facultad de Ciencias, La Hechicera, Mérida 5101, estado Mérida, Venezuela. Correo-e: cgarcia@ula.ve

González, Valois

Licenciado en Biología, Universidad Central de Venezuela (UCV). Ph.D., Botany Department, Duke University, Durham NC, EE. UU. Profesor Jubilado, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, UCV, Venezuela. Dirección: Av. Los Próceres, Caracas, Venezuela. Correo-e: valois.gonzalez@gmail.com

Hernández, Jesús

Licenciado en Biología, Universidad Simón Bolívar (USB). Estudiante de Doctorado (USB). Botánico II, Gerencia de Investigación y Desarrollo, División

de Plantas no Vasculares, Sección Hongos y Líquenes. Fundación Instituto Botánico de Venezuela «Dr. Tobías Lasser» (FIBV). Presidente del Grupo Latinoamericano de Lichenólogos. Dirección: Apartado Postal 2156, Caracas 1010-A, Venezuela. Correo-e: jesus.hernandez@ucv.ve

Huber, Otto

Licenciado en Biología, Università degli Studi di Roma, Italia. Doctorado en Botánica y Geografía, Leopold-Franzens-Universität, Innsbruck, Austria. Investigador Asociado, Fundación Instituto Botánico de Venezuela «Dr. Tobías Lasser» (FIBV). Dirección: Apartado Postal 2156, Caracas 1010-A, Venezuela. Correo-e: huberotto8@gmail.com

Lindorf, Helga

Licenciada en Biología, Universidad Central de Venezuela (UCV). Profesora-Investigadora, Instituto de Biología Experimental y Postgrado en Botánica, Facultad de Ciencias, UCV. Dirección: Apartado 47114, Caracas 1041A, Venezuela. Correo-e: helga.lindorf@ciens.ucv.ve hlindorf@outlook.com

Llambí, Luis Daniel

Licenciado en Biología, Universidad Simón Bolívar (USB). Diploma en Economía Ambiental y Manejo de Recursos Naturales y Ph.D. en Ecología de la Universidad de York, Reino Unido. Profesor del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de los Andes (ULA). Dirección: Facultad de Ciencias, La Hechicera, Mérida 5101, estado Mérida, Venezuela. Correo-e: llambi@ula.ve ldllambi@gmail.com

Medina, Ernesto

Licenciado en Biología, Universidad Central de Venezuela (UCV). Doctor en Agronomía, Universidad Hohenheim, Alemania. Posdoctorado Department Plant Biology, Carnegie Institution of Washington, EE. UU. Investigador Emérito, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC). Dirección: Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, Centro de Ecología, IVIC, Apartado 20632, Caracas 1020-A, Venezuela. Correo-e: emedina@ivic.gob.ve medinage@gmail.com

Meier, Winfried

Maestría en Biología, Universidad de Freiburg, Freiburg, Alemania. Doctorado en Ciencias Naturales, Cátedra de Ecología Vegetal, Facultad de Ambiente y Recursos Naturales, Universidad de Freiburg, Alemania. Investigador Asociado, Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Caracas, Venezuela. Investigador Asociado, Cátedra de Ecología Vegetal, Facultad de Ambiente y Recursos Naturales, Universidad de Freiburg, Alemania. Dirección: Tennenbacherstrasse 4, D-79085 Freiburg, Alemania. Correo-e: winfried.meier@waldbau.uni-freiburg.de

Moreno, Efraín J.

Licenciado en Biología, Universidad Central de Venezuela (UCV). M.Sc. Universidad Simón Rodríguez (UNESR). Dr. *Honoris Causa*, Universidad Pedagógica Experimental Libertador (UPEL-IPC). Profesor Titular, Botánica Sistemática y Biología Vegetal, Cátedra de Botánica (UPEL-IPC). Investigador Asociado, Fundación Instituto Botánico de Venezuela «Dr. Tobías Lasser» (FIBV). Dirección: Apartado Postal 2156, Caracas 1010-A, Venezuela. Correo-e: efrainbot@msn.com

Mostacero G., Julián

Licenciado en Ciencias Biológicas, Universidad Simón Bolívar (USB), Venezuela. M. Sc. en Ciencias Biológicas, (USB). Investigador (Botánico II), Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Universidad Central de Venezuela. Dirección: Fundación Instituto Botánico de Venezuela «Dr. Tobías Lasser» (FIBV). Apartado Postal 2156, Caracas 1010-A, Venezuela, Correo-e: julian.mostacero@ucv.ve

Nassar, Jafet M.

Licenciado en Biología, Universidad Central de Venezuela (UCV), Venezuela. Ph.D. en Biología Tropical, University of Miami (UM), EE. UU. Investigador, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Venezuela. Dirección: Laboratorio de Biología de Organismos, Centro de Ecología, IVIC. Apartado 20632, Caracas 1020-A, Venezuela. Correo-e: jnassar@ivic.gob.ve

Pannier, Federico

Dr. En Ciencias Naturales, Universidad de Munich, Alemania. Profesor Emérito, Universidad Central de Venezuela (UCV). Individuo de Número, Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales de Venezuela, Caracas, Venezuela. Correo-e: fpannier@hotmail.com

Rada Rincón, Fermín

Bachelor en Ciencias, Universidad de Maryland, EE. UU. M.Sc. y Ph.D. en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes (ULA). Profesor, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE-ULA). Dirección: Dirección: Facultad de Ciencias, La Hechicera, Mérida 5101, estado Mérida, Venezuela. Correo-e: frada@ula.ve

Romero-Briceño, Julio César

Ingeniero Agrónomo, Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales Ezequiel Zamora (UNELLEZ), Venezuela. Profesional Asociado a la Investigación, Centro de Investigación y Reproducción de Especies Silvestres (CIRES). Dirección: CIRES, Apartado 397, Mérida 5101, estado Mérida, Venezuela. Correo-e: julio.cactus@gmail.com

Roschman-González, Antonio

Dr. en Ciencias Biológicas, Universidad Central de Venezuela (UCV). Profesor-Investigador, Centro de Microscopía Electrónica, Facultad de Ciencias, UCV. Correo-e: roschman_gonzalez@yahoo.com

Sarmiento, Lina

Licenciada en Biología, Universidad de Los Andes (ULA). Ph.D. en Ecología de la Universidad de París XI, Francia. Profesora, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes (ULA). Dirección: Facultad de Ciencias, La Hechicera, Mérida 5101, estado Mérida, Venezuela. Correo-e: lsamien@ula.ve

Silva, Juan F.

Licenciado en Biología, Universidad Central de Venezuela (UCV) M.A. y Ph.D., Universidad de Harvard, EE. UU. Profesor Titular, Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes (ULA). Dirección: Facultad de Ciencias, La Hechicera, Mérida 5101, estado Mérida, Venezuela. Correo-e: jsilva@ula.ve juansilvaarmas@gmail.com

Velásquez, Grisela

Licenciada en Geografía, Universidad Central de Venezuela (UCV). Especialista en Sistemas de Información Geográfica, Universidad de Girona, España. Profesional Asociado a la Investigación, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Venezuela. Dirección: Unidad de Sistemas de Información Geográfica (UniSIG-IVIC), Centro de Ecología, IVIC. Apartado 20632, Caracas 1020-A, Venezuela. Correo-e: gvelasqu@ivic.gob.ve

Este libro se terminó de imprimir
en el mes de noviembre de MMXIII
en los talleres gráficos del Grupo Intenso.
Caracas, Venezuela.
Se utilizó para su
confección tipográfica fuentes
de las familias Bembo y
Franklin Gothic.

El desarrollo de la ecología en Venezuela se produce durante la segunda mitad del siglo XX, a raíz de los cambios políticos posteriores a 1958, que dieron origen a la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela (UCV), y al impulso de las investigaciones forestales en la Universidad de los Andes. Un grupo de ecólogos extranjeros se incorporaron a instituciones universitarias y gubernamentales constituyendo con científicos venezolanos, los núcleos sobre los cuales se estableció la ecología como actividad científica profesional. Entre ellos se encuentra Volkmar Vareschi, investigador austriaco contratado en 1950 por el Ministerio de Agricultura y Cría para desarrollar estudios de la vegetación de Venezuela. De allí, Vareschi expandió su campo de acción hacia la docencia en la Facultad de Ciencias de la UCV. Sus investigaciones en Venezuela durante unos 40 años cubrieron casi todos los tipos de vegetación dentro de la rica geografía venezolana. Este volumen representa un reconocimiento científico a su trabajo, a la vez que revisa y actualiza el estado del conocimiento de la ecología vegetal en el país.



INSTITUTO
VENEZOLANO DE
INVESTIGACIONES
CIENTÍFICAS

