

PÁRAMOSVIVOS

# TRANSICIÓN BOSQUE-PÁRAMO



Bases conceptuales  
y métodos para su  
identificación en los  
Andes colombianos

Editores

Carlos Enrique Sarmiento Pinzón  
Olga Adriana León Moya



# TRANSICIÓN BOSQUE-PÁRAMO

---

---



Bases conceptuales  
y métodos para su  
identificación en los  
Andes colombianos

## Editores

Carlos Enrique Sarmiento Pinzón  
Olga Adriana León Moya

**Páramos vivos**  
**TRANSICIÓN BOSQUE-PÁRAMO**  
**Bases conceptuales y métodos**  
**para su identificación en**  
**los Andes colombianos**

---

**ISBN impreso**

978-958-8889-41-2

**ISBN digital**

978-958-8889-42-9

**Primera edición, 2015**

700 ejemplares

Impreso en Bogotá, D.C., Colombia

**Editores de la obra**

Carlos Enrique Sarmiento Pinzón

Olga Adriana León Moya

**Autores**

Capítulo 1: Olga Adriana León Moya,  
Diana Isabel Jiménez y César Marín

Capítulo 2: César Marín, Guido Fabián Medina,  
Diana Isabel Jiménez, María Victoria Sarmiento,  
Olga Adriana León Moya, Julián Esteban Díaz y Jorge Eduardo Paiba

Capítulo 3: Carlos Enrique Sarmiento Pinzón,  
Catherine Agudelo, Heidi Pérez-Moreno y Camilo Esteban Cadena-Vargas

**Revisión científica**

Luis Daniel Llambí, Enrique Martínez,  
Germán Forero y Sergio Córdoba

**Dirección editorial Instituto Humboldt**

Marcela Hernández Calderón y Tatiana Menjura Morales

**Revisión de textos**

Marcela Hernández Calderón, Tatiana Menjura Morales,  
Carolina Obregón y María Isabel Henao Vélez

**Dirección editorial Puntoaparte**

Andrés Barragán

**Dirección de arte Puntoaparte**

Mateo L. Zúñiga y Julián Güiza Cubides

**Diseño y diagramación Puntoaparte**

Julián Güiza Cubides, Erik Naranjo,  
Andrés Álvarez y Joulie Rojas

**Corrección ortotipográfica y de estilo**  
**Puntoaparte**

Juan Mikán

**Infografía**

Laura Angarita

[www.laurangarita.com](http://www.laurangarita.com)

**Perfiles**

Perfil pág. 42: Martín Villamizar

Perfil pág. 27: Fundación Las Mellizas

**Mapa portada**

Carlos Enrique Sarmiento Pinzón

**Imágenes satelitales**

Catherine Agudelo y Camilo Esteban Cadena-Vargas

**Fotos acercamientos infografía**

**Foto 1, 3 y 9** César Marín. **Foto 2** Camilo Cadena. **Foto 4** Wolfgang Buitrago-González y Carlos Londoño Guarnizo. **Foto 5 y 6** Fundación Las Mellizas. **Foto 7** Bibiana Franco. **Foto 8** Luis Fernando López

**Impresión**

Panamericana formas e impresos S.A.

Documento preparado por el Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt en el marco del Convenio 13-014 (FA005 de 2013) suscrito con el Fondo Adaptación

**Citación sugerida para toda la obra**

Sarmiento, C., y León, O. (eds.). 2015. Transición bosque-páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 156 págs.

**Capítulo 1.**

León, O., Jiménez, D. y Marín, C. 2015. Marco conceptual para la identificación de la zona de transición entre el bosque altoandino y páramo. En: Sarmiento, C., y León, O. (eds.). 2015. Transición bosque-páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 156 págs.

**Capítulo 2.**

Marín, C., Medina-Rangel, G., Jiménez, D., Sarmiento, M., León, O., Díaz-Triana, J. y Paiba, J. Protocolos metodológicos para la caracterización de las comunidades bióticas a lo largo del gradiente altitudinal bosque-páramo. En: Sarmiento, C., y León, O. (eds.). 2015. Transición bosque-páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 156 págs.

**Capítulo 3.**

Sarmiento, C., Agudelo, C., Pérez-Moreno, H., y Cadena-Vargas, C. 2015. Identificación de la transición bosque-páramo mediante modelos de distribución potencial de la vegetación. En: Sarmiento, C., y León, O. (eds.). 2015. Transición bosque-páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 156 págs.

## Ficha de catalogación en la publicación

Transición bosque-páramo: Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos / editado por Carlos Enrique Sarmiento Pinzón y Olga Adriana León Moya -- Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, 2015.

156 p.: il., col.; 21 x 29.7 cm.

Incluye bibliografía, ilustraciones, fotos a color diagramas y mapas

ISBN impreso: 978-958-8889-41-2

ISBN digital: 978-958-8889-42-9

1. Ecosistemas terrestres 2. Ecosistemas de montaña -- páramos -- Colombia. 3. Colombia -- Región Andina 4. Conservación I. Sarmiento-Pinzón, Carlos II. León, Olga. III. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. CDD: 333.7516 Ed. 23

Número de contribución: 529

Registro en el catálogo Humboldt: 14968

Catalogación en la publicación – Biblioteca Instituto Humboldt – Nohora Alvarado

### INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT

#### REPÚBLICA DE COLOMBIA

##### Presidente de la República

Juan Manuel Santos Calderón

##### Ministro de Ambiente y Desarrollo Sostenible

Gabriel Vallejo López

##### Ministro de Hacienda y Crédito Público

Mauricio Cárdenas Santamaría

#### FONDO ADAPTACIÓN

##### Gerente General

Germán Arce

##### Subgerente Gestión del Riesgo

Alfredo Martínez Delgadillo

##### Asesora Subgerencia Gestión del Riesgo

Sonia Silva Silva

##### Asesora Sectorial Medio Ambiente

Doris Suaza Español

##### Asesor Sectorial Medio Ambiente (2013-2015)

Andrés Parra

##### Directora General

Brigitte L. G. Baptiste

##### Subdirector de Investigaciones

Germán Andrade

##### Proyecto Insumos Técnicos para la Delimitación de Ecosistemas Estratégicos: páramos y humedales

##### Coordinador

Carlos Enrique Sarmiento Pinzón

##### Subdirector de Servicios Científicos y Proyectos Especiales (2013-2014)

Jerónimo Rodríguez Rodríguez

##### Coordinadora del Componente Páramos

Paula Ungar Ronderos

##### Coordinadora del Componente Vegetación

Olga Adriana León Moya

##### Coordinadora del Componente Fauna

Heidi Pérez-Moreno

##### Coordinadora del Componente Fauna (2013-abril 2015)

María Victoria Sarmiento

##### Iconografía cortesía de

Saneef Ansari, Paulo Fernandes, Joe Mortell, Ale Estrada, Filip Malinowski, Yazmin Alanis, Dolly Vu, Hysen Drogu, Alexandra Coscovelnita, Christelle Mozzati, Boris Kaiser, Anton Noskov, Eli Ratus, Creative Stall, Gregor Cresnar, Rflor, Anton Noskov, Agne Alesiute, Arthy.P, Edward Boatman, Ealanche-liyan, Vicons Design, Dmitry Baranovskiy, James Rainsford, Adam Whitcroft, Creative Stall.

Licencia de Creative Commons CC de Atribución -Sin derivar- No comercial, por la que este material puede ser distribuido, copiado y exhibido por terceros solo si se muestra en los créditos. No se pueden realizar obras derivadas y no se puede obtener ningún beneficio comercial.

Contribución Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt 529.

# CONTENIDO

---

## PREFACIO

Antoine M. Cleef

*Página 6*

## INTRODUCCIÓN

Brigitte L. G. Baptiste y  
Carlos Enrique Sarmiento

*Página 8*

## AGRADECIMIENTOS

*Página 9*



---

# 02

## METODOLOGÍA Y CARACTERIZACIÓN

Protocolos metodológicos para la caracterización  
de las comunidades bióticas a lo largo del  
gradiente altitudinal bosque-páramo

Introducción • Métodos • Análisis de datos • Bibliografía • Anexos  
*Página 62*



# 01

## MARCO CONCEPTUAL

Para la identificación de la zona de transición entre bosque altoandino y páramo

Introducción • Ecosistemas de páramo • Zona de Transición Bosque-Páramo (ZTBP) • Identificación de la Zona de Transición Bosque-Páramo (ZTBP) • Importancia y transformación de la ZTBP • Bibliografía

*Página 10*



# 03

## IDENTIFICACIÓN DE LA TRANSICIÓN BOSQUE-PÁRAMO

Mediante modelos de distribución potencial de la vegetación

Introducción • Modelos de distribución potencial de la vegetación de alta montaña • Estimación de la zona de transición bosque-páramo • Bibliografía

*Página 120*



# PREFACIO

*Antoine M. Cleef*

*Naarden, 25 de octubre de 2015*

Alexander von Humboldt (1845-1862) nos dejó un bello grabado en el cual se indicaban los bosques montanos y zonas alpinas en las altas montañas del mundo. Para el Neotrópico, dibujó las zonas altitudinales de la vegetación del volcán El Chimborazo en Ecuador en un grabado clásico que sirvió recientemente como referencia para establecer los cambios en los ecosistemas como consecuencia del aumento de la temperatura en los últimos doscientos años (Morueita-Holme *et al.* 2015).

Este precedente es la base de estudios realizados por otros naturalistas como Francisco José de Caldas, José Celestino Mutis y José Cuatrecasas, quienes tipificaron cada una de las zonas o franjas altitudinales propias de las altas montañas tropicales. Durante los años 80 y bajo el liderazgo del profesor Thomas van der Hammen, el Proyecto Ecoandes estudió integralmente los ecosistemas montañosos del país y determinó con mayor precisión las características de las franjas de vegetación y su cambio en función del gradiente altitudinal. A partir de allí una dedicada generación de investigadores profundizó en el estudio de los páramos como un ecosistema que en Colombia posee características particulares y muy interesantes en cuanto a su composición y funcionamiento.

Como investigador profundicé en el estudio del páramo de gramíneas y el superpáramo (Cleef 1981). Sin embargo, es evidente que la transición entre el bosque altoandino y el páramo presenta la máxima diversidad biológica en los ecosistemas de alta montaña, especialmente por caracterizarse por la dominancia de una cobertura principalmente arbustiva, con presencia discontinua de bosques altoandinos y ocasionalmente elementos propios del páramo alto. El descubrimiento de nuevas especies en páramos de Antioquia (Alzate sin publ.) y Cundinamarca (Madriñán 2015) registradas durante los últimos dos años en el marco del Proyecto Páramos y Humedales, da cuenta de la necesidad de continuar con la investigación del patrimonio biológico del país y particularmente en la alta montaña. Así mismo, es indiscutible la relación entre la salud de este ecosistema y el



suministro de agua potable para las grandes ciudades y poblaciones de las vertientes andinas.

El Límite Superior del Bosque (LSB) es una referencia importante en la delimitación de los páramos. Sin embargo, es fundamental tener presente que esta franja no siempre ha estado donde la observamos hoy en día. Por ejemplo, Flantua *et al.* (2014), en una investigación desarrollada en la laguna de La Cocha, analizaron el polen y observaron que, desde la última época glacial, el Límite Superior del Bosque ha venido subiendo varios metros en función de los cambios del clima, especialmente el aumento de la temperatura. Esto llama la atención sobre la necesidad de estudiar periódicamente esta franja, estableciendo los cambios tanto en su ubicación altitudinal como en su composición y funcionamiento, así como en los beneficios que presta a la sociedad y las tendencias de transformación inducida por las actividades humanas.

Esta publicación propone una serie de conceptos y métodos novedosos para la identificación y caracterización de la transición entre el bosque altoandino y el páramo, su posición altitudinal y sus características fisiológicas y biológicas. Considero que los aportes aquí publicados son una traducción inteligente de los hechos científicos conocidos al enfatizar la importancia de reconocer las formas de crecimiento de la vegetación y los rasgos diagnósticos del paisaje para identificar dicha transición. Colombia cuenta con una legislación que busca proteger integralmente los

páramos, para lo cual su delimitación es fundamental (Cortés-Duque y Sarmiento 2013). En ese sentido, este libro es una herramienta valiosa para quienes están interesados en la discusión de los últimos cinco años relacionada con la protección y delimitación del páramo.

Quiero hacer un reconocimiento muy especial al destacado grupo de biólogos, geógrafos y profesionales de otras disciplinas que han trabajado enérgicamente bajo la coordinación de Carlos Sarmiento Pinzón y quienes han defendido decididamente los ecosistemas de alta montaña, identificando con la mayor precisión los páramos, incluyendo allí la transición con los bosques altoandinos contiguos, y buscando proteger integralmente su diversidad y funcionamiento.

Finalizo extendiendo mis felicitaciones y agradecimientos al Instituto Alexander von Humboldt, bajo la actual dirección de Brigitte Baptiste, así como al Fondo Adaptación ya que gracias a su apoyo se ha podido realizar esta publicación.

# INTRODUCCIÓN

*Brigitte L. G. Baptiste y  
Carlos Sarmiento Pinzón*

La alta montaña colombiana se caracteriza por una gran diversidad biológica, fruto de complejos procesos de formación geológica y cambios climáticos globales ocurridos principalmente en los últimos dos millones de años. En este espacio tiene lugar un fenómeno ecológico particular, que denominamos en esta publicación como la transición entre el bosque y el páramo, tal como se muestra en el inserto (infografía al final del libro). Si bien Colombia ha tenido la fortuna de contar con un amplio acervo investigativo en los ecosistemas paramunos, la transición hacia los ecosistemas adyacentes es menos conocida, ya sea en cuanto a su composición a nivel de especies, los cambios estructurales que allí tienen lugar y los servicios ecosistémicos asociados. En consecuencia dicha transición, como parte fundamental para el funcionamiento de los ecosistemas paramunos, es menos valorada.

El Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible y el Fondo Adaptación le encargaron al Instituto

Humboldt la elaboración de insumos técnicos dirigidos a la delimitación de los ecosistemas paramunos consagrada en la Ley 1450 de 2011 y en la Ley 1753 de 2015. Como respuesta a ello, el Instituto lideró la discusión sobre los principios y criterios aplicables a la delimitación de los páramos, entre los cuales se encuentra considerar la transición de la vegetación hacia ecosistemas adyacentes (ecotonos y ecoclinas), así como preservar la integridad ecológica y conectividad del paisaje.

De acuerdo con lo anterior, el equipo de trabajo en aspectos bióticos y de sistemas de información geográfica del proyecto *Insumos Técnicos para la Delimitación de Ecosistemas Estratégicos: páramos y humedales*, desarrollaron una base conceptual y una serie de métodos para identificar y caracterizar la zona de transición bosque-páramo, en la que se encuentra el Límite Inferior del Páramo (LIP). Bajo el conocimiento científico actual, dicho límite corresponde a la zona o franja en donde se encuentra o puede encontrarse la transición entre el bosque altoandino y la vegetación arbustiva propia del páramo bajo.

Bajo esta premisa se concibe la presente publicación buscando además, proponer métodos que permi-

tan monitorear dicho Límite Inferior del Páramo como posible indicador de los impactos y evidencias asociadas con las tendencias de transformación de la alta montaña en Colombia, entre ellos el cambio climático. Los distintos escenarios dados al respecto establecen una alta probabilidad de un marcado ascenso de las temperaturas, principalmente en las regiones montañosas, lo cual tendrá sin duda impactos sobre este ecosistema y sus servicios.

Para el sector académico, este libro contribuye al conocimiento conceptual y metodológico para la investigación de los ecosistemas de alta montaña, cubriendo desde aspectos metodológicos de campo sobre estructura y composición de flora y fauna hasta el análisis espacial para identificar la zona de transición entre el bosque altoandino y el páramo.

Finalmente, para funcionarios de las autoridades ambientales y territoriales, esta publicación es el referente para comprender la elaboración de los insumos técnicos en aspectos bióticos empleados para las recomendaciones emitidas por el Instituto Humboldt dirigidas a la delimitación de páramos en el país. Así mismo es una herramienta para el diseño, bajo métodos estandarizados, de iniciativas de monitoreo de los diferentes ecosistemas a lo largo del amplio gradiente altitudinal propio de los sistemas montañosos del país.



# AGRADECIMIENTOS

**L**os editores y autores de esta obra agradecemos a las siguientes personas su colaboración e interés en la elaboración de la presente publicación:

En orden alfabético: Antoine Cleef, Brigitte L.G. Baptiste, Clara Chamorro, David Rivera, Enrique Martínez Meyer, Germán Forero, Jerónimo Rodríguez Rodríguez, Liliana Corzo, Lina Estupiñán, Luis Daniel Llambí, Maaïke Bader, Mauricio Diazgranados, Orlando Vargas, Oswaldo Téllez, Paula Ungar, Robert Hofstede, Santiago Madriñán, Sergio Córdoba y Zoraida Fajardo.

A todos los investigadores de los grupos de trabajo que participaron en la aplicación en campo de los protocolos propuestos en esta publicación: Bosques & Semillas SAS, Fundación Biocolombia, Fundación Ecológica Reserva Las Mellizas, Fundación Prosierra, Instituto de Biología de la Universidad de Antioquia, Instituto

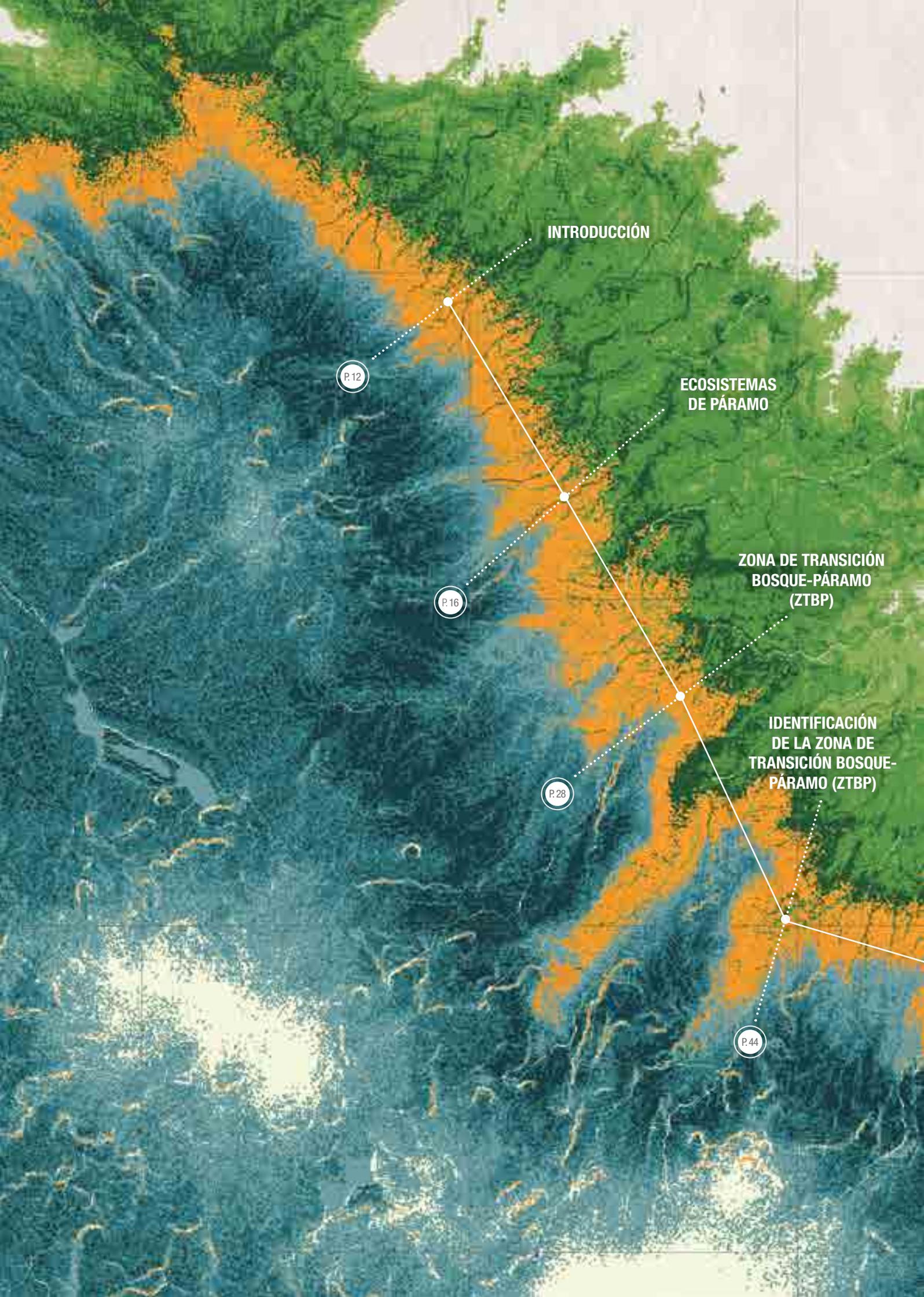
de Investigaciones del Pacífico, Laboratorio de Botánica y Sistemática de la Universidad de Los Andes, Grupo de Ecología y Biogeografía y Grupo de Recursos Naturales de la Universidad de Pamplona, Grupo Conservación y Manejo de la Vida Silvestre de la Universidad del Cauca, Biodiversidad de Alta Montaña de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas, SisBio de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Grupo Biología de Páramos y Ecosistemas Andinos de la Universidad de Nariño, Grupo de Investigación en Zoología de la Universidad del Tolima y Wildlife Conservation Society.

A Jhonny Saavedra y al equipo de la Infraestructura Institucional de Datos (I2D). A Claudia Medina y al equipo de colecciones del Instituto Humboldt.

A los participantes del taller “Páramos sin límites” por la retroalimentación y sugerencias (Montenegro, Quindío, enero de 2015).

Al equipo de trabajo de Comunicaciones del proyecto Insumos Técnicos para la Delimitación de Ecosistemas Estratégicos: páramos y humedales: Ana Marcela Hernández, Tatiana Menjura, Carolina Obregón, María Isabel Henao Vélez, Luis Fernando López y Martín Villamizar.

Al Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible y al Fondo Adaptación por su gestión y apoyo financiero.



**INTRODUCCIÓN**

P.12

**ECOSISTEMAS  
DE PÁRAMO**

P.16

**ZONA DE TRANSICIÓN  
BOSQUE-PÁRAMO  
(ZTBP)**

P.28

**IDENTIFICACIÓN  
DE LA ZONA DE  
TRANSICIÓN BOSQUE-  
PÁRAMO (ZTBP)**

P.44

# 01

## MARCO CONCEPTUAL

Para la identificación de la zona de transición  
entre bosque altoandino y páramo

Olga Adriana León Moya, Diana Isabel Jiménez y César Marín

---



IMPORTANCIA  
Y TRANSFORMACIÓN  
DE LA ZTBP

BIBLIOGRAFÍA

P.50

P.54

# INTRODUCCIÓN

La identificación del Límite Inferior del Páramo es un ejercicio técnico-científico que responde a políticas de ordenamiento y gestión del territorio

La definición de límites en los ecosistemas ha sido motivo de una amplia discusión epistemológica y metodológica a lo largo del desarrollo de la ecología. Los distintos conceptos que se usan dependen del objetivo de cada estudio, la escala de trabajo y los procesos analizados, entre otros.

Un límite puede ser una representación gráfica, entendida como una construcción humana; una línea dibujada en un mapa que corres-

ponde o no a una discontinuidad física en la naturaleza (Strayer *et al.* 2003). Sin embargo, para algunos investigadores el concepto de límite se refiere a zonas de transición, contacto o separación entre elementos contrastantes de un mosaico dentro del paisaje (Cadenasso *et al.* 2003).

Varios términos han sido usados para referirse a límites entre unidades ecológicas. Entre los más comunes están el *ecotono*, que se refiere a un cambio abrupto, usualmente bien

marcado entre formaciones vegetales (Clements 1907); la *ecoclina*, entendida como variaciones graduales y continuas, las cuales son relativamente heterogéneas pero ambientalmente más estables (van der Maarel



1990); los *bordes*, que hacen referencia al perímetro de los parches de bosques formados especialmente cuando se dan procesos de fragmentación (Forman 1995) y la transición biótica, que incorpora un límite y las áreas adyacentes que responden a un rango de condiciones ambientales particulares (Peters *et al.* 2006).

El uso de estos conceptos depende del objetivo del análisis. Sin embargo, a diferentes escalas, estas zonas de transición son reconocidas como sistemas que juegan papeles críticos en el flujo de organismos, materiales y energía entre los ecosistemas (Yarrow y Marín 2007), y se diferencian de los sistemas adyacentes en composición, funciones ecosistémicas y dinámicas temporales (Cadenasso *et al.* 2003).

La identificación de estos límites está relacionada con algunos atributos como: 1) su origen, el cual tiene que ver con las fuerzas que los conforman. Estas pueden ser naturales o antrópicas, endógenas (procesos su-



1.

cesionales) o exógenas (flujo de lava), actuales (acción del viento) o pasadas (movimiento de glaciares); 2) su estructura espacial, referente a la extensión, forma y tipo (abrupto o gradual) de los bordes; 3) su función, ya que los bordes pueden influir sobre procesos ecológicos que se dan entre los ecosistemas adyacentes, y 4) su dinámica temporal, que tiene que ver con cambios en las propiedades y posición de los bordes en el tiempo



1. Vegetación de alta montaña.

Foto: César Marín.

y con su edad o tiempo de conformación (Strayer *et al.* 2003).

El interés despertado por identificar y estudiar estos límites se remonta a estudios de naturalistas como Alexander von Humboldt y Aimé Bonpland, quienes en sus recorridos en países tropicales se plantearon interrogantes relacionados con la distribución de las plantas de acuerdo con



## 2.

las condiciones climáticas que ocurren a diferentes alturas en los sistemas montañosos (von Humboldt y Bonpland 1985). El interés por este tema prevalece: recientemente, varios autores (Körner y Paulsen 2004, Bader *et al.* 2007, Moscol y Cleef 2009, Ramírez *et al.* 2009, Arzac *et al.* 2011, Puentes 2010, y Llambí y Cuesta 2014) se han enfocado en el estudio de los factores naturales y antrópicos que regulan la estructura, dinámica y posición altitudinal de los límites de ecosistemas de la alta montaña en zonas templadas y tropicales.

En Colombia, con la expedición de la Ley 1450 de 2011 (Plan Nacional de Desarrollo, 2010-2014) surgió la obligación de delimitar a escala 1:25.000

los ecosistemas de páramos y humedales, gracias al reconocimiento de su diversidad biológica así como por los bienes y servicios que estos proveen. Dicha delimitación se orientó hacia la exclusión de actividades que ponen en riesgo dichos valores, como son las actividades mineras, de hidrocarburos y agropecuarias.

Las disposiciones legales vigentes establecen que la delimitación, vista como una acción administrativa del Estado, debe considerar criterios técnicos, ambientales y sociales, generando así un territorio concreto para aplicar la legislación, con el fin

de conservar los ecosistemas y mantener su adecuado funcionamiento y los servicios que prestan a la sociedad. Esta medida debe “valorar tanto el conocimiento científico como las implicaciones sobre la sociedad de dicha decisión, considerando principios constitucionales como el derecho a un ambiente sano, la prelación del interés general sobre el particular y el principio de precaución” (Rivera y Rodríguez 2011, Sarmiento *et al.* 2013).



En relación con lo anterior, el Instituto Alexander von Humboldt, como parte del Sistema Nacional Ambiental (SINA) y como brazo técnico del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, se ha encargado de elaborar insumos técnicos para la toma de decisiones en cuanto a la gestión de la biodiversidad se refiere. De esta manera, en el año 2007, Morales *et al.*, identificaron los complejos de páramos del país a escala 1:250.000, lo que permitió registrar 1.983.000 ha, distribuidas en 5 sectores, 14 distritos y 34 complejos. Para el año 2012, este proceso se hizo a escala 1:100.000 (Sarmiento *et al.* 2013), aplicando los criterios de delimitación expuestos por Rivera y Rodríguez (2011) y ha-

ciendo uso de los insumos cartográficos apropiados a dicha escala. Como resultado se incrementó la superficie reconocida como páramo en un 47% para un total de 2.907.137 ha y 36 complejos (Sarmiento *et al.* 2013).

Actualmente, y en cumplimiento de la Ley 1450 de 2011 y la Ley 1753 de 2015, el Instituto avanza en la identificación del Límite Inferior del Páramo a escala 1:25.000 a partir de sus características biofísicas típicas y su transformación debido a las actividades humanas. En este capítulo se presenta el marco conceptual en el que se basa la identificación del



2. Panorámica municipio de Génova, Quindío.  
Foto: César Marín.

límite inferior de los ecosistemas paramunos y sobre el cual se desarrollan protocolos metodológicos para el análisis estructural de su flora y fauna, además de los parámetros para la construcción de modelos de distribución potencial de la Zona de Transición Bosque-Páramo (ZTBP).

# ECOSISTEMAS DE PÁRAMO

Los páramos son considerados ecosistemas estratégicos por su alta diversidad y los servicios de provisión y regulación hídrica que prestan a la población colombiana

El concepto de páramo incorpora múltiples elementos, factores, límites, zonificaciones, herencias, perturbaciones, migraciones, biomas, fisonomías, estructuras, funcionamiento, evolución y configuraciones, y por esto ninguna definición es perfecta (Reyes 1995).

En este sentido, varios autores coinciden en considerarlo como un ecosistema natural y transformado de alta montaña, exclusivo del neotrópico, que comprende extensas zonas que coronan las cordilleras y se ubican entre el bosque andino y el límite inferior de la nieve (Cuatre-

casas 1958, Monasterio 1980, Guhl 1982, Rangel-Ch 2000, Hofstede *et al.* 2003, Vargas y Pedraza 2004 y Llam-bí y Cuesta 2014). Las variaciones en su distribución espacial obedecen a las características climáticas en conjunto con aspectos topográficos y altitudinales, exposición a las corrientes eólicas y a la radiación solar, influencia antrópica y a las alturas máximas alcanzadas por las diferentes formaciones montañosas (Vargas y Pedraza 2004).

Estos ecosistemas son reconocidos principalmente por su alta diversidad respecto a otros ecosistemas de alta montaña a nivel mundial (van der Hammen y Cleef 1986). En Colombia existen, según datos de Luteyn y Churchill (1999) y Rangel-Ch



(2000), aproximadamente 124 familias, 644 géneros y unas 4700 especies de plantas; en cuanto a fauna se han registrado cerca de 70 especies de mamíferos, 11 de lagartos, 4 de serpientes, 87 de anfibios, 154 de aves y 130 de mariposas (van der Hammen 1998, Rangel-Ch 2000). Además, los páramos del país albergan un alto número de endemismos de especies (Hofstede *et al.* 2003).

Entre los servicios que estos ecosistemas prestan a la población se destaca la continua provisión de agua en cantidad y calidad, ya que los páramos comprenden los nacimientos de muchas e importantes fuentes de este líquido para consumo humano (Rangel-Ch 2000), incluyendo ciudades capitales como Bogotá, Medellín, Bucaramanga, entre otras. Esto se debe principalmente a que la vegetación predominante presenta baja evapotranspiración, lo que se traduce en un bajo consumo de agua y en consecuencia en un gran excedente disponible para incorporarse al caudal de los ríos que descienden del páramo (de Bièvre y Buytaert 2006).



3.

Estos ecosistemas se distribuyen en los Andes húmedos ecuatoriales y se extienden por las regiones más elevadas de Venezuela, Colombia y Ecuador con algunas ramificaciones hacia el norte en Costa Rica y Panamá y hacia el sur en el norte de Perú (Azócar y Rada 2006), presentando una distribución discontinua, por lo que se consideran archipiélagos biológicos continentales.

Investigaciones recientes reportan que en Colombia los páramos ocupan un 2,5% de la superficie total del país, distribuidas en 140 unidades discretas y clasificadas en 5 sectores, 17 distritos y 36 complejos bio-



3. Parque Nacional Natural Chingaza. Foto: Luis Fernando López.

geográficos (Sarmiento *et al.* 2013); en Ecuador se determinó una extensión aproximada de 1.337.119 ha, que representan el 5% del territorio ecuatoriano; los páramos venezolanos ocupan una superficie aproximada de 266.000 ha, mientras que en Centroamérica hay un total de 17.000 ha de páramo, sobre la cordillera de Talamanca entre Costa Rica (15.000 ha) y Panamá (2000 ha) (Hofstede *et al.* 2014). No obstante, es importante tener en cuenta las diferencias de las escalas, métodos y propósitos con los cuales se elaboró la cartografía de estos ecosistemas en cada país.



4. Arbustales en páramo medio. Foto: Jorge Hernán López.
5. Valle de frailejones en el páramo de Chingaza. Foto: Luis Fernando López.

De acuerdo con lo anterior, Colombia poseería aproximadamente un 50% de los páramos andinos. A escala global, su posición ecuatorial y, a escala regional, la presencia de tres ramales montañosos (cordilleras Oriental, Central y Occidental) definen la alta heterogeneidad ambiental en el país, con diferencias en altura, historia geológica, relieve, amplitud y extensión que determinan patrones edáficos (ejemplo: suelos volcánicos vs. suelos no volcánicos), climáticos (ejemplo: páramos húmedos que drenan hacia el Amazonas vs. páramos secos en valles interandinos) y de transforma-

ción (usos agropecuarios, mineros, y con infraestructura); y a escala local, pequeñas diferencias de exposición, pendiente, cercanía a cuerpos de agua, etc., pueden también generar cambios muy importantes en propiedades como la fertilidad del suelo, la presencia y distribución de vegetación dominante, entre otros (Llambí y Cuesta 2014).

## ASPECTOS CLIMÁTICOS

El clima, al igual que otros aspectos físicos, tiene influencia en las diferentes escalas. Si nos referimos a la zona andina intertropical, la temperatura y precipitación están inversamente relacionadas con la altitud; la primera disminuye a una tasa promedio de cerca de 0,6 °C cada 100 m de elevación aproximadamente, con ligeras variaciones de acuerdo con las condiciones locales; por su parte, la precipitación tiende a aumentar

hacia altitudes medias donde se ubican los bosques altoandinos, y luego disminuye en forma más o menos constante a elevaciones mayores (Sarmiento 1986). No obstante, estos patrones son dependientes de la orografía y los vientos a escala local (Buytaert *et al.* 2010). Esto ocurre en las cordilleras colombianas en donde se presenta una clara “disimetría” climática entre vertientes, al parecer con cambios de temperatura menos abruptos en las vertientes más húmedas (van der Hammen *et al.* 1983).

El páramo presenta características climáticas extremas que lo hacen particular como: fuertes vientos, baja presión atmosférica, bajas presiones parciales de oxígeno y dióxido de carbono y régimen isotérmico anual. Las temperaturas medias son bajas pero se observan marcadas oscilaciones durante el día, que van desde altas temperaturas del suelo y del aire por la alta radiación solar diurna (con cambios bruscos a causa de la nubosidad) hasta un mayor enfriamiento durante la noche que puede causar congelamiento y heladas.



La humedad relativa es muy alta y la evapotranspiración es baja, esta última estimada entre 1 y 1,5 mm día<sup>-1</sup> (Rangel-Ch 1989, Guhl 1982, Hofstede 1995, Vargas y Pedraza 2004, Buytaert 2004, Morales *et al.* 2007).

Estos patrones de amplitud térmica diaria también varían a lo largo del año. Azócar y Rada (2006) señalan que durante la época seca, en un período de 24 horas, el rango de oscilación puede ser de 22 a 30 °C, mientras que en la época lluviosa la persistente cubierta de nubes disminuye el rango diario a valores entre 12 y 18 °C, debido a que los mínimos son más altos y los máximos, más bajos.

El clima de los Andes colombianos está fuertemente influenciado por la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT). El flanco occidental de la cordillera Occidental está influenciado principalmente por las masas de aire originadas en el Pacífico que traen humedad, al tiempo que la vertiente oriental de la cordillera Oriental está influenciada por vientos húmedos del Atlántico tropical y de la cuenca amazónica (vientos alisios del noreste y del sureste), por lo que predominan los climas pluviales húmedos a hiperhúmedos. Los valles interandinos se encuentran expuestos a influencias variables entre masas de aire oceánicas y continentales, así como a los efectos de sombra de lluvia que resultan en valores de precipitación anuales relativamente bajos (Hofstede *et al.* 2014).

De esta forma se presentan importantes diferencias entre las vertientes de las tres cordilleras. En las que están protegidas del viento la precipitación es menor, mientras que en las vertientes expuestas las corrientes de aire chocan y se condensan, generando mayor nubosidad y precipitación (Hofstede *et al.*

2003). Rangel-Ch (2000) propone una clasificación de los ecosistemas paramunos de acuerdo con la precipitación anual: páramos secos (600/1200 mm/año), páramos húmedos (1200 a 3000 mm/año), y superhúmedos por encima de 3000 mm/año.

La figura 1.1 muestra cómo varían la precipitación y el relieve en un corte transversal entre la planicie chocoana y el piedemonte llanero atravesando las tres cordilleras a la altura del nevado del Tolima y la sabana de Bogotá. Se puede observar cómo la influencia de los vientos, así

como la altura de las cordilleras y la profundidad de los valles interandinos principales, marcan diferencias en el comportamiento climático de las vertientes y por tanto de los páramos ubicados en sus cimas.



6. Precipitación horizontal (niebla) sobre la vegetación de páramo.

Foto: Camilo Cadena.

6.



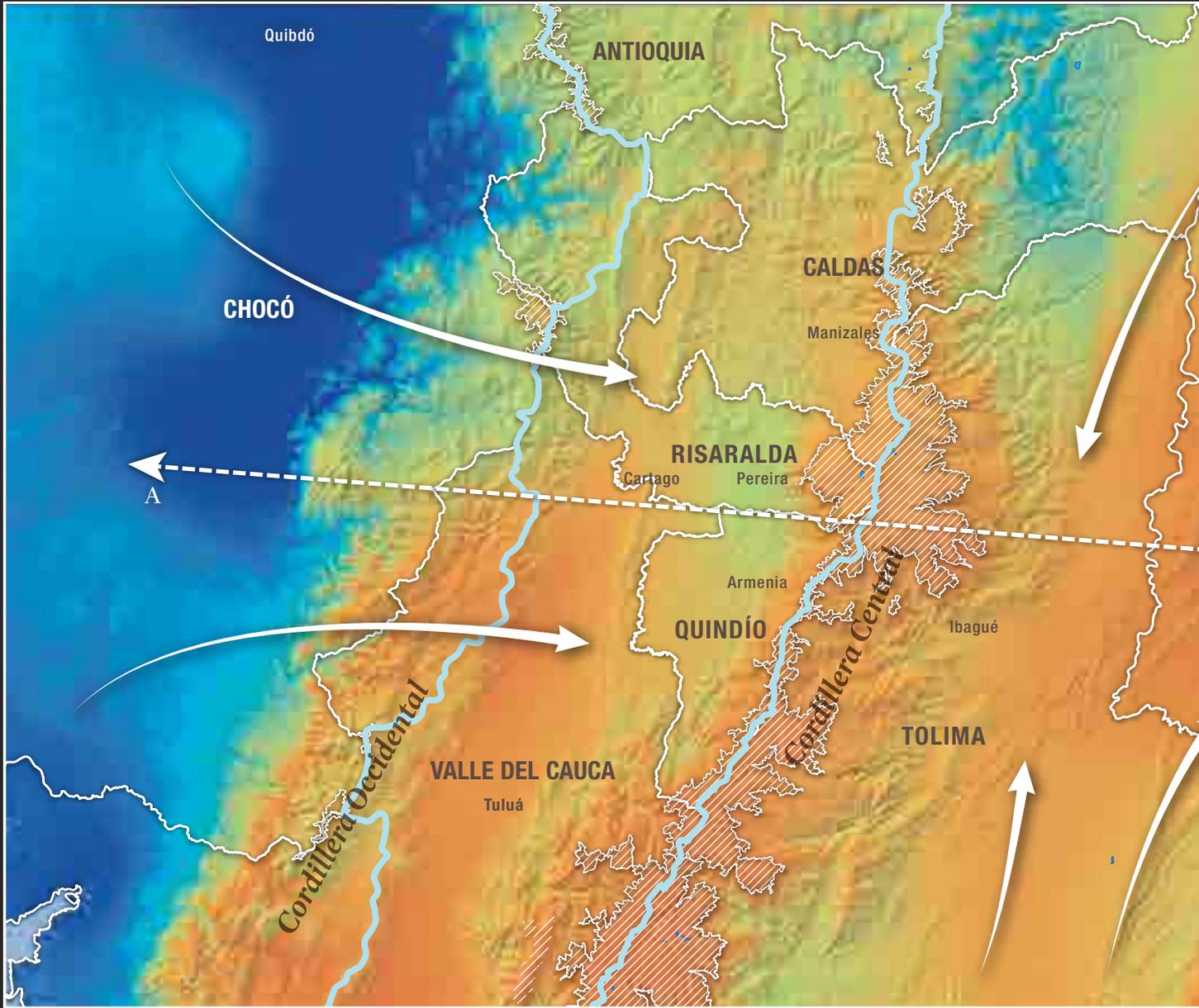
77° 0' 0" O

76° 0' 0" O

75° 0' 0" O

5° 0' 0" N

4° 0' 0" N



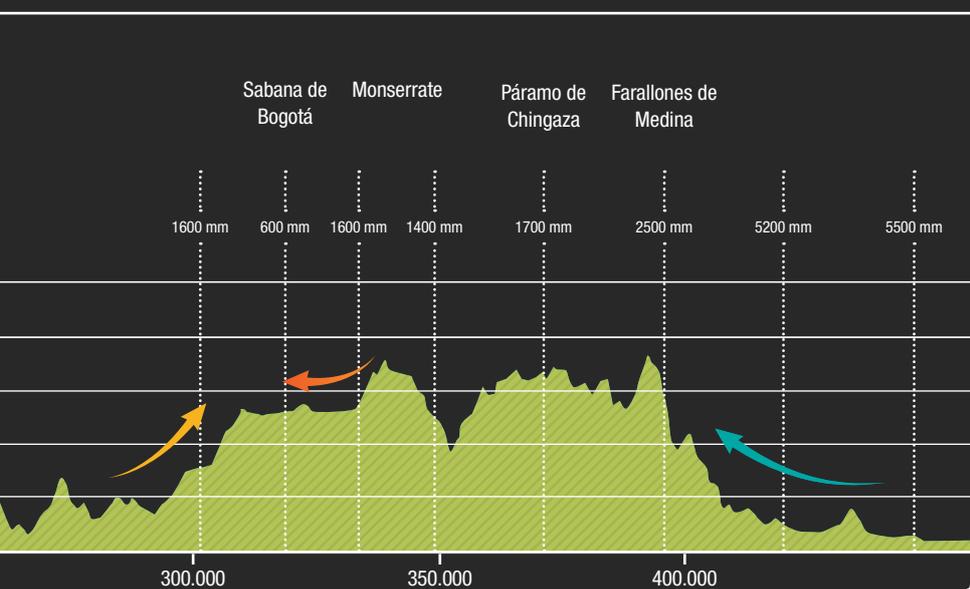
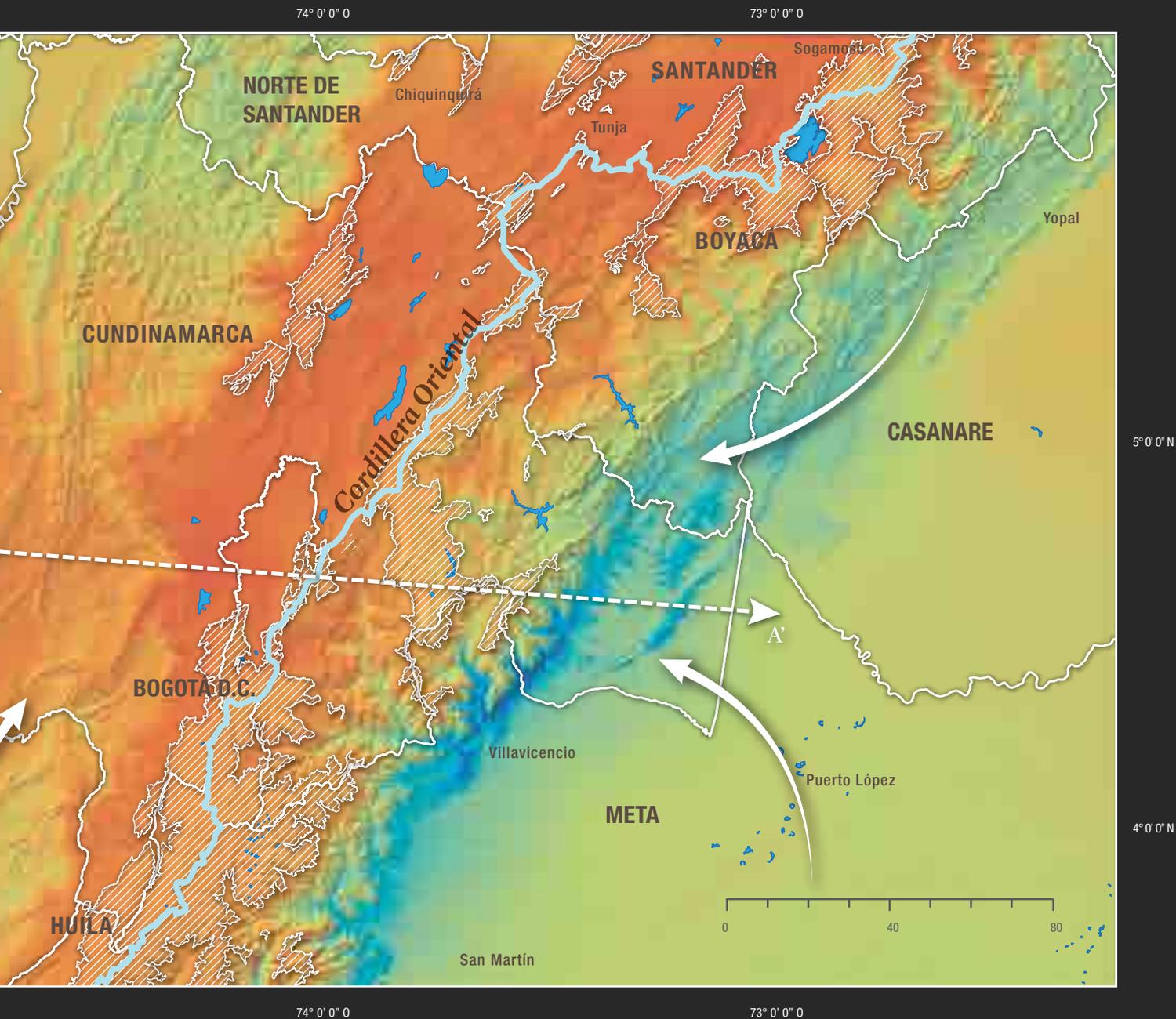
77° 0' 0" O

76° 0' 0" O

75° 0' 0" O

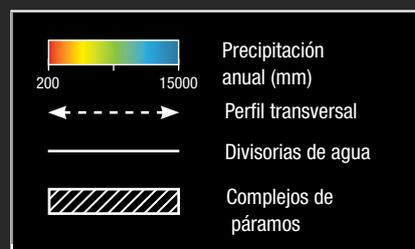
Altura sobre el nivel del mar (y)





**FIGURA 1.1**

Influencia de vientos y variación climática en las tres cordilleras colombianas



Distancia en metros (x)



#### 7. Vegetación de páramo bajo. Rabanal.

Foto: Luis Fernando López.

En términos generales, las vertientes interandinas tienden a presentar menores valores de precipitación. Sin embargo, se puede observar que existen diferencias entre ellas. La vertiente occidental de la cordillera Occidental presenta valores de precipitación de 6500 mm/año, al tiempo que a la misma altura, en el flanco opuesto, el monto de precipitación se encuentra sobre los 1700 mm/año. En la cordillera Central, a 3000 m s.n.m., se presentan valores

de precipitación de 1600 mm/año en la vertiente occidental, al tiempo que en la vertiente oriental se presentan valores de 1200 mm/año. Por su parte, la cordillera Oriental, dada la configuración de su relieve, presenta variaciones más complejas que los demás sistemas montañosos. Si bien la vertiente occidental (1600 mm/año) es evidentemente más seca que la oriental que recibe la influencia de los Vientos Alisios del noreste y sureste (con una carga de humedad de 2500 a 5000 mm/año), los páramos ubicados en el borde occidental de la Sabana de Bogotá (cerro El Tablazo, p.e.) son más húmedos en su cara occidental que oriental, la cual drena hacia la saba-

na. En este flanco la precipitación es particularmente baja (600 mm/año), lo que da como resultado una serie de vertientes secas que se extienden desde Cundinamarca hasta el sur del departamento de Boyacá. Los páramos ubicados sobre el borde oriental de la Sabana (Cerros Orientales de Bogotá, p.e.) no tienen una asimetría tan marcada en relación a la precipitación (1600 mm/año y 1700 mm/año) como aquellos ubicados más al oriente (páramo de Chingaza), que pueden recibir precipitaciones superiores a 2500 mm/año en su costado oriental.



7.

## SUELOS Y GEOLOGÍA

En general, los suelos de páramo son humíferos, de textura media, bajo porcentaje de saturación de bases, bajo contenido de calcio, magnesio, fósforo (con variaciones en suelos volcánicos) y alto contenido de nitrógeno total, con una relación carbono-nitrógeno (C/N) también alta, marcada acidez, mediana a alta saturación de acidez intercambiable y alto contenido de materia orgánica, lo cual marca su importancia en el almacenamiento de carbono y retención hídrica (Fariñas y Monasterio 1980, y Malagón y Pulido 2000).

Los suelos de los páramos son de formación reciente. La interacción con influencia del clima, el material parental y la vegetación, les dan como resultado suelos de características muy particulares. En los páramos se presentan cuatro tipos de suelo de acuerdo con su estructura y composición: andisoles, inceptisoles, entisoles e histosoles (Malagón y Pulido 2000). En general, los páramos más altos poseen suelos rocosos y muy poco profundos, poca materia orgánica y muy baja retención de agua, y por ello son de muy baja fertilidad natural. En elevaciones medias, los suelos son relativamente húmedos, negros o cafés y ácidos, con una gran capacidad de retención de agua. Los páramos más bajos presentan suelos muy oscuros, una acidez moderada, bajos niveles de calcio, alto contenido de agua, potasio y nitrógeno total (Llambí *et al.* 2012).

En las áreas volcánicas de la cordillera Central son frecuentes los afloramientos de rocas ígneas, mientras que en la cordillera Oriental se presentan materiales geológicos sedimentarios de edades desde el Cretácico hasta el Paleozoico (*shale* negro, arenisca, caliza, limolitas, liditas, entre otros). En la cordillera Occidental predominan los materiales metamórficos. En los páramos son frecuentes los depósitos glaciares que conforman las morrenas y los derrubios de gelifracción, y depresiones con capas orgánicas y sedimentos aluviales (Hofstede *et al.* 2014).

Por su parte, las condiciones climáticas del páramo (precipitación, humedad y temperatura) causan variaciones en diferentes aspectos físico-químicos de los suelos. Un volumen alto de agua efectiva produce alteraciones químicas de los minerales, y las bajas temperaturas hacen lentos los

procesos de descomposición del material vegetal y la formación del suelo (Llambí *et al.* 2012).

Además, no se puede desconocer a los organismos edáficos (edafofauna y microorganismos) como factor formador de los suelos. Procesos como la descomposición de la hojarasca, el intercambio de nutrientes, la absorción de nutrientes por la biota, la respiración, la fijación de nitrógeno, la acción de las micorrizas en la captura de nutrientes, entre otras, son acciones de los organismos del suelo que repercuten en la morfología, las propiedades físicas y en las concentraciones de sustancias orgánicas y de nutrientes de los suelos (Chamorro 1989).



8. Perfil de suelos característicos de los páramos. Foto: Diana Jiménez.



8.

### ZONIFICACIÓN

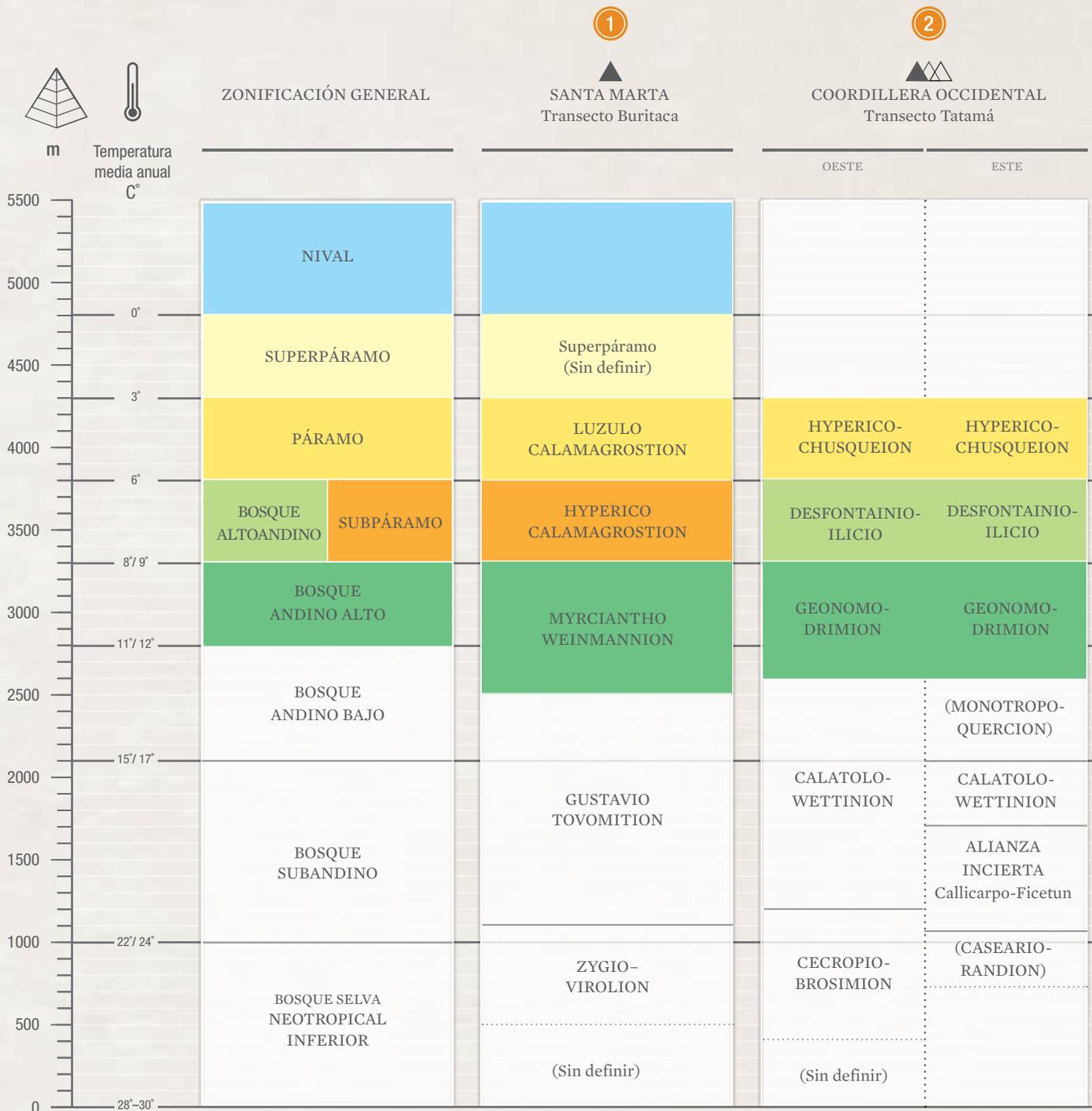
En el imaginario colectivo el páramo se asocia principalmente con áreas de pajonales y frailejonales, debido probablemente, a la raíz europea de la palabra “páramo”, que significa “meseta desértica y árida batida por

el viento” (Hofstede *et al.* 2014). No obstante, es importante reconocer además las zonas bajas del ecosistema en las que domina una vegetación leñosa de arbustos y arbolitos.

Tradicionalmente, el páramo ha sido zonificado con base en variaciones de la distribución y dominancia

de la vegetación (van der Hammen y Otero-García 2007), y se han reconocido tres franjas o pisos ecológicos generales: páramo bajo o subpáramo, páramo medio y superpáramo.

Para el siglo XIX, Humboldt describe esta variación altitudinal de la vegetación de la siguiente forma: “A



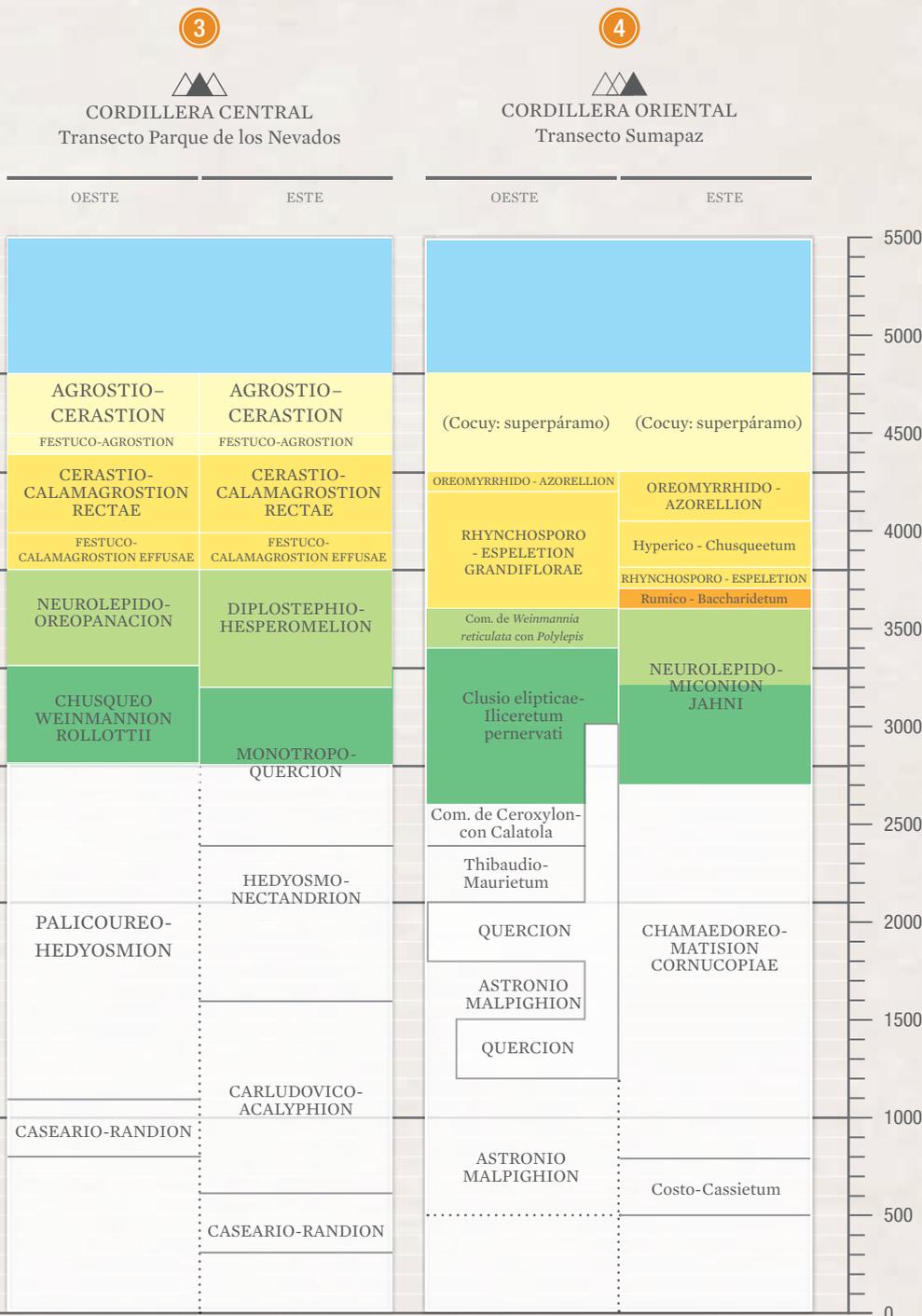


los árboles altos de los bosques siguen arbustos bajos con ramas torcidas, a estos le siguen hierbas olorosas cuya superficie suavemente lanuda está ocupada por tubos de succión articulada. Más arriba, en alturas con escaso aire, crecen en sociedad los pajonales y luego con las prade-

ras o pajonales monótonos, linda la región de las plantas criptógamas” (von Humboldt y Bonpland 1985).

Cuatrecasas (1958) describe al subpáramo como un cinturón con abundante matorral que se encuentra en la parte baja del páramo de gramíneas. Lo presenta como una

zona de transición entre el bosque andino y lo que él denomina páramo propiamente dicho, este último referido a las formaciones de gramíneas fasciculadas (*Calamagrostis* y *Festuca*) y caulirrosuletum (*Espeletia* spp.); y define al superpáramo como la zona que llega hasta el límite



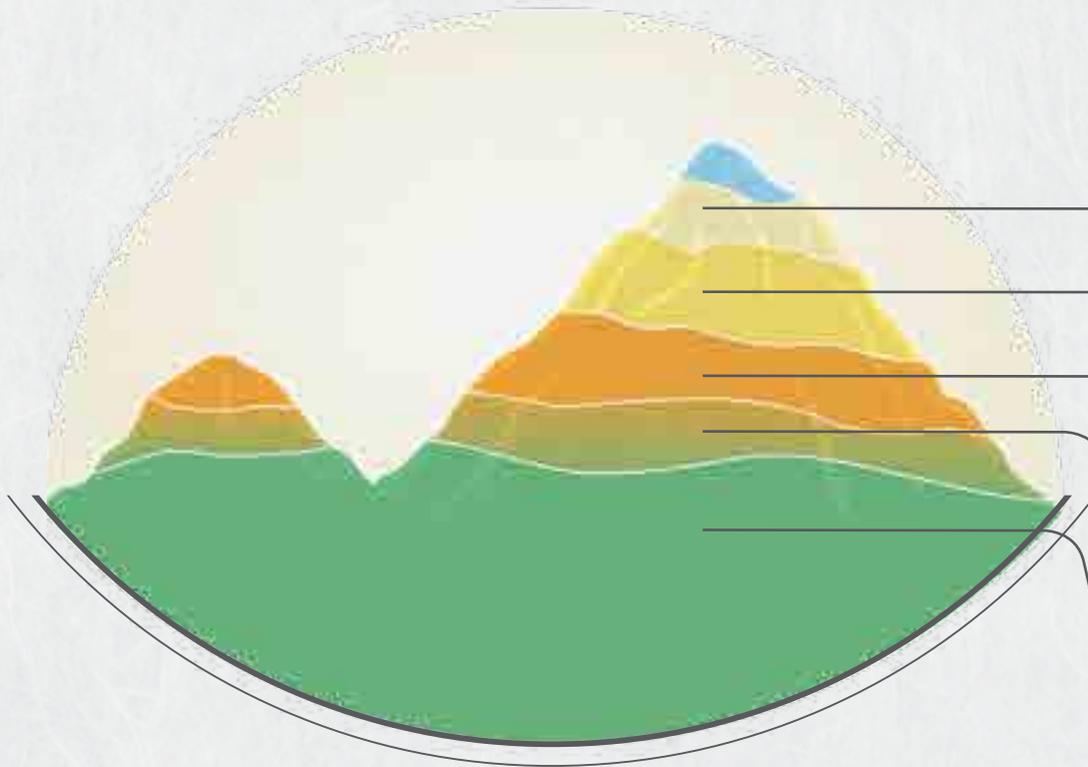
Mapa de Colombia con ubicación geográfica de los transectos del proyecto Ecoandes

**FIGURA 1.2**  
Zonificación fisionómica de la vegetación de alta montaña en las cordilleras colombianas y la Sierra Nevada de Santa Marta (van der Hammen 2008)



FIGURA 1.3

Franjas de la alta montaña según Rangel-Ch (2000)



nival con vegetación dispersa y una alta proporción de suelo desnudo.

Más adelante, van der Hammen y Cleef (1986), en el proyecto Ecoandes, reconocen variaciones en la distribución altitudinal y composición de la vegetación de estas tres zonas en diferentes puntos de las cordilleras colombianas y en la Sierra Nevada de Santa Marta (Figura 1.2).

Más recientemente y a partir de levantamientos de campo en varias localidades de páramo, Rangel-Ch (2000) reconoce, al igual que en estudios anteriores: el páramo bajo (subpáramo), donde predomina la vegetación arbustiva, y hace referencia a zonas de contacto con la vegeta-

ción de la región media de montaña, conformando comunidades mixtas; el páramo de gramíneas, dominado por frailejonales y pajonales e incluye otros tipos de vegetación como arbustales, bosques bajos y bosques; y el superpáramo. Adicionalmente, reconoce una franja altoandina, la cual se refiere a una zona de transición entre el bosque altoandino y el páramo bajo, y registra entre los tipos de vegetación allí presentes bosques, matorrales altos y bosques ralos (Figura 1.3).

De acuerdo con estudios biogeográficos, la composición florística de la alta montaña tropical está representada por elementos endémicos, neotropicales, austral-antárticos, holárticos y templados (Sklenar *et al.* 2010). Se considera que aproximadamente un 10% de los géneros son endémicos y muchos de ellos se

**Superpáramo****Páramo medio****Subpáramo o páramo bajo****Franja altoandina****Vegetación cerrada de alta montaña (bosques)**

encuentran en el subpáramo, siendo esta posiblemente la zona con mayor nivel de endemismo y una mayor predominancia de elementos neotropicales. Esto se debe a que el subpáramo tiene una historia más antigua que el páramo medio, ya que durante el Mioceno las partes altas de los cerros (1000 a 2000 m) eran ocupadas por una vegetación semiabierto o abierta, dadas las condiciones climáticas que impidieron la colonización de vegetación arbórea. De manera que el superpáramo es más reciente, razón por la cual contiene pocos géneros endémicos (van der Hammen y Cleef 1986).

La plasticidad ecológica que tienen los elementos florísticos de la alta montaña, gracias a las adaptaciones fisiológicas que han desarrollado para estos ambientes extremos,

permite que puedan establecerse a lo largo de rangos altitudinales entre el bosque altoandino y el páramo. Si bien, algunos géneros son propios de cada franja de vegetación, esta variabilidad en cuanto a su composición hace necesario utilizar un enfoque que integre otros aspectos estructurales para identificar las diferentes formaciones vegetales, incluyendo la zona en la cual confluyen o zona de transición.



9. *Bejaría resinosa*. Foto: Bibiana Duarte.

9.



# ZONA DE TRANSICIÓN BOSQUE-PÁRAMO (ZTBP)



Las condiciones bióticas y abióticas de la alta montaña hacen del encuentro entre el bosque altoandino y el páramo una zona heterogénea y diversa

Desde el punto de vista biótico, el límite inferior del ecosistema paramuno se encuentra en la zona de contacto entre el bosque altoandino y la parte baja del subpáramo, presentándose en ocasiones de manera gradual (ecoclina) y en ocasiones abrupta (ecotono) (Rivera y Rodríguez 2011), lo que depende principalmente de la escala de trabajo y de la historia de uso.

Esta zona de transición se caracteriza por la presencia de formaciones vegetales semiabiertas, con elementos arbustivos y arbóreos que se interdigitan, y una gran variabilidad en su composición florística, cobertura y fisionomía, por esta razón

muestra una alta heterogeneidad, riqueza y diversidad de especies (van der Hammen 1998, Sarmiento *et al.* 2003, Körner y Paulsen 2004, Bader



*et al.* 2007, Ramírez *et al.* 2009, Arzac *et al.* 2011, Suárez del Moral y Chacón-Moreno 2011).

Es importante tener en cuenta que la ubicación y distribución de esta ZTBP es altamente dinámica, pues presenta importantes variaciones locales y subregionales, tal como lo describe van der Hammen (1998), quien se refiere a un subpáramo bien diferenciado por su estructura y la abundancia de algunas especies características en la cordillera Oriental, pero difícil de diferenciar en las cordilleras Central y Occidental, ya que puede haber continuidad del bosque andino y del bosque altoandino hasta el páramo. Dicho comportamiento puede explicarse por diferencias en las alturas máximas, exposición a la humedad de cada una de sus vertientes, la latitud, la topografía, así como las trayectorias de uso del ecosistema.

En efecto, se ha visto que la ubicación de la ZTBP es variable y depende de aspectos climáticos, topográficos y edáficos; sin embargo, la tendencia



10.

general es que se ubique a menores elevaciones en: a) montañas más bajas o aisladas (el llamado efecto “telescopio” o *Massenerhebung*); b) en vertientes más secas y con mayor estacionalidad hídrica; y c) en áreas sujetas a intervención antrópica que ha modificado ampliamente el límite altitudinal de esta franja (Grubb 1971, Ataroff 2002, Suárez del Moral y Chacón-Moreno 2011, Cortés *et al.* 1999 y Bader *et al.* 2007).



10. Ascenso de vegetación arbustiva al páramo medio. Foto: César Marín.

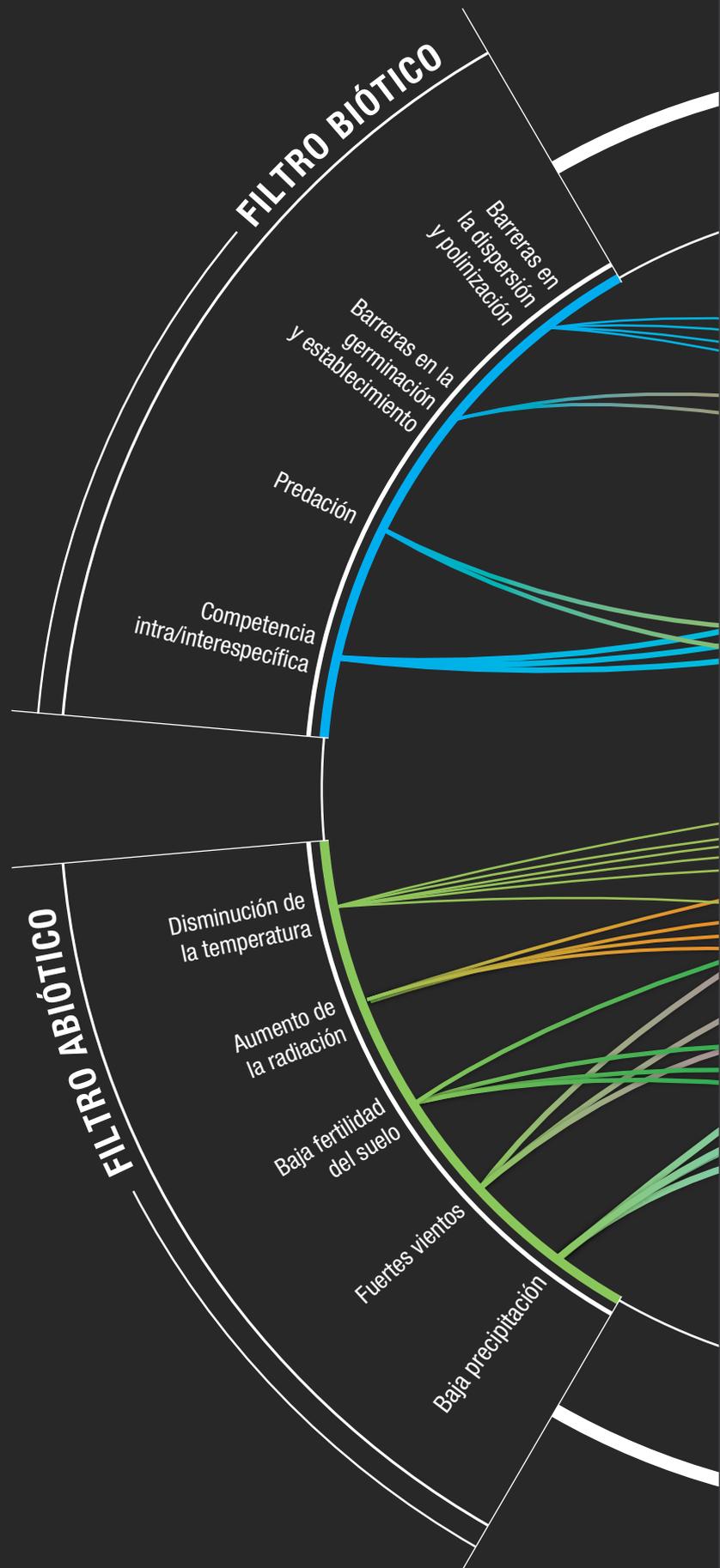
Considerar esta zona de transición como parte del páramo permite reconocer la estrecha relación existente entre este y el bosque altoandino, que se fundamenta en su integridad ecológica y además, en que funciones como la regulación hídrica son condicionadas por la conexión de estos dos ecosistemas (Hofstede 2001, Llambí *en prensa*).

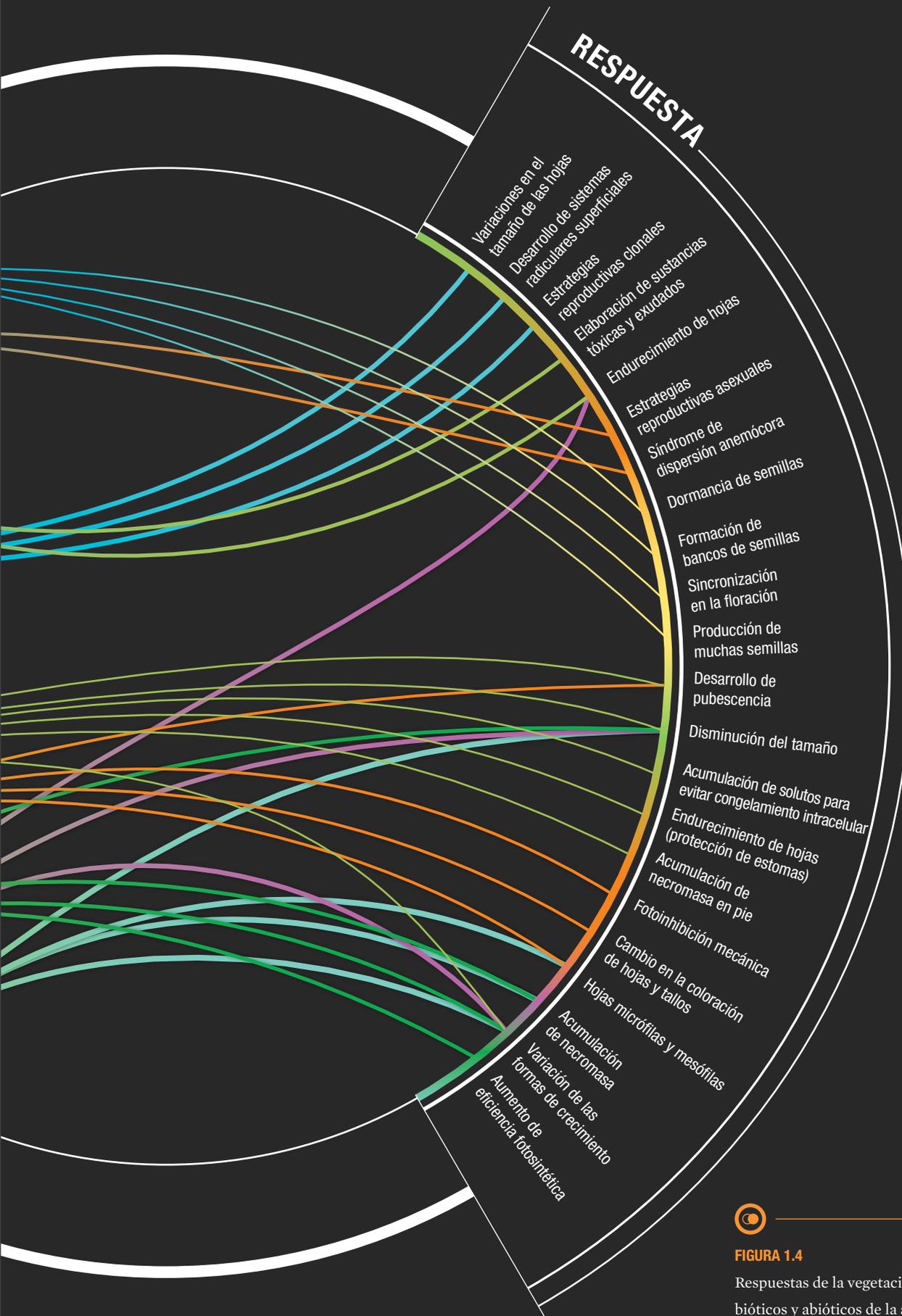
## ¿QUÉ DETERMINA LA PRESENCIA DE LA ZTBP?

Los patrones de distribución y estructura de la vegetación en la alta montaña están principalmente restringidos por las condiciones físicas del ambiente (filtro abiótico) (Cleef 1981, Monasterio *et al.* 1984, Körner 2003, Arzac *et al.* 2011) y por presiones de selección bióticas (filtro biótico) (Ramsay y Oxley 1997). Así, la vegetación responde a estos filtros mediante mecanismos y estrategias adaptativas que permiten su supervivencia.

La influencia de estos filtros cambia con la variación de la altitud. Baruch (1982) indica que con su incremento el estrés ambiental tiende a ser más determinante sobre las comunidades vegetales que las relaciones intra e interespecíficas, aunque bajo condiciones de estrés como las de la alta montaña, interacciones como la facilitación pueden aumentar en importancia al generar condiciones locales en las que las plantas pueden sobrevivir y crecer bajo la protección de nodrizas (Díaz-Espinosa *et al.* 2007).

De acuerdo con Márquez *et al.* (2004) los patrones de distribución altitudinal de muchas especies están relacionados con las respuestas que tienen frente a dichos filtros ambientales, las cuales se reflejan en la morfología y fisiología de las plantas, y están orientadas a evadir o tolerar las condiciones climáticas estresantes (Smith y Young 1987). Estas adaptaciones morfológicas están asociadas a la evolución de formas de crecimiento características de la alta montaña (Körner 2003) (Figura 1.4).





**FIGURA 1.4**

Respuestas de la vegetación a los filtros bióticos y abióticos de la alta montaña

Por ejemplo, en ecosistemas de alta montaña los cambios en la temperatura juegan un papel fundamental, ya que el desarrollo de mecanismos de tolerancia tanto morfológicos como fisiológicos son los que permiten a las especies adaptarse a estas variaciones ambientales, pues a medida que se incrementa la altitud, se privilegian formas de crecimiento arrosadas y de menor tamaño, lo que les permite mantener una mayor temperatura y mayor eficiencia fotosintética (Cabrera *et al.* 1998, Körner 2003, Cavieres y Piper 2004).

De igual forma, con el incremento de la altitud y las variaciones ambientales que esto conlleva, algunas especies han desarrollado medios para disminuir la tasa transpiratoria de sus hojas como la pubescencia, que aumenta la reflectancia y con ello la absorción de radiación. Sin embargo, el aumento en el grosor de la capa pubescente incrementa a su vez la resistencia a la transferencia de calor, que significa mayor temperatura foliar que la del aire, manteniendo un balance térmico más favorable (Azócar y Rada 2006).

En la ZTBP estas adaptaciones se hacen evidentes en las especies leñosas, ya que allí los árboles empiezan a cambiar su forma de crecimiento para dar paso a la dominancia de arbustos propios del páramo bajo. Interacciones bióticas como la



### ESTRÉS TÉRMICO

Entrada de energía variable. (termoperiodismo diario variable. En época seca: insolación prolongada y radiación intensa; en época húmeda: mayor nubosidad)



### ESTRÉS MECÁNICO

Perturbaciones mecánicas: daños por ocurrencia de heladas, desecación o fuertes vientos



## FACTORES ABIÓTICOS LIMITANTES EN LA ALTA MONTAÑA TROPICAL



## ESTRÉS HÍDRICO

Baja disponibilidad de agua (congelamiento y descongelamiento del agua del suelo. Baja capacidad de retención de agua en suelos esqueléticos, rocosos y poco profundos)



## ESTRÉS POR NUTRIENTES

Procesos periglaciares (suelos sobre sedimentos recientes de origen glaciar y fluvio-glaciar: soliflucción. De textura media, bajo porcentaje de saturación de bases)



competencia interespecífica son aspectos que limitan la presencia de arbustos y arbolitos de porte bajo en los bosques ante la dominancia de árboles altos que pueden impedir o dificultar su desarrollo bajo la sombra del dosel. La competencia intraespecífica o relaciones de vecindad positivas al interior de bosques continuos o parches de bosque también influyen en la distribución de los árboles (Tranquillini 1979). Otras interacciones como la dispersión, y cambios en los regímenes de disturbio como el fuego y el pastoreo, pueden también modular la dinámica sucesional de los bosques (Körner 2012).

Adicionalmente, factores físicos (estrés ambiental) limitan el desarrollo de bosques de porte alto a medida que se incrementa la altitud y estimulan la presencia de mecanismos y estrategias de otras formas de crecimiento (Figura 1.5). Estos se relacionan con variables como: precipitación, humedad, temperatura media anual local (Chaves y Arango 1997), radiación incidente y temperaturas diarias extremas; de otro lado, la temperatura del suelo tiene un efecto muy pronunciado en la respuesta de las plantas y por tanto en los patrones y dinámicas del límite forestal de la alta montaña (Cavieres *et al.* 2000).



**FIGURA 1.5**

Esquema de estrés ecológico que determina los patrones de distribución y estructura de la vegetación en la ZTBP (modificado de Azócar y Rada 2006)

La altitud máxima que alcanzan los árboles está determinada por las temperaturas bajas del aire, ya que, a mayores alturas, el dosel experimenta temperaturas acopladas con las del aire, mientras que la vegetación baja puede beneficiarse más cerca del suelo al aislarse térmicamente de la atmósfera fría circulan-

te (Grace 1988, Scherrer y Körner 2010). Así se observa una disminución progresiva del tamaño de los árboles, dando paso a elementos de porte más bajo como arbolitos, arbustos y formas herbáceas. Adicionalmente, por encima de los 3000 m s.n.m., el metabolismo de los árboles está restringido por la baja fertilidad natural de los suelos y por las bajas temperaturas de los mismos, por lo que los procesos de expansión celular radicular se ven limitados (Körner 2007) y se tornan de menor tamaño y torcidos, con hojas micrófilas hasta mesófilas (Grubb 1977).

También los ciclos de congelamiento-descongelamiento que ocurren en la superficie de los suelos de las zonas más altas de las montañas (heladas) pueden ser un factor limitante para el establecimiento de las plántulas de las especies leñosas, principalmente arbóreas. Lo anterior, junto con el aumento de la radiación (Llambí *et al.* 2013), la baja



- 11. Hojas jóvenes de frailejón, Pantano de Martos. Foto: Elizabeth Jiménez.
- 12. *Pentacalia* sp. en el páramo de Chingaza. Foto: Luis Fernando López.
- 13. Mosaico de vegetación de alta montaña. Páramo de Guerrero. Foto: Julia Mendoza.



11.



12.

13.





disponibilidad de agua y la reciente evolución de los suelos, son elementos determinantes en la dinámica de ascenso del bosque, lo que produce una fuerte presión de selección a favor de aquellas plantas que puedan adaptar sus formas de crecimiento a estos cambios (Coe 1967).

Desde el punto de vista ecofisiológico, existen diversas hipótesis para explicar el límite de crecimiento arbóreo, relacionadas con: 1) limitaciones de estrés debido a daños

repetidos por heladas, desecación o efectos fototóxicos, 2) perturbaciones mecánicas por daño de ramas altas debido a vientos, 3) barreras reproductivas en procesos como polinización, dispersión y germinación de semillas y establecimiento de plántulas, 4) restricciones por balance de carbono que plantea que la eficiencia fotosintética y la producción de fotoasimilados a grandes alturas es insuficiente para cubrir los costos fisiológicos de mantenimiento de es-

tructuras arbóreas, y 5) limitaciones de crecimiento que plantean que la formación de tejidos y la reproducción celular están condicionadas por debajo de ciertas temperaturas críticas (Körner 1998).

En el caso de las limitaciones generadas por la temperatura se han identificado dos mecanismos principales de adaptación de las plantas: tolerancia y evasión (Cavieres y Piper 2004). En zonas templadas, la pérdida de hojas en temporada invernal



14.



**14.** Desarrollo de pubescencia en vegetación de alta montaña. Foto: Luis Fernando López.

**15.** Formación de turberas, páramo de Sumapaz. Foto: Elizabeth Jiménez.

representa una evasión para la pérdida de energía en estos tejidos, mientras que la tolerancia se evidencia por adaptaciones morfológicas (ejemplo: reducción del área foliar específica) o bien por adaptaciones fisiológicas (ejemplo: tolerancia al congelamiento y la formación de hielo en los tejidos intercelulares).

En particular, la altitud máxima que alcanzan los árboles parece ser dependiente de la temperatura. En varios lugares del hemisferio norte, montañas del sur y este de Asia

y Nueva Zelanda se observó que la altitud de dicho límite arbóreo coincidía con la isoterma 10 °C del mes más cálido. Posteriormente, se encontró que coincide con 30 días de temperaturas medias superiores a 10 °C (Wardle 1974 y Walter 1979). Sin embargo, Körner (1998) ha señalado que el tipo de correlaciones que utilizan las temperaturas de la estación de crecimiento solo son válidas para las zonas templadas y encuentra que a nivel mundial (zonas templadas y zonas tropicales) la correlación mejor sustentada es la que relaciona la altitud del límite arbóreo con una temperatura media de la estación de crecimiento entre 5-7 °C (Cavieres y Piper 2004).

15.





En límites arbóreos de zonas tropicales, el perfil de temperatura varía significativamente en los primeros 20 cm desde la superficie del suelo. Se ha encontrado que los árboles y arbustos presentan menores diferencias entre la temperatura foliar y la del aire (entre 0 y 5 °C), así como las rosetas acaules y las hierbas (15°C), mientras que en los cojines puede ser de 27 °C (Rada *et al.* 1992).

En cuanto al tamaño de las hojas, en todas las áreas frías del mundo se encuentra que la mayoría de las especies desarrollan hojas pequeñas (nanófilas, leptófilas, micrófilas), ericoides (cortas, angostas y densamente dispuestas), muy finas, frecuentemente con forma lanceolada y de gran desarrollo coriáceo, con un Área Foliar Específica (AFE) menor que la de las hojas de climas cálidos. Esta morfología foliar puede representar una ventaja en relación con el endurecimiento mecánico, protección de los estomas, amortiguamiento de las variaciones de temperatura a corto plazo, mejor utilización de

radiación difusa y acumulación de hojarasca para reciclaje de nutrientes (Körner y Larcher 1988).

La reducción de la tasa fotosintética a bajas temperaturas puede constituir una limitante para el crecimiento arbóreo. Para algunas especies esto parece ser cierto, pero existen otras en las que no se aprecia una diferencia significativa en el balance de carbono en el límite superior del bosque (Cavieres y Piper 2004). En la alta montaña de zonas tropicales, el hecho de que las bajas temperaturas se presenten a diario y no estacionalmente permite que haya algunas especies arbóreas como *Polylepis sericea*, que han adaptado su fisiología para mantener activo el proceso fotosintético incluso a temperaturas por debajo de cero grados y pueden formar bosques continuos a más de 4000 metros de altura (Rada *et al.* 1996). Por el contrario, para



16. *Polylepis quadrijuga*. Vereda Santa Rosa, páramo de Sumapaz. Foto: Orlando Vargas.

16.





17.



- 17. Formas de crecimiento arrosietadas (*Paepalanthus sp.*). Foto: Luis Fernando López.
- 18. Cambios de formas de crecimiento en el gradiente altitudinal. Foto: César Marín.
- 19. Conformación de doseles en el bosque. Foto: Julia Mendoza.

otras especies como *Espeletia neriifolia*, se ha documentado que aun cuando la tasa fotosintética disminuye en un 63% en poblaciones con una diferencia altitudinal de 800 m, la respiración nocturna solo lo hace en un 10%, lo que reduce la ganancia neta de carbono considerablemente, restringiendo por ello la posibilidad de asignación de fotosintatos a su crecimiento. Adicionalmente, se postula que la presencia constante de nubes en las cimas de las montañas sería un factor que limita la radiación fotosintéticamente activa, afectando también el balance de carbono en estas altitudes (Cavieres *et al.* 2000).

La hipótesis de limitación del crecimiento plantea que se requiere

de una temperatura mínima por encima del punto de congelación para que la reproducción celular (responsable del crecimiento de los individuos) pueda ser exitosa. En el caso de los árboles, los meristemos apicales se encuentran altamente expuestos a las temperaturas del aire, lejos del calentamiento del dosel o del calor almacenado en el suelo. Por esto, son más sensibles al enfriamiento diario en las zonas de límite arbóreo, siendo más sensibles los árboles que otras formas de crecimiento como los arbustos, las hierbas y las especies rastreras que son comunes a ma-

yores altitudes. Esta restricción en la posibilidad de reproducción celular se ha propuesto como un mecanismo general que condiciona el tamaño de los individuos y que es modulado por particularidades fisiológicas y de adaptación morfológica (Cavieres y Piper 2004). Por lo tanto, en la ZTBP, se presenta un balance entre las limitaciones por capacidad de fotosíntesis, la posibilidad de acumulación estructural de carbono sintetizado y



18.



la capacidad de utilización de este carbono en reproducción celular.

Aunque las bajas temperaturas son un significativo limitante en el establecimiento de las especies, Puentes (2010) encuentra que además la radiación es un factor fuertemente determinante. Al exponer dos especies (una de bosque —*Cybianthus marginatus*— y otra de páramo bajo —*Diplosteghium venezuelense*—) a niveles de radiación del páramo, la



19.



primera mostró una alta mortalidad y fotoinhibición crónica de la fotosíntesis, mientras la especie de páramo bajo no presentó mortalidad y la fotoinhibición fue dinámica, lo que quiere decir que se recupera rápidamente. También Bader *et al.* (2007) encuentran mayor resistencia a altos niveles de radiación en *Diplostephium* sp., sobre especies típicas de bosque.

### FORMAS DE CRECIMIENTO COMO RESPUESTA A FILTROS ABIÓTICOS

Como se ha descrito, la vegetación en la alta montaña tropical presenta adaptaciones a las condiciones ambientales alpinas que se reflejan en las formas de crecimiento, definidas a partir de aspectos como la altura y la

arquitectura. Entre las formas de crecimiento más importantes en el páramo se encuentran: árboles, arbustos y rosetas caulescentes para las formas leñosas, y hierbas no gramínoideas, rosetas acaules, cojines y gramíneas en macolla para las plantas herbáceas (Hedberg y Hedberg 1979, Ramsay y Oxley 1997, Azócar y Rada 2006 y Mena y Medina 2001).



21.



20. *Gaultheria* sp. Parque Nacional Natural Chingaza. Foto: Luis Fernando Lopez.

21. Páramo de Guerrero, municipio de Pacho. Foto: César Marín.

con su respuesta adaptativa-funcional al ambiente, partiendo de atributos morfológicos generales.

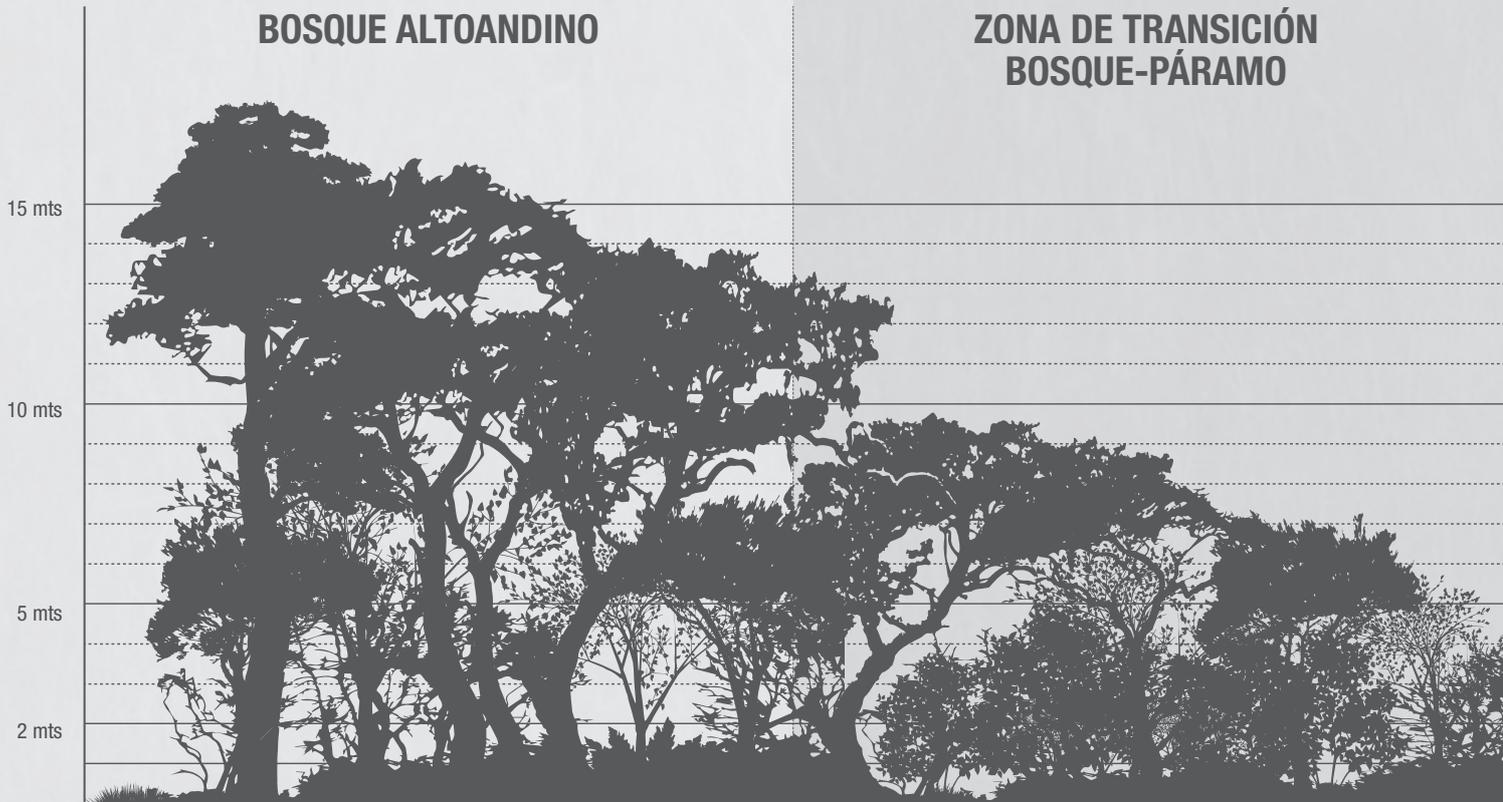
Estructuralmente y en respuesta a los cambios en las condiciones ambientales, la ZTBP es dominada principalmente por arbustos y arbolitos, aunque es común encontrar parches de bosque internándose en el páramo. Esto muchas veces es interpretado como producto de la transformación del bosque, siendo considerados relictos de este tipo de vegetación. Sin embargo, estudios realizados en Ecuador y Venezuela indican que la presencia de áreas de bosque dentro de la matriz del páramo no necesariamente son el resultado de la intervención humana, ya que se presentan diferencias marcadas en la composición y abun-

dancia de especies del estrato leñoso y herbáceo entre los bosques continuos y las islas de bosque más arriba en el gradiente (Wille *et al.* 2002 y Ramírez *et al.* 2009). Por lo tanto, estas islas de bosque son formaciones vegetales distintas, con especies arbóreas de páramo adaptadas a las condiciones de este ecosistema. La presencia de todos estos tipos de vegetación hace la ZTBP altamente diversa en plantas vasculares dada la presencia conjunta de elementos del bosque andino y del páramo (Jørgensen y Ulloa Ulloa 1994 y Llambí *en prensa*).

En cuanto a composición florística, esta ZTBP es altamente diversa, ya que en ella confluyen elementos del bosque altoandino y del páramo bajo, las cuales pueden presentar distintas formas de crecimiento en los elementos leñosos (Figura 1.6).

Para identificar posibles cambios en la estructura de la vegetación y sus atributos a lo largo de gradientes altitudinales en los Andes tropicales, se han realizado estudios (Azócar y Rada 2006 y Arzac *et al.* 2011) en los cuales se han propuesto clasificaciones de las especies en formas de vida como una estrategia que relaciona la forma de crecimiento de las plantas

20.



**ÁRBOLES DE MÁS DE 10 m**

*Weinmannia, Brunellia, Miconia, Hedyosmum, Myrsine, Myrica, Vallea, Hesperomeles, Clethra, Clusia, Myrcianthes, Eugenia, Schefflera Oreopanax, Ocotea, Nectandra, Persea, Quercus*, limitada al hemisferio norte hasta el sur de Colombia (Hofstede *et al.* 1998). En el sotobosque se encuentran especies tolerantes a la sombra como los helechos arbóreos *Dicksonia* y *Cyathea*. También se desarrolla una gran masa de epífitas



**ARBOLITOS ENTRE 5 Y 10 m**

Arbolitos de *Escallonia, Hesperomeles, Myrsine, Gynoxys, Buddleja* (Luteyn 1999), *Gaiadendron, Clethra, Weinmannia, Miconia, Myrsine, Myrica, Vallea, Myrcianthes, Oreopanax, Brachyotum*, con presencia de arbustos de *Pentacalia, Cestrum, Disterigma, Diplostephium, Pernettya, Barnadesia, Arcytophyllum, Berberis, Bejaria*, entre otros



**FIGURA 1.6**

Perfil de vegetación y géneros dominantes de la Zona de Transición Bosque-Páramo (ZTBP)



## PÁRAMO BAJO

## PÁRAMO MEDIO



### ARBUSTOS HASTA 5 m

Se identifican los géneros de arbustos *Brachyotum*, *Pentacalia*, *Cestrum*, *Disterigma*, *Diplostephium*, *Pernettya*, *Barnadesia*, *Arcytophyllum* y *Berberis*, *Bejaria*, entre otros. En el estrato herbáceo se encuentran gramíneas como *Calamagrostis* y *Cortaderia* con hierbas como *Oxalis*, *Nertera*, *Senecio*, *Valeriana*, rosetas de *Puya* y briófitas



### ROSETAS Y HIERBAS POR DEBAJO DE 2 m

Frailejonales dominados por *Espeletia* y *Espeletiopsis*, y en el estrato herbáceo *Calamagrostis*, *Eryngium*, *Castilleja*, *Agrostis*, *Paepalanthus*, *Geranium*, *Oritrophium*, *Cortaderia*, *Senecio*, *Xyris*, *Orthrosanthus*, *Lachemilla*, *Acaena*, *Draba* y *Azorella* (Rangel-Ch 2000). También se pueden encontrar bosques enanos de *Escallonia myrtilloides*, *Hesperomeles ferruginea*, *Polylepis sericea*, *P. quadrijuga* y arbustales dominados por especies de *Asteraceae* (*Diplostephium*, *Baccharis*, *Ageratina*, *Gynoxys*), *Hypericum*, *Arcytophyllum*, *Gaultheria*, *Gaiadendron*, entre otros, y comunidades de bambúes bajos como *Chusquea tessellata*

# IDENTIFICACIÓN DE LA ZONA DE TRANSICIÓN BOSQUE-PÁRAMO (ZTBP)

La funcionalidad del páramo depende en gran medida del intercambio de materia y energía con los ecosistemas vecinos. Bajo este principio, la ZTBP hace parte integral del ecosistema paramuno

Existen diferentes atributos de los ecosistemas que pueden ser usados como aspectos delimitadores, incluyendo información florística en términos de especies dominantes y/o características. Sin embargo, se ha encontrado que la alta diversidad de especies y la ausencia de géneros exclusivos o claramente dominantes en ecosistemas tropicales dificultan fijar un límite a partir de este tipo de atributos puramente florísticos.

Existen además otras limitaciones que se presentan con los estudios de enfoque florístico-taxonómico. Por un lado, las comunidades vegetales (denominadas también como fitocenosis o asociaciones vegetales) que se describen pueden ser únicas de cada localidad, lo cual dificulta la comparación entre estudios y la generalización de patrones que sean aplicables

más allá de la zona de donde provienen los datos o del área de distribución de una determinada especie (ejemplo: robledales, encenillales). Por otro lado, estos estudios florísticos no hacen explícitos los vínculos



entre los cambios en la estructura de la comunidad y las respuestas adaptativas de las plantas a las variaciones en los factores ambientales críticos (variaciones en tamaño promedio de individuos, abundancias de ciertas formas de crecimiento, etc.), que representan la transición entre bosque y páramo (Arzac *et al.* 2011, Llambí *en prensa*, Suárez del Moral y Chacón-Moreno 2011).

Otro atributo utilizado ocasionalmente se refiere a las características del follaje, específicamente al tamaño de hojas (Torello-Raventos *et al.* 2013), que cambian a lo largo del gradiente, pero cuyas diferencias pueden depender de otros aspectos como la edad del individuo, luminosidad, exposición de las laderas (Arzac *et al.* 2011), entre otros, los cuales pueden ser demasiado difusos o poco pertinentes para la identificación de un límite.

Teniendo en cuenta que, en general, una de las características más evidentes de cambio en el gradiente altitudinal es la estructura de la ve-



22.

getación<sup>1</sup>, al pasar de bosques altos a bosques de arbolitos, a arbustales y herbazales, la propuesta para determinar el límite del ecosistema consiste en una aproximación estructural (sin dejar de lado la composición florística), considerando que existe una fuerte relación entre la forma de crecimiento de las plantas con su respuesta adaptativa-funcional al ambiente en donde los individuos arbóreos están más limitados en su capacidad de crecimiento que individuos de porte arbustivo o herbáceo (Arzac *et al.* 2011, Körner y Paulsen 2004).

Körner y Paulsen (2004) desarrollaron conceptos enfocados a la identificación de cambios en la estructura de la vegetación de zonas templadas, que permiten reconocer el límite entre el bosque montano superior continuo y cerrado hacia una matriz sin árboles (o con baja presencia) domi-



22. Arbustal, departamento de Nariño.

Foto: Luis Fernando López.

nada por vegetación abierta de arbustos y praderas alpinas. Dentro de estos conceptos usados para delimitar podemos citar:

- *Treeline (Línea de árboles)*: se refiere al límite altitudinal superior alcanzado por parches de bosque que pueden crecer dentro del páramo por condiciones especiales (Körner y Paulsen 2004, Moscol y Cleef 2009).

1. Entendida como el patrón de ocupación espacial tanto horizontal como vertical de las plantas (Barkman 1979).



**FIGURA 1.7**

Esquema de la zona de transición entre páramo y bosque (Tomado y modificado de Körner y Paulsen 2004)

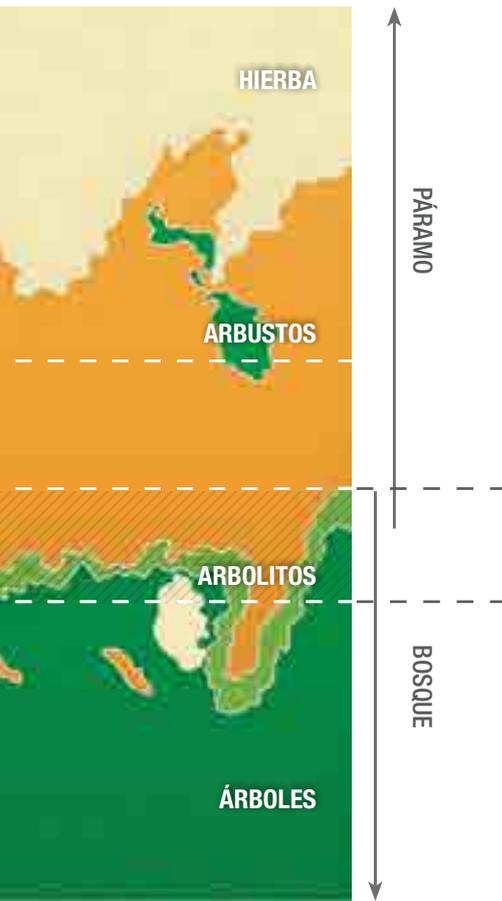
- *Treeline ecotone* (Ecotono de línea de árboles): zona de transición en la cual se pasa del bosque continuo hasta la presencia de los últimos árboles aislados (Körner y Paulsen 2004), generalmente en una matriz de vegetación achaparrada.
- *Timberline/Upper Forest Line* (UFL) (Límite superior de bosque continuo): máxima elevación donde crece el bosque continuo.

Como se observa en la figura 1.7, la ZTBP corresponde a la zona de con-

tacto de la parte superior del bosque continuo y la parte inferior del páramo bajo, en la que se incluyen arbolitos y arbustos; las condiciones locales permiten la presencia de formas de crecimiento características de estos dos ecosistemas interdigitándose a lo largo de esta zona, y cuyas abundancias empiezan a variar de acuerdo con los cambios en las condiciones ambientales que se presentan y que son limitantes para el desarrollo de estas formas de crecimiento dominantes.

Para llegar a la identificación de la ZTBP se hace necesario definir las formas de crecimiento que dominan y configuran la estructura de los diferentes ecosistemas a lo largo del gradiente altitudinal que va desde el bosque altoandino hasta el páramo medio.

Se consultaron diferentes clasificaciones de las formas de crecimiento de la vegetación de alta montaña en Colombia, Ecuador y Venezuela (Rangel-Ch 2000, Ramsay y Oxley 1997, Mena y Medina 2001 y Jaramillo *et al. en prensa*) y organizaron de acuerdo con los tipos de coberturas que conforman y que son detectables mediante imágenes de sensores remotos (ver capítulo 3), con las cuales es posible identificar su distribución (Tabla 1.1). Es común encontrar que una misma especie puede presentar distintas formas de crecimiento a lo largo del gradiente altitudinal y en los diferentes estratos de la vegetación, razón por la cual estas características estructurales que se observan en campo son importantes más allá de la identidad de la especie.



Tipo de cobertura	Formas de crecimiento dominante	Definición
Herbazal Herbazal-frailejona	Hierbas	Plantas no leñosas presentes en el estrato bajo de la vegetación, entre las que se han incluido las hierbas erectas, postradas, rastreras y/o trepadoras, gramíneas bambusoides, en penacho o macolla
	Rosetas	Plantas con sus hojas en disposición circular que pueden estar sobre un único tallo (caulescentes), o sin él (acaules)
Arbustales	Arbustos	Plantas leñosas que ramifican desde la base o por debajo de 1 metro y que no superan los 5 metros de altura total. Se presentan como plantas erectas con ramas delgadas o plantas postradas, rastreras y/o trepadoras
Bosques enanos	Arbolitos	Plantas leñosas con un tallo principal que ramifica por encima de 1 metro y con alturas totales entre 5 y 10 metros. Pueden formar coberturas semicerradas en la zona límite del bosque y el páramo bajo
Bosques	Árboles	Plantas leñosas con un tallo principal, los adultos ramifican a más de 1 metro del suelo, con alturas totales superiores a los 10 metros. Pueden formar parches de diversos tamaños dentro del páramo

En la figura 1.8 se presenta de manera esquemática el predominio de las formas de crecimiento dominantes y detectables en imágenes de satélite a lo largo del gradiente altitudinal desde el superpáramo hasta el bosque altoandino, definiendo la ZTBP como el sitio de encuentro de árboles, arbolitos y arbustos en diferentes porcentajes de abundancia. Teniendo en cuenta lo anterior, dentro de la ZTBP deben encontrarse especies de los dos ecosistemas. Estructuralmente, en la propuesta para identificar el límite inferior de esta zona se considera el sitio donde los

árboles y arbolitos alcanzan la mayor dominancia por encima de los arbustos, mientras el límite superior de la ZTBP se ubicaría en donde la dominancia corresponde a los arbustos, en algunos casos acompañados de arbolitos. No obstante, debe tenerse en cuenta que los arbustos son elementos que continúan coexistiendo con otras formas de crecimiento hasta altitudes mucho mayores.

Esta ZTBP proporciona un rango altitudinal dentro del cual es posible identificar un límite para el ecosistema paramuno considerando varios criterios. En términos generales su-



**TABLA 1.1**

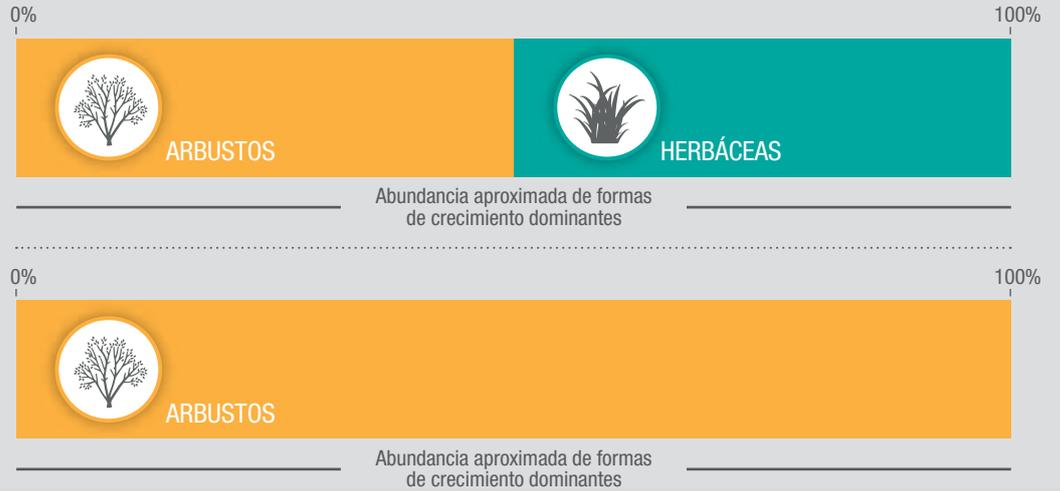
Tipos de cobertura y formas de crecimiento en la alta montaña.

gerimos que la totalidad de la zona de transición sea incluida dentro de la delimitación del páramo, reconociendo que debido a su alta heterogeneidad se encuentran elementos de páramo que se entremezclan con el bosque altoandino, obedeciendo a una estrecha relación ecológica entre estos dos ecosistemas.

PÁRAMO MEDIO



PÁRAMO BAJO



LÍMITE SUPERIOR ZTBP



LÍMITE INFERIOR ZTBP



BOSQUE





FIGURA 1.8

Variación altitudinal de la abundancia de formas de crecimiento dominantes en la alta montaña

*Myrcianthes* *Schefflera* *Monnina* *Alnus*  
*Cestrum* **Vaccinium** *Cavendishia*  
*Mutisia* *Oreopanax*  
*Pentacalia* *Blechnum* **Ageratina**  
*Bucquetia* *Palicourea* *Prunus* *Montanoa* *Gaultheria*  
**Monochaetum** *Axinaea*  
*Centronia*  
*Ugni* *Pentacalia* *Vallea* *Tibouchina*  
*Barnadesia* *Oreopanax* *Solanum*  
**Morella** *Ilex* *Clusia* *Gaultheria*  
*Oreopanax* **Hesperomeles**  
**Escallonia** *Cybianthus*  
*Myrsine* *Cybianthus* *Barnadesia* *Stevia*  
*Rubus* **Gynoxys** *Cestrum*  
**Buddleja** *Myrica* *Libanothamnus*  
*Berberis* *Disterigma*  
*Pernettya* *Arcytophyllum* **Clethra**  
*Baccharis* *Cybianthus* *Bejaria* *Lepechinia* *Viburnum*  
**Gaiadendron** **Diplostephium**  
*Bejaria* **Weinmannia**  
*Abatia*  
**Myrcianthes** **Hesperomeles**  
*Miconia* **Geissanthus** **Macleania**

ALGUNOS GÉNEROS  
PRESENTES EN LA ZTBP

# IMPORTANCIA Y TRANSFORMACIÓN DE LA ZTBP

La intensificación en el uso del suelo en la alta montaña genera importantes cambios en las coberturas vegetales, los procesos ecológicos y la prestación de los servicios ecosistémicos

Es evidente que referirnos al ecosistema de páramo obliga a considerar la estrecha relación con el bosque altoandino. La composición, estructura y, por supuesto, función de estos ecosistemas no se restringe a una cota altitudinal o a la presencia o ausencia de tipos de vegetación característicos. Las interacciones existentes entre estos dos ecosistemas hacen posible la provisión de los bienes y servicios de los que se sirve la sociedad (Hofstede *et al.* 2014).

No obstante, en respuesta a las necesidades de ordenamiento territorial y política actuales, y a las directrices ambientales que los tomadores de de-

cisión han generado, se encargó al Instituto Humboldt identificar el límite del ecosistema páramo, para lo cual se desarrolló la presente propuesta en la que la ZTBP debe ser tenida en cuenta como parte de este límite.

De acuerdo con la información existente, la Zona de Transición entre el Bosque y el Páramo (ZTBP) es de gran importancia para la conservación y la provisión de bienes y servicios, en primer lugar debido a la alta riqueza y diversidad de especies que allí se encuentran. Rangel-Ch (2000) registra en esta zona de la alta montaña colombiana el mayor número de especies (2384 pertenecientes a 486 géneros y 115 familias),

al igual que el mayor número de especies de distribución restringida (984), con respecto al páramo bajo, que tiene 1958 especies, de 415 géneros y 102 familias, y el páramo medio, con 1575 especies de 361 géneros y 90 familias. Además, presenta una alta



heterogeneidad que permite la existencia de gran cantidad de nichos y hábitats para las especies de fauna.

A pesar de esta enorme importancia, la influencia de la actividad humana sobre la presencia, distribución y estructura de los ecosistemas es evidente en la alta montaña en Colombia. La intensificación del uso del suelo del bosque y el páramo para actividades productivas y extractivas ha reducido considerablemente el tamaño de estas áreas naturales y la conectividad entre las mismas, generando fragmentación del paisaje regional, en el cual las relaciones ecosistémicas son vitales para mantener poblaciones viables de fauna y flora altoandinas.

Rangel-Ch (1989) describe el fuerte deterioro que las zonas de vegetación arbórea y arbustiva correspondientes al subpáramo han sufrido en la mayoría de los páramos, debido al aumento del pastoreo y los cultivos de papa especialmente, además de la ocurrencia de quemadas continuas, siendo estos arbustales y bosques de páramo los tipos de vegetación más amenazados.

Diversos autores (Laegaard 1992, Ramsay 1992 y Luteyn 1999) reconocen que se ha venido presentando un efecto de homogenización de algunos páramos de Colombia y Ecuador como consecuencia de diferentes tipos de disturbio, encontrándose que el paisaje diverso de arbustales, pajonales y frailejonales se transforma en una estructura monótona de pajonal o pastizal, con dominancia de especies herbáceas resistentes al pisoteo y ruderales.

Esta tendencia de cambio de cobertura de la vegetación altoandina relacionada directamente con actividades antrópicas implica en ocasiones la ocurrencia de procesos de paramización, entendidos como la ocupación de especies de páramo altamente competitivas en niveles altitudinales inferiores a aquellos en los que típicamente se les encuentra (Hernández-Camacho 1997). No obstante, en



23. Paisaje transformado. Foto: Bibiana Duarte.

estas zonas paramizadas la estructura y composición de la vegetación es diferente a la existente en el páramo natural, dominan especies pioneras de páramo y especies de etapas sucesionales tempranas después de un disturbio, y los valores de riqueza suelen ser mucho menores a los encontrados en el páramo.

La intensificación del uso del suelo en bosques y páramos en Colombia es común, por lo que las zonas paramizadas son constante y frecuentemente alteradas por actividades humanas, generando sucesiones naturales detenidas o desviadas y dificultando la potencialidad de recuperación de la cobertura boscosa inicial en este tipo de áreas (Sarmiento *et al.* 2003, Vargas 2008, y Sevink y Hofstede 2014). Estas nuevas condiciones se convierten en barreras muy importantes para el establecimiento de

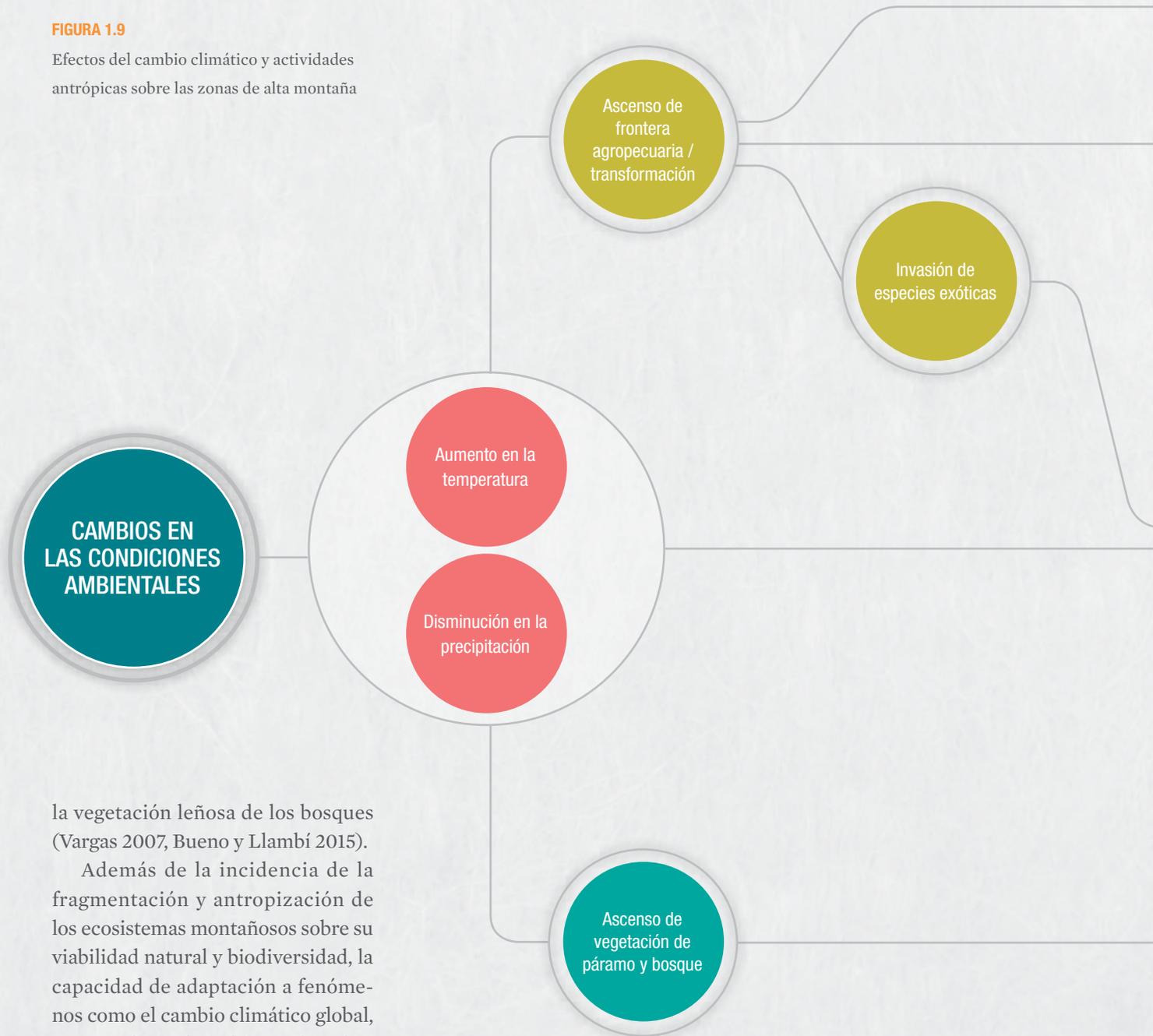


23.



**FIGURA 1.9**

Efectos del cambio climático y actividades antrópicas sobre las zonas de alta montaña

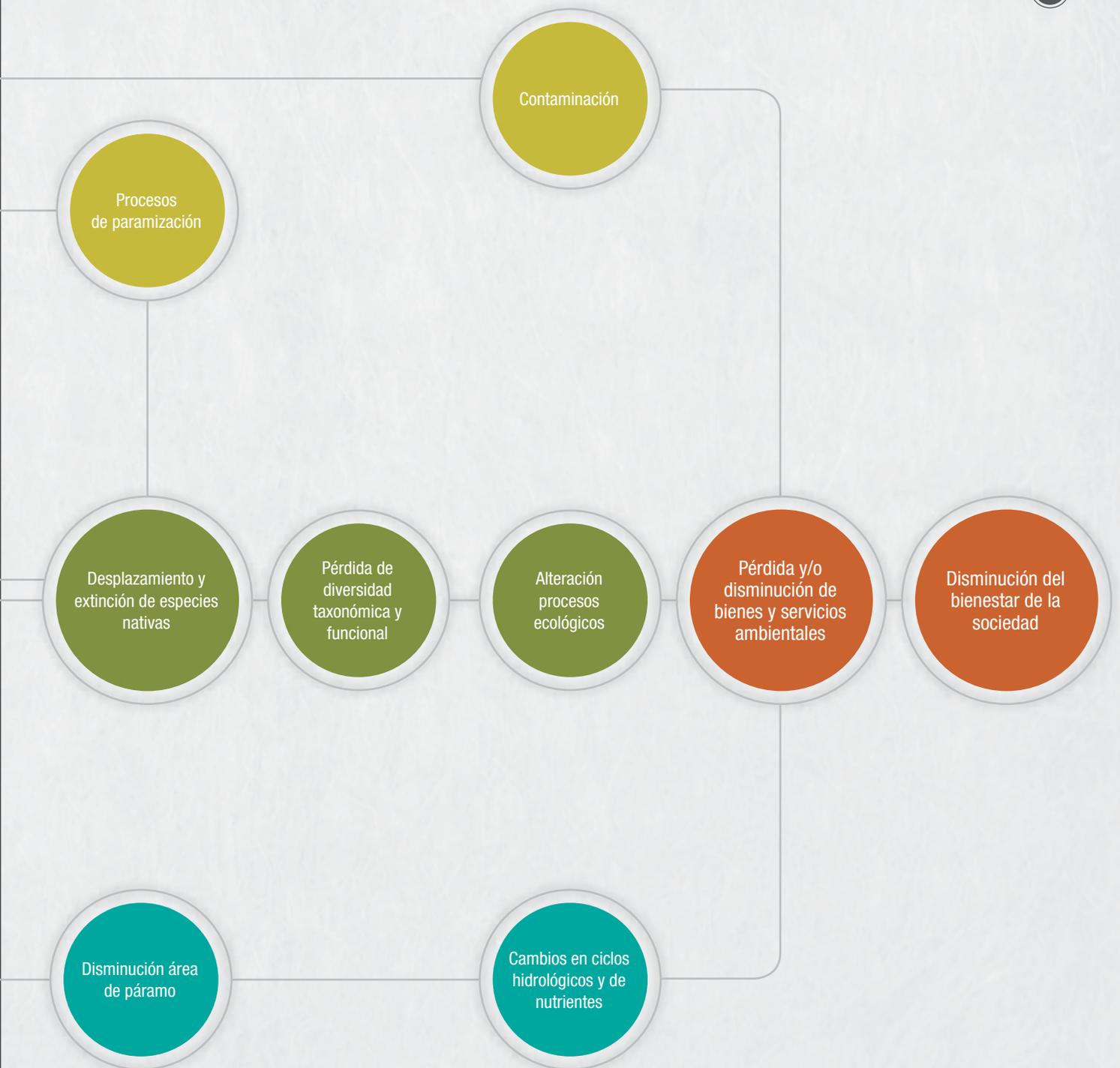


la vegetación leñosa de los bosques (Vargas 2007, Bueno y Llambí 2015).

Además de la incidencia de la fragmentación y antropización de los ecosistemas montañosos sobre su viabilidad natural y biodiversidad, la capacidad de adaptación a fenómenos como el cambio climático global, acentuado en las últimas décadas, puede verse afectada debido a la desaparición de zonas de vida continuas (van der Hammen y Andrade 2003) y el encuentro entre ellas. Arzac *et al.* (2011) sugieren que la ZTBP es particularmente sensible a ser afectada por el cambio climático global, ya que es la zona potencial de colonización o avance del bosque sobre el páramo en el escenario de cambios de temperatura que permitirían este proceso.

Castaño (2002) se refiere a la vulnerabilidad de los ecosistemas de alta montaña frente al aumento de la temperatura causado por el incremento de CO<sub>2</sub> en el aire, que se evidenciaría en un probable ascenso de las zonas bioclimáticas y sus límites de 400 a 500 m altitudinales en un tiempo re-

lativamente corto, siendo las zonas de transición las más vulnerables. Es por esto que la conectividad entre ecosistemas de bosque y páramo se hace aún más necesaria, dinámica que está siendo dirigida en muchas áreas del país por la apertura de espacios antropizados (van der Hammen 1995).



La sinergia entre el cambio climático y los usos antrópicos están generando patrones de cambio en la alta montaña. En la figura 1.9 se presentan algunas de las tendencias que se han observado en este sentido.

Teniendo en consideración lo anterior, las zonas de transición entre

ecosistemas de la alta montaña han sido propuestas como indicadores potenciales de: 1) las tendencias climáticas presentes y pasadas, y 2) la respuesta de dichos ecosistemas a estas tendencias (Bader 2007, van der Hammen y Cleef 1986). Esto requiere entonces del estudio permanente

de la dinámica ecológica en el continuo bosque-páramo, y especialmente de la variación en los patrones espaciales de la vegetación, ya que estos podrían revelar la respuestas más probables de la ZTBP a los cambios ambientales, debidas bien sea a la influencia de factores locales como el microclima, el sustrato, los disturbios o el uso del suelo, o a factores globales como la temperatura.

# BIBLIOGRAFÍA

Arzac, A., E. Chacón-Moreno, L.D. Llambí y R. Dulhoste. 2011. Distribución de formas de vida de plantas en el límite superior del ecotono bosque páramo en los Andes Tropicales. *Ecotrópicos* 24(1): 26-46.

Ataroff, M. 2002. Precipitación e intercepción en ecosistemas boscosos de los Andes venezolanos. *Ecotrópicos* 15(2): 195-202.

Azócar, A. y F. Rada. 2006. Ecofisiología de plantas de páramo. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas ICAE. Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. 175 p.

Bader, M.Y. 2007. Tropical alpine treelines; how ecological processes control vegetation patterning and dynamics. Ph.D. Thesis, Wageningen, The Netherlands. 190 p.

Bader, M., M. Rietkerk y A. Bregt. 2007. Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39(3): 353-364.

Bakker, J., M. Moscol y H. Hooghiemstra. 2008. Holocene environmental change at the upper forest line in northern Ecuador. *The Holocene* 18: 877, pp. 877-893. Disponible en: <http://hol.sagepub.com/content/18/6/877>

Baruch, Z. 1982. Patterns of energy content in plants from the Venezuelan páramos. *Oecologia* 55(1): 47-52.

Bueno, A. y L.D. Llambí. 2015. Facilitation and edge effects influence vegetation regeneration in old-fields at the tropical Andean forest line. *Applied Vegetation Science*, pp. 1-23.

Buytaert, W. 2004. The properties of the soils of the south Ecuadorian páramo and the impact of land use changes on their hydrology. Ph.D. Thesis, Faculty of Agricultural and Applied Biological Sciences, Katholieke Universiteit Leuven.



Buytaert, W., M. Vuille, A. Dewulf, R. Urrutia, A. Karmalkar y R. Céleri. 2010. Uncertainties in climate change projections and regional downscaling in the tropical Andes: implications for water resources management. *Hydrology and Earth System Sciences* 14, pp. 1247-1258.

Cabrera, H.M., F. Rada y L. Cavieres. 1998. Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes. *Oecologia* 114: 145-152.

Cadenasso, M., S. Pickett, K. Weathers, S. Bell, T. Benning, M. Carreiro y T. Dawson. 2003. An interdisciplinary and synthetic approach to ecological boundaries. *BioScience* 53(8).

Castaño, C. 2002. Colombia altoandina y la significancia ambiental del bioma páramo en el contexto de los Andes tropicales: una aproximación a los efectos de un tensor adicional

por el cambio climático global. En: Castaño, C. (ed). *Páramos y ecosistemas alto andinos de Colombia en condición Hotspot & Global Climatic Tensor*. IDEAM. Colombia. 387 p.

Cavieres, L. y F. Piper. 2004. Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. En: Cabrera, H. (ed.) *Fisiología ecológica en plantas. Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. Ediciones Universitarias de Valparaíso. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, pp. 221-234.

Cavieres, L., F. Rada, A. Azócar, C. García-Núñez y H. 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.

Chamorro, C. 1989. Efecto del uso del suelo sobre la composición edafofaunística de los páramos que circundan la ciudad de Bogotá. *Suelos Ecuatoriales* 19(1): 48-62.

Chaves, M. y N. Arango. 1997. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad Colombia, Tomo I, *Diversidad Biológica*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Cleef, A. 1981. The vegetation of the páramos of the Colombian Cordillera Oriental. Tesis doctoral. Universidad de Ámsterdam.

Clements, F. 1907. *Plant Physiology and Ecology*. Henry Holt. New York. 315 p.

Coe, J.M. 1967. *The Ecology of the Alpine Zone of Mount Kenya*. Dr. W. Junk publishers. The Hague.

Cortés-S. S., T. van der Hammen y O. Rangel-Ch. 1999. Comunidades vegetales y patrones de degradación y sucesión en la vegetación de los cerros occidentales de Chía-Cundinamarca, Colombia. *Revista Acad. Colomb. Cienc.* 23(89): 529-554.

- Cuatrecasas, J.M. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Rev. Academia Colombiana de Ciencias Exact. Fis. Nat. 10: 221-269.
- De Bièvre, B. y W. Buytaert. 2006. Hidrología del páramo. Importancia, propiedades y vulnerabilidad. Serie Páramo, No. 21, Quito, GTP / Abya-Yala, 2006, pp. 29-52.
- Díaz-Espinosa, A., O.A. León y O. Vargas. 2007. Sobrevivencia y crecimiento de plántulas debajo de *Lupinus bogotensis*. Implicaciones para la restauración. En: Vargas, O. y GREUNAL (eds.) Estrategias de Restauración Ecológica: el caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Ellenberg, H. 1966. Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde. Naturwissenschaftliche Rundschau 4, pp. 133-139.
- Fariñas, M. y M. Monasterio. 1980. La vegetación del páramo de Mucubají y su interpretación ecológica. En: Monasterio, M. (ed). Estudios ecológicos en los páramos andinos. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela, pp. 263-308.
- Forman, R. 1995. Land Mosaics: the Ecology of Landscapes and Regions. Cambridge: Cambridge University Press, p. 652.
- Grace, J. 1988. The functional significance of short stature in montane vegetation. Plant form and vegetation structure (ed. M.J.A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During y J.T.A. Verhoeven). SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 201-209.
- Grubb, P. 1971. Interpretation of the "Massenerhebung" effect on tropical mountains. Nature 229(5279): 44-45.
- Grubb, P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains with special reference to mineral nutrition. Annual Review of Ecology and Systematics 8: 83-107.
- Guhl, E. 1982. Los páramos circundantes de la sabana de Bogotá. Jardín Botánico José Celestino Mutis. Bogotá.
- Hedberg, I. y O. Hedberg. 1979. Tropical-alpine life forms of vascular plants. Oikos 33: 297-307.
- Hernández-Camacho, J.I. 1997. Comentarios preliminares sobre la paramización en los Andes de Colombia. Premio a la vida y obra. Fondo FEN. Bogotá.
- Hofstede, R.G.M. 1995. Effects of burning and grazing on a colombian páramo ecosystem. Tesis de Doctorado. Universidad de Ámsterdam. Ámsterdam.
- Hofstede, R. 2001. El impacto de las actividades humanas en el páramo. En: Mena, V., P. G. Medina y R. Hofstede (eds.). Los páramos del Ecuador. Particularidades, problemas y perspectivas. Abya Yala/Proyecto Páramo. Quito.
- Hofstede R., J. Lips, W. Jongsma y J. Sevink. 1998. Geografía, ecología y forestación de la Sierra Alta del Ecuador. Revisión de Literatura. Ediciones Abya Yala. 241 p.
- Hofstede, R., P. Segarra y P. Mena Vásconez (eds.). 2003. Los Páramos del mundo. Proyecto Atlas Mundial de los Páramos. Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia. Quito. 297 p.



- Hofstede, R. *et al.* 2014. Los páramos andinos. ¿Qué sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo. UICN. Quito, Ecuador.
- Jaramillo, R., P. Muriel, L.D. Llambí y F. Cuesta. *En prensa*. Protocolo para el estudio de formas de crecimiento y atributos adaptativos en ecosistemas altoandinos. Red Gloria-Andes. CONDESAN.
- Jørgensen, P.M. y C. Ulloa Ulloa. 1994. Seed plants of the high Andes of Ecuador: a checklist. Aarhus, Department of Systematic botany, Aarhus University; AAU reports Department of Systematic Botany University of Aarhus 34. 453 p.
- Körner, C. y W. Larcher. 1988. Plant Life in Cold Environments. En: Long, S.F. y F.I. Woodward (eds.). Symposium of the Society of Experimental Biologists, The Company of Biologists Limited, Cambridge.
- Körner, Ch. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecología* 115: 445-459.
- Körner, Ch. 2003. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2<sup>da</sup> edición. 344 p.
- Körner, Ch. 2007: The use of “altitude” in ecological research. *TREE* 22:569-574.
- Körner, Ch. 2012. Alpine Treelines: Functional ecology of the global high elevation tree limits. 1<sup>a</sup> edición. Springer. Basel. 220 p.
- Körner, C. y J. Paulsen. 2004. A worldwide study of high altitude treeline temperatures. *J. Biogeogr.* 31: 713-732.
- Lægaard, S. 1992. Influence of fire in the grass páramo vegetation of Ecuador. En: Balslev, H. y J. L. Luteyn (eds.). Páramo: An Andean ecosystem under human influence. Academic Press. London-New York-San Francisco, pp. 151-170.
- Llambí, L. 2003. Algunas implicaciones de la diversidad socio-ambiental andina para una agricultura sustentable en los páramos. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela. Proyecto Páramo Andino (PNUMA-GEF).
- Llambí, L. *En prensa*. Estructura, diversidad y dinámica de la vegetación en el ecotono bosque-páramo: revisión de la evidencia en la Cordillera de Mérida. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. *Acta Biológica Colombiana*.
- Llambí, L.D y F. Cuesta. 2014. La diversidad de los páramos andinos en el espacio y en el tiempo. En: Cuesta, F., J. Sevink, L. Llambí, B. De Bièvre y J. Posner (eds). *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*. CONDESAN. Quito.
- Llambí, L., A. Soto, R. Celleri, B. de Bièvre, B. Ochoa y P. Borja. 2012. Ecología, hidrología y suelos de páramos. Proyecto Páramo Andino. CONDESAN.
- Llambí, L.D., J. Puentes y C. García-Núñez. 2013. Spatial relations and population structure of a dominant tree along a treeline ecotono in the Tropical Andes: interactions at gradient and plant neighbourhood scales. *Plant Ecology and Diversity*: DOI:10.1080/17550874.2013.810312
- Luteyn, J.L. y S.P. Churchill. 1999. Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. New York Botanical Garden Press. New York, p. 84.

- Malagón, D. y C. Pulido. 2000. Suelos del páramo colombiano. En: Rangel, J.O. (ed.) Colombia. Diversidad Biótica III. La región de vida paramuna. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá, Colombia, pp. 37-84.
- Márquez, E.J., M.R. Fariñas, B. Briceño y F.J. Rada. 2004. Distribution of grasses along an altitudinal gradient in a Venezuelan páramo. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 649-660.
- Mena, P. y G. Medina. 2001. La biodiversidad de los páramos en el Ecuador. En: Mena, V., P.G. Medina y R. Hofstede (eds.). Los páramos del Ecuador. Particularidades, problemas y perspectivas. Abya Yala/Proyecto Páramo. Quito, pp. 27-53.
- Monasterio, M. 1980. Los páramos andinos como región natural. Características biogeográficas generales y afinidad con otras regiones andinas. En: Monasterio, M. (ed.). Estudios ecológicos en los páramos andinos. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, pp. 15-27.
- Monasterio, M., G. Sarmiento y O.T. Solbrig. 1984. Comparative studies on tropical mountain ecosystems: a proposal for a collaborative programme of research. *Biology International. Special Issue* 8: 23.
- Morales, M., J. Otero, T. van der Hammen, A. Torres, C. Cadena, C. Pedraza, N. Rodríguez, C. Franco, J.C. Betancourth, E. Olaya, E. Posada y L. Cárdenas. 2007. Atlas de páramos de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. 208 p.
- Moscol Olivera, M. y A. Cleef. 2009. Vegetation composition and altitudinal distribution of Andean rain forests in El Angel and Guandera Reserves, Northern Ecuador. *Phytocoenologia* 39(2): 175-204.
- Peters, D., J. Gosz, W. Pockman, E. Small, R. Parmenter, S. Collins y E. Muldavin. 2006. Integrating patch and boundary dynamics to understand and predict biotic transitions at multiple scales. *Lands Ecol* 2: 19-33.
- Puentes, J. 2010. Patrones y mecanismos de establecimiento de dos especies leñosas en la transición entre el bosque paramero y el páramo en los Andes tropicales. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes. Mérida.
- Rada, F., J. González, B. Briceño, A. Azócar y R. Jaimez. 1992. Net photosynthesis-leaf temperature relations in plant species with different height along an altitudinal gradient. *Oecología Plantarum* 13: 535-542.
- Rada, F., A. Azócar, B. Briceño, J. González, C. García-Núñez. 1996. Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species. *Trees* 10: 218-222.



Ramírez, L. L.D. Llambí, T. Schwarzkopf, L.E. Gámez y N.J. Márquez. 2009. Vegetation structure along the forest-páramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: Implications for understanding treeline dynamics. *Ecotrópicos* 22(2): 83-98.

Ramsay, P.M. 1992. The páramo vegetation of Ecuador: The Community Ecology, Dynamics and Productivity of tropical Grasslands in the Andes [dissertation]. University of Wales. Bangor.

Ramsay, P.M. y E.R.B. Oxley. 1997. The growth form composition of plant communities in the ecuadorian páramos. *Plant Ecology* 13: 173-192.

Rangel-Ch., J.O. 1989. Páramos de Colombia. Su manejo y conservación. En: Blanco, A. (ed.). Colombia. Gestión Ambiental para el desarrollo. Inderena. Sociedad Colombiana de Ecología.

Rangel-Ch., J.O. 2000. Colombia: diversidad biótica III, la región de vida paramuna. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia - Instituto de Ciencias Naturales e Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia. 902 p.

Rivera, D. y C. Rodríguez. 2011. Guía divulgativa de criterios para la delimitación de páramos de Colombia. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 68 p.

Reyes, P. 1995. El páramo: un ecosistema de alta montaña. Serie Montañas Tropoandinas. Fundación Ecosistemas Andino, Gobernación de Boyacá, Colombia.

Sarmiento, G. 1986. Los principales gradientes ecoclimáticos en los Andes tropicales. Simposio de ecología de tierras altas. Anales del IV Congreso Latinoamericano de Botánica. Vol. I. Colombia, pp. 47-64.

Sarmiento, L., L.D. Llambí, A. Escalona y 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, C., C. Cadena, M. Sarmiento, J. Zapata y O. León. 2013. Aportes a la conservación estratégica de los páramos de Colombia: actualización de la cartografía de los complejos de páramo a escala 1:100.000. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C., Colombia.

Scherrer, D. y Ch. Körner. 2010. Infra-red thermometry of alpine landscapes challenges climatic warming projections. *Global Change Biol* 16: 2602-2613.

Sevink, J. y R. Hofstede. 2014. Los árboles como elemento importante del páramo. En: Cuesta, F., J. Sevink, L.D. Llambí, B. de Bièvre y J. Posner (eds.). Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos. CONDESAN.

- Sklenar, P., E. Duskova y H. Balslev. 2010. Tropical and Temperate: Evolutionary History of Páramo Flora. *Bot. Rev.* 77: 71-108.
- Smith, A.P. y T.P. Young. 1987. Tropical alpine plant ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 137-158.
- Strayer, D., M. Power, W. Fagan, S. Pickett y J. Belnap. 2003. A Classification of Ecological Boundaries. *BioScience* 53(8).
- Suárez del Moral, P. y E. Chacón-Moreno. 2011. Modelo espacial de distribución del ecotono bosque-páramo en los Andes venezolanos. Ubicación potencial y escenarios de cambio climático. *Ecotrópicos* 24(1): 3-25.
- Torello-Raventos, M., T. Feldpausch, E. Veenendaal, F. Schrodte, G. Saiz, T. Domingues, G. Djagbletey, A. Ford, J. Kemp, B. Marimon, B. Marimon, E. Lenza, J. Ratter, L. Maracahipes, D. Sasaki, B. Sonké, L. Zapfack, H. Tiedoung, D. Villarroel, M. Schwarz, C. Quesada, F. Ishida, G. Nardoto, K. Affum-Baffoe, L. Arroyo, D. Bowman, H. Compaore, K. Davies, A. Diallo, N. Fyllas, M. Gilpin, F. Hien, M. Johnson, T. Killeen, D. Metcalfe, H. Miranda, M. Steininger, J. Thomson, K. Sykora, E. Mougín, P. Hiernaux, M. Bird, J. Grace, S. Lewis, O. Phillips y J. Lloyd. 2013. On the delineation of tropical vegetation types with an emphasis on forest/savanna transitions. *Plant Ecology & Diversity*, DOI:10.1080/17550874.2012.762812.
- Tranquillini, W. 1979. Physiological ecology of the alpine timberline. Tree existence at high altitudes with special references to the European Alps. *Ecological Studies* 31. Springer-Verlag, Berlin. 137 p.
- van der Hammen, T. 2008. Zonal ecosystems of the western and eastern flanks of the Eastern Cordillera of the Colombian Andes (Sumapaz Transect). En: Van der Hammen, T. (ed.). *La cordillera Oriental colombiana transecto Sumapaz. Studies on Tropical Andean Ecosystems*. Vol. 7. Pág. 961 - 1009. J. Cramer, Berlín.
- van der Hammen, T. 1998. Páramos. En: Chaves, M.E. y N. Arango (eds). *Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997- Colombia*. Tomo 1. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. PNUMA. Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia.
- van der Hammen, T. y Fondo FEN Colombia (eds). 1995. *Thomas van der Hammen. Premio a la vida y obra*. Bogotá. 51 p.



- van der Hammen, T y G. Andrade. 2003. Estructura ecológica principal de Colombia. Primera aproximación. IDEAM/Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. 67 p.
- van der Hammen, T. y A.M. Cleef. 1986. Development of the high andean páramo flora and vegetation. En: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.). High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press. New York, pp. 153-201.
- van der Hammen, T y J. Otero-García. 2007. Los páramos: archipiélagos terrestres en el norte de los Andes. En: Morales *et al.* Atlas de páramos de Colombia. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C., pp. 25-31.
- van der Hammen, T., A. Pérez Preciado y P. Pinto. 1983. La Cordillera Central colombiana, transecto parque Los Nevados -Introducción y datos iniciales-. Proyecto Ecoandes. 341 p.
- van der Maarel, E. 1990. Ecotones and Ecoclines are Different. *Veg. Sci.* 1: 135-138.
- Vargas, O. 2007. Estrategias para la restauración ecológica del bosque altoandino (El caso de la Reserva Forestal Municipal de Cogua, Cundinamarca). Grupo de Restauración Ecológica. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. 372 p.
- Vargas, O. y P. Pedraza. 2004. Parque Nacional Natural Chingaza. Universidad Nacional, Colciencias, Parques Nacionales, Acueducto de Bogotá. 197 p.
- von Humboldt A. y A. Bonpland. 1985. Ideas para una geografía de las plantas más un cuadro de la naturaleza de los países tropicales. Jardín Botánico José Celestino Mutis. Lito-grafía Arco. Bogotá, Colombia. 178 p.
- Walter, H. 1979. Vegetation of the earth and ecological systems of the geo-biosphere. Springer-Verlag. New York. 274 p.
- Wardle, P. 1974. Alpine timberlines. En: Ives, J.D. y R.G. Barry (eds.). Arctic and Alpine Environments. Methuen. London, pp. 371-402.
- Wille, M., H.H. Hooghiemstra, R. Hofstede, J. Fehse y J. Sevink. 2002. Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. *Journal of Tropical Ecology* 18: 409-440.
- Yarrow, M. y V. Marín. 2007. Toward Conceptual Cohesiveness: a historical analysis of the theory and utility of ecological boundaries and transition Zones. *Ecosystems* 10: 462-476.

P.64

P.66

INTRODUCCIÓN

MÉTODOS

PÁRAMOS **VIVOS**

# 02

## METODOLOGÍA Y CARACTERIZACIÓN

Protocolos metodológicos para la caracterización  
de las comunidades bióticas a lo largo del  
gradiente altitudinal bosque-páramo

César Marín, Guido Fabian Medina, Diana Isabel Jiménez, María Victoria  
Sarmiento, Olga Adriana León, Julián Esteban Díaz y Jorge Eduardo Paiba



P.100

ANÁLISIS  
DE DATOS

P.110

BIBLIOGRAFÍA

P.116

ANEXOS

# INTRODUCCIÓN

La alta riqueza biótica de la zona de transición bosque-páramo requiere aplicar estrategias metodológicas que permitan de manera eficiente la caracterización de ecosistemas boscosos y de páramo teniendo en cuenta su alta interdependencia ecológica

La composición particular de especies de flora y fauna, junto con las adaptaciones morfológicas (estructura) y las relaciones (función) que se dan entre ellas a lo largo del gradiente altitudinal de la alta montaña, reflejan la estrecha relación existente entre el páramo y el bosque altoandino, por lo que estos ecosistemas deben ser interpretados como sistemas dinámicos interconectados. Sin embargo, los límites en los que empiezan y terminan las diferentes franjas de

vegetación de la alta montaña no son constantes (Sturm y Rangel 1985) y dependen de las condiciones climáticas y topográficas, la exposición a las corrientes eólicas, los suelos, la transformación antrópica y la altitud máxima de la formación montañosa en donde se encuentran (Vargas y Pedraza 2004, Rangel-Ch 2000, Holtmeier y Broll 2005).

Para ubicar el límite entre los ecosistemas de alta montaña (páramo y bosque altoandino), se requiere identificar la zona de contacto entre estos, denominada en el presente documento como Zona de Transición Bosque-Páramo (ZTBP) (ver capítulo 1). Esta zona muestra una

gran riqueza de especies (Yáñez 1998, Rangel-Ch 2000, Ramírez *et al.* 2009, Llambí *et al.* 2013) y es particularmente sensible a cambios climáticos, al tener un potencial de colonización o avance del bosque sobre el páramo, dependiendo de la plasticidad fisiológica de los elementos del bosque (Arzac *et al.* 2011). Además, está fuertemente amenazada por el avance del uso de la tierra en actividades económicas cada vez menos sostenibles (Rangel-Ch 2000, Rueda-Almonacid *et al.* 2004, Caro 2010), que generan procesos de paramización (invasión de especies propias del páramo medio o frailejonal), además de una limitada capacidad de regeneración del páramo bajo o arbustal.



La ZTBP presenta un mosaico complejo de comunidades vegetales que se entrelazan a lo largo del gradiente altitudinal y está compuesta por una combinación de especies propias de bosques y páramos (Llambí *et al.* 2013). De la misma manera, en la ZTBP la fauna presenta altos valores de diversidad, principalmente de aves, donde se reportan 134 especies, de las cuales 17 tienen distribución restringida (Rangel-Ch 2000). En el caso de anfibios, aunque con una baja riqueza de especies en comparación con zonas más bajas, se reconocen 39 especies con un alto grado de endemismo (Lynch y Suárez-Mayorga 2002).

Con el propósito de identificar la ZTBP se desarrolló el presente protocolo que incluye herramientas y lineamientos metodológicos para estudios de campo y toma de datos de diversidad biótica (vegetación, aves, anfibios y edafofauna epigea) a lo largo del gradiente altitudinal bosque altoandino-páramo. La adecuada obtención de datos de campo permite evidenciar las diferencias locales y variaciones en la composición, distribución, estructura y diversidad entre el bosque altoandino y el páramo, teniendo en cuenta que estas variaciones pueden ser continuas y graduales (ecoclinas) o abruptas (ecotonos).

La propuesta metodológica incluye el establecimiento de estaciones de muestreo a lo largo de un gradiente altitudinal que va desde el bosque altoandino hasta los pajonales y frailejonales de páramo (en caso de encontrarse), y que de preferencia atraviese coberturas naturales en la ZTBP. En cada estación se ubican puntos de muestreo tanto de flora como de fauna, en los cuales se caracterizan la estructura y la composición de las comunidades bióticas (flora y grupos selectos de fauna) con el fin de evidenciar cambios en estas comunidades a lo largo del gradiente altitudinal.

Aunque el componente biótico no es considerado como un criterio único en el proceso de identificación del límite inferior del páramo en Colombia y se analiza en conjunto con otras fuentes de información disponibles, sí brinda

una base significativa para su definición, dado que la distribución de la vegetación y la presencia y recambio de la fauna característica de este ecosistema son una respuesta medible de la variación de las condiciones biofísicas que determinan el páramo.

Específicamente se busca, además de determinar la composición y estructura de las comunidades de plantas, aves, anfibios y edafofauna epigea presentes a lo largo del gradiente altitudinal, identificar especies de interés (en peligro de extinción o con valor ecológico o económico) que deban ser consideradas.

# MÉTODOS

Los métodos propuestos son de fácil y rápida aplicación para aportar información técnica suficiente sobre la ubicación altitudinal del límite inferior del páramo

La figura 2.1 presenta la ruta metodológica propuesta para estudios de campo y toma de datos de diversidad biótica (vegetación, aves, anfibios y edafofauna epigea) a lo largo del gradiente altitudinal bosque altoandino-páramo.

## ESTUDIOS PRELIMINARES E INFORMACIÓN SECUNDARIA

Se requiere que con antelación se revise la información secundaria de estudios de flora y fauna para el área en cuestión y sectores adyacentes; en particular, trabajos e información disponible sobre especies que puedan estar presentes en las áreas de bosque altoandino y páramo, con el fin de obtener una lista de especies potenciales (incluyendo Planes de Ordenamiento Territorial, Planes



VEGETACIÓN

Parcelas diferenciales por tipo de cobertura



AVES

- + Punto de radio fijo
- + Redes



ANFIBIOS

Recorridos libres diurnos y nocturnos



EDAFOFAUNA

Trampas de caída Pitfall



Selección de sitios potenciales de muestreo (criterios/ imágenes de satélite)



Salida de inspección y ubicación de transectos y estaciones de muestreo



Establecimiento de métodos y unidades de muestreo



**FIGURA 2.1**

Esquema de la metodología propuesta para estudio de vegetación y fauna

Localidad – coordenadas geográficas en WGS84 – altitud – inclinación – exposición orográfica – registro fotográfico

- + Composición
- + Altura total
- + Altura a la primera ramificación (árboles)
- + Diámetro del tallo a 30 cm de altura
- + Cobertura de copa (m<sup>2</sup>)/% cobertura
- + Estado fenológico

- + Riqueza total
- + Densidad total
- + Frecuencia relativa
- + Áreas basales
- + IVI
- + Diversidad alfa
- + Diversidad beta

- + Presencia
- + Número de individuos
- + Medidas morfométricas
- + Hábitat

- + Composición y estructura de las comunidades
- + Representatividad del muestreo
- + Diversidad alfa
- + Riqueza
- + Número total de especies gremios tróficos (aves y edafofauna)
- + Diversidad beta (recambio de especies)

- + Presencia
- + Número de individuos
- + Actividad diurna/nocturna
- + Medidas morfométricas
- + Hábitat

- + Localización de trampas
- + Hábitat



Toma de datos



Análisis de datos



24.



24. *Geranium* sp. Pantano de Martos, Parque Nacional Natural Chingaza. Foto: Elizabeth Jiménez.

25. *Chuquiraga jussieui*. Foto: Jorge Hernán López.

de Ordenación y Manejo de Cuencas Hidrográficas). Es prioritario que estos datos cuenten en lo posible con coordenadas geográficas para reconocer las zonas ya muestreadas e identificar vacíos de información.

Asimismo, es necesario examinar las imágenes de sensores remotos y

cartografía existentes, en especial la actualización del Atlas de Páramos a escala 1:100.000 elaborado por el Instituto Alexander von Humboldt (Sarmiento *et al.* 2013) o las más detalladas disponibles. Partiendo de esta información, se establece de manera preliminar la ubicación de los transectos y sus respectivas estaciones de muestreo. Se recomienda ubicar al menos un transecto por subzona hidrográfica (IDEAM 2010) con el propósito de conocer la variabilidad que presentan las formaciones vegetales en el gradiente altitudinal, para diferentes condiciones hidrográfi-



25.

cas en cada complejo. El número de transectos a estudiar depende de la variabilidad topográfica, de vegetación y climática, evidenciada a través de mapas temáticos, buscando ubicar los transectos en áreas contrastantes.

Después de seleccionar la ubicación de cada transecto, con base en la cartografía disponible, se debe realizar una salida de inspección con el fin de establecer los sitios definitivos y determinar las condiciones en campo para la logística necesaria. Como resultado se espera obtener la ubicación definitiva de los transectos y estaciones, así como entablar contactos con la comunidad que pueda colaborar en las labores de campo. Esto ahorra tiempo y dinero en la ejecución de la investigación, facilita el acceso y el desplazamiento dentro del área, entre otras ventajas.



### CRITERIOS DE SELECCIÓN DE SITIOS DE MUESTREO:

1

Los sitios de muestreo deben estar en sectores donde se identifique el gradiente altitudinal bosque-páramo completo.

2

Preferiblemente, se busca realizar los transectos en áreas conservadas, poco disturbadas y que no estén sujetas a procesos extractivos ni a actividades que ocasionen cambios de la cobertura vegetal.

3

La ubicación de los transectos debe privilegiar áreas con vacíos de información, de interés ecológico o que puedan estar generando incertidumbre sobre el tipo y distribución de la cobertura vegetal en las imágenes satelitales. Esta incertidumbre puede estar relacionada con la presencia de nubes o la baja diferenciación de color de las imágenes disponibles, entre otros factores.

4

Debe evitarse que los transectos abarquen senderos, vías y otras condiciones que afecten la estructura natural de la vegetación.

5

Es importante que los muestreos de vegetación no se ubiquen cerca de cañadas ni quebradas, ya que en estas se presentan condiciones microclimáticas particulares que favorecen el ascenso del bosque, lo que podría mostrar resultados azonales, principalmente en la distribución de la vegetación arbórea. De igual forma, es necesario evitar los muestreos en vegetación azonal de fondos de valles (humedales altoandinos), que presentan una vegetación diferente del resto de la montaña.

6

Para el caso de los muestreos de fauna se deben tener en cuenta sitios cercanos o relacionados con los levantamientos de vegetación (misma cobertura vegetal) para tener elementos que permitan relacionar las características relevantes de la vegetación con la presencia de los grupos faunísticos. No es necesario que todos los grupos sean muestreados en el mismo sitio si las condiciones ambientales no favorecen su presencia. En este caso, se deben tomar registros a la misma altitud en zonas donde haya presencia de los grupos de fauna a estudiar.

7

Se deben identificar las condiciones favorables para la presencia de aves, anfibios y edafofauna epigea (por ejemplo cañadas, quebradas, lagunas de alta montaña, nacimientos de agua, sitios con alta concentración de necromasa sobre el suelo, entre otras características favorables), manteniendo la representatividad del gradiente altitudinal típico de la zona.

8

Debido a que la fauna puede presentar variabilidad en su riqueza y abundancia, dependiendo del régimen climático en el que se realice el muestreo, se recomienda realizar dos salidas de campo en los períodos de cambio entre estaciones secas y lluviosas donde la abundancia y posibilidad de observación son más altas. Sin embargo, si no es posible hacerlo en este espacio de tiempo, por lo menos se debe procurar hacer las réplicas en períodos parecidos para mejorar la homogeneidad y representatividad en los datos obtenidos.



26.



26. *Pristimantis uranobates*. Páramo Las Her-  
mosas. Foto: Wolfgang Buitrago-González y  
Carlos Londoño-Guarnizo.

27. *Eriocnemis mosquera*. Foto: Jean Parra y  
Albert Ospina.

28. *Gaylussacia buxifolia*. Foto: César Marín.

29. *Hypericum selaginella*. Foto: César Marín.

## ALCANCES DE LA METODOLOGÍA

Es importante entender que esta metodología no pretende encontrar o registrar toda la diversidad de especies de cada una de las áreas, sino convertirse en una herramienta que permita una toma de decisiones informada. La evaluación de la ZTBP busca utilizar métodos de muestreo sencillos para los diferentes grupos y análisis ecológicos que, con datos concretos y de rápida adquisición, permitan discer-

nir tendencias en el cambio de la diversidad que indiquen una transición entre los dos hábitats.

También es necesario tener en cuenta que la época en la que se realiza el muestreo puede coincidir con las más bajas densidades poblacionales de grupos de fauna por aspectos climáticos adversos o por ser una época del año en la que resultan menos visibles las especies. Por esto se sugiere, en lo posible, realizar dos muestreos para los grupos de fauna en los períodos de cambio entre estaciones secas y lluviosas, cuando la abundancia y la posibilidad de observación son más altas. Adicionalmente, es importante mantener constante el esfuerzo de muestreo en las diferentes estaciones, a fin de realizar comparaciones válidas, así como conservar la misma altitud en las diferentes réplicas de muestreo por estación. Finalmente, todos los muestreos de fauna deben contar con una descripción de estructura y composición de la vegetación pre-

sente, para poder establecer relaciones entre estos dos grupos.

Con los métodos de muestreo planteados se busca caracterizar e identificar tendencias en atributos ecológicos de las comunidades de diferentes grupos bióticos que permitan describir la transición entre el páramo y el bosque. Alcances mayores deben plantearse con investigaciones académicas puntuales, con mayor tiempo y recursos para su desarrollo.



27.



28.



29.

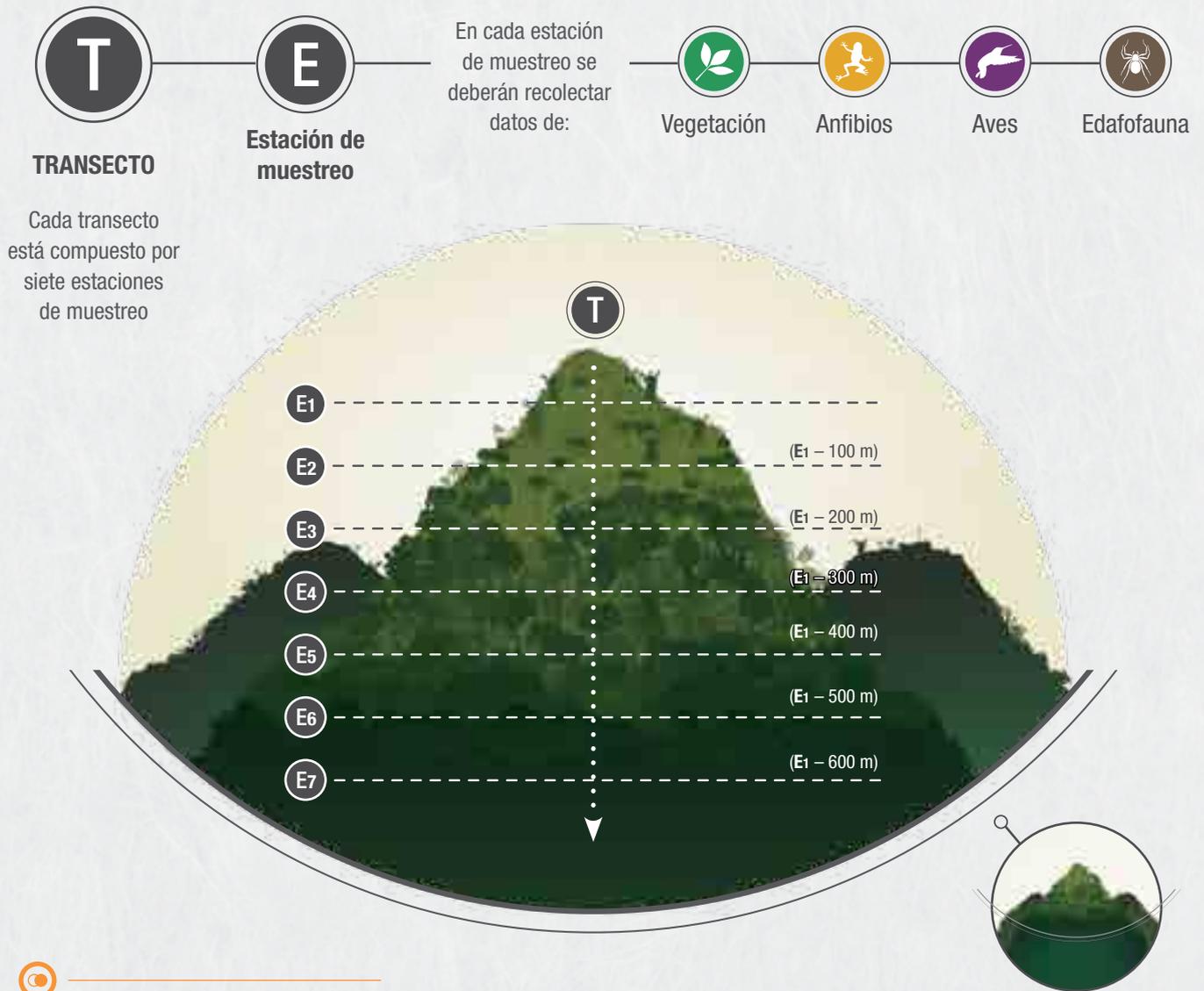


FIGURA 2.2

Representación esquemática del transecto propuesto para estudio de vegetación y fauna

## TRANSECTOS Y UNIDADES DE MUESTREO

Un transecto comprende el gradiente altitudinal entre bosque altoandino y páramo que se desea caracterizar. Este transecto se traza en la misma dirección de la pendiente y está conformado idealmente por siete *estaciones de muestreo*, distanciadas entre sí máximo 100 m y mínimo 70 m altitudinales, para ase-

gurar que la ubicación de las mismas se pueda representar cartográficamente a escala 1:25.000 (Figura 2.2). La ubicación exacta se establece en campo y se ajusta a las condiciones particulares de cada lugar, variando en los casos en que dichas condiciones no lo permitan, desde un mínimo de cinco estaciones a un número ideal de siete estaciones de muestreo. El rango máximo de longitud de un transecto será entonces de 700 m altitudinales, el cual cubre de manera efectiva la amplitud de la transición entre el bosque y el páramo. Es importante verificar que algunos grupos de fauna tienen ran-

gos de actividad más amplios, lo cual deberá tenerse en cuenta en el momento de analizar la información.

El límite de páramo identificado en la actualización del Atlas de Páramos de Colombia a escala 1:100.000 (Sarmiento *et al.* 2013) debe en lo posible estar incluido en el transecto. Para la selección de las estaciones se sugiere iniciar por la zona más alta (bien sea pajonal-frailejunal, pajonal o arbustal bajo), en la cual debería quedar ubicada la Estación 1 y a partir de esta, ubicar las demás estaciones hasta llegar a bosque altoandino, de manera que se abarque la ZTBP completa.



**VEGETACIÓN**

Levantamiento de las parcelas en cada una de las estaciones de muestreo



Herbazales  
parcelas de  
12,5 m x 4 m



Arbustales  
parcelas de  
12,5 m x 4 m



Bosques  
parcelas de  
25 m x 4 m



**ANFIBIOS**



Disposición de las caminatas hacia una dirección en la búsqueda de anfibios en cada estación



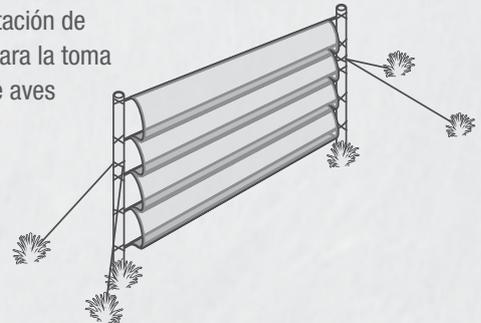
**AVES**



Puntos de conteo en cada estación de muestreo para la toma de datos de aves

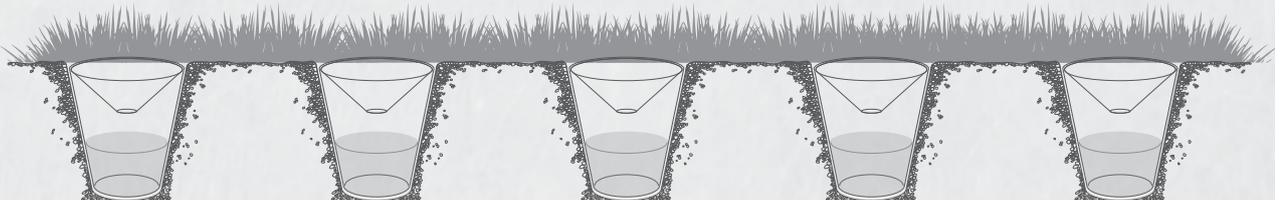


Uso de redes de niebla en cada estación de muestreo para la toma de datos de aves



**EDAFOFAUNA**

Disposición de trampas de caída (pitfall)





30.



30. *Lupinus bogotensis*. Foto: César Marín.

En algunos casos por las condiciones de la zona podrá ser difícil establecer un transecto lineal y continuo. En tal caso será necesario buscar sitios relativamente cercanos. Lo importante es establecer las estaciones en cada franja altitudinal así no sean contiguas linealmente, pero que queden en la misma ladera para garantizar que se está caracterizando el mismo flanco del transecto altitudinal.

En cada estación de muestreo se deben registrar datos de localidad,

tratando de ser lo más específicos posible y describiendo el lugar de lo general a lo particular (departamento, municipio, vereda, finca, etc.). Las coordenadas geográficas se deberán tomar con el sistema WGS84 y registrarse en grados decimales para facilitar su incorporación a los sistemas de información geográfica (ejemplo: 4,2141694 y -74,294957), adicionalmente, deben incluirse los datos de altitud, inclinación y exposición orográfica (León 2003).

Se sugiere calibrar los altímetros barométricos utilizando el punto geodésico que se encuentra en las oficinas del IGAC localizadas en las capitales de departamento del país o en los aeropuertos principales.



## CARACTERIZACIÓN DE LAS COBERTURAS VEGETALES



### Método de muestreo

Para el levantamiento de las parcelas en cada una de las estaciones de muestreo se seguirá la propuesta de Marín (2013), que sugiere áreas de muestreo por formación vegetal así:

En formaciones de bosque altoandino = 100 m<sup>2</sup> en parcelas de 4 m x 25 m divididas en cinco subparcelas de 4 m x 5 m (ver Figura 2.3).

En arbustales y herbazales = 50 m<sup>2</sup> en parcelas de 4 m x 12,5 m divididas en 5 subparcelas de 4 m x 2,5 m (ver Figura 2.3).



### Toma de datos

En el bosque altoandino y arbustales altos de páramo (altura total de los individuos mayor a 1 m) se tomarán los siguientes datos para cada individuo de cada morfoespecie con un diámetro basal  $\geq 2$  cm medidos a 30 cm del suelo:

1. Altura total.
2. Altura a la primera ramificación (árboles).
3. Diámetro del tallo a 30 cm de altura. Si se encuentra un individuo cuyo tallo es ramificado desde la base (arbustos), debe medirse el diámetro de cada una de las ramificaciones y posteriormente sumar las áreas basales obtenidas de cada una de estas ramificaciones (Villareal *et al.* 2006), registrando su pertenencia al mismo individuo.

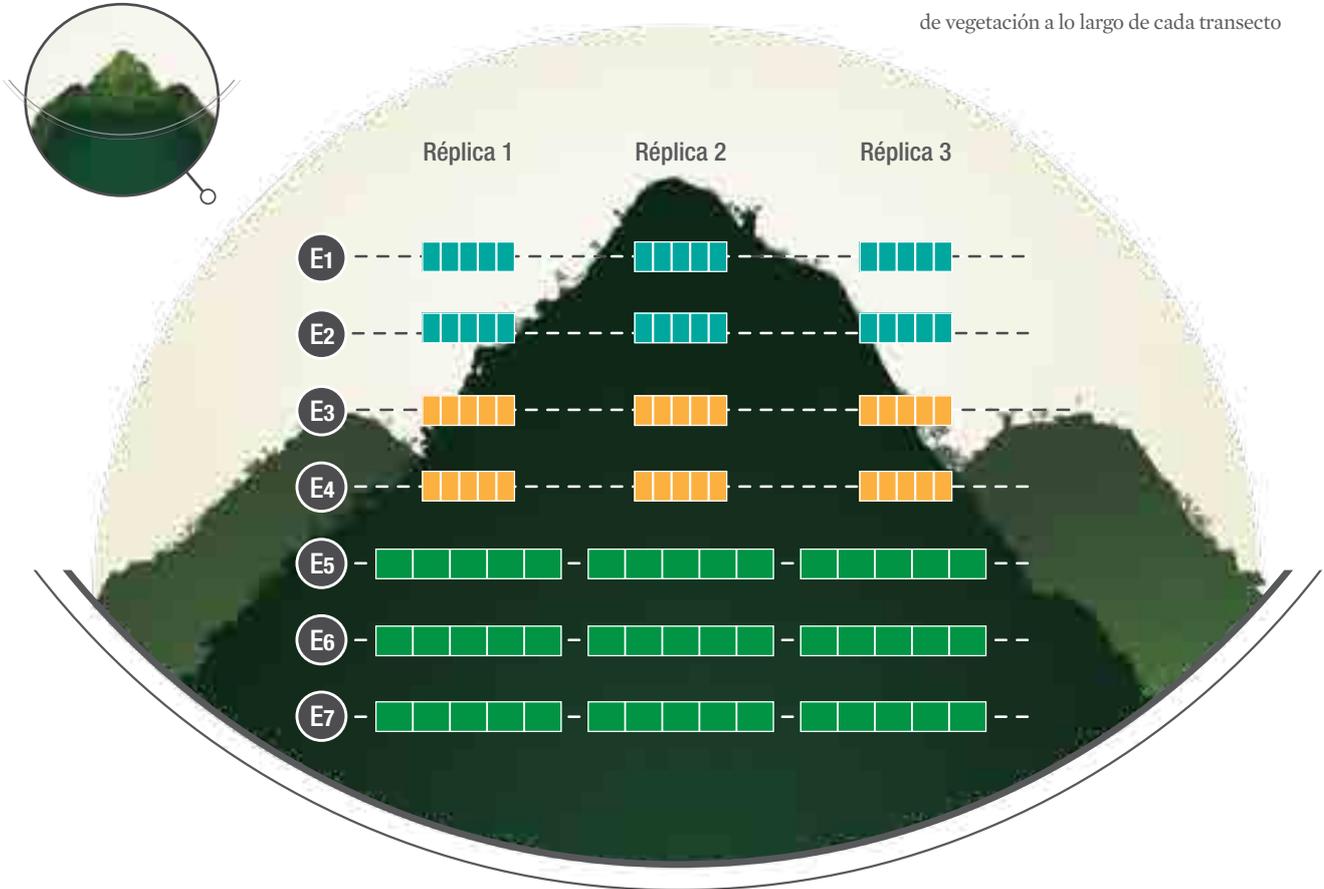


En cada estación de muestreo se deben registrar datos de localidad, tratando de ser lo más específicos posible y describiendo el lugar de lo general a lo particular



FIGURA 2.3

Esquema de las estaciones de muestreo y parcelas en su interior para los levantamientos de vegetación a lo largo de cada transecto



Herbazales

Muestreo con parcelas de **50 m<sup>2</sup>**

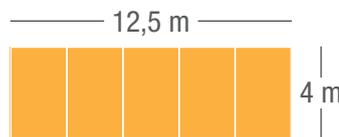


Subparcelas de **4 m x 2,5 m**



Arbustales

Muestreo con parcelas de **50 m<sup>2</sup>**



Subparcelas de **4 m x 2,5 m**



Bosques

Muestreo con parcelas de **100 m<sup>2</sup>**



Subparcelas de **4 m x 2,5 m**



31. Bosques bajos en la zona de transición bosque-páramo. Foto: Camilo Cadena.  
 32. *Clusia multiflora*. Foto: César Marín.  
 33. *Pentacalia vaccinioides*. Foto: César Marín.

4. Cobertura de copa ( $m^2$ ): cálculo del área que proyecta la copa de cada individuo sobre el suelo. Se registrará la medida de los diámetros mayor y menor, asumiendo la forma ovalada en las copas de los árboles, arbolitos y arbustos, y se calcula como el área de una elipse:

$$C = \left( \frac{D1}{2} \times \frac{D2}{2} \right) \times \pi$$

Donde *D1*: diámetro mayor,  
*D2*: diámetro menor

5. Estado fenológico (estéril, en floración y/o en fructificación).

En herbazales (áreas con predominancia de individuos de porte herbáceo) y en arbustales bajos (altura total de las copas hasta 1 m) donde se encuentren arbustos y otras especies como frailejones, cuyo conteo de individuos pueda realizarse fácilmente, se registran, para todos los individuos de todas las morfoespecies con un diámetro basal  $\geq 2$  cm medidos a 30 cm del suelo, las variables anotadas anteriormente para arbustales.

En el caso de gramíneas en macolla y especies de otras formas de vida cuya individualización sea difícil (arbustos bajos, subarbustos o individuos con reproducción clonal) se debe registrar para cada grupo discreto de individuos: 1) altura total, 2) porcentaje de cobertura (estimado visualmente) con respecto a cada



31.

subparcela, 3) forma de crecimiento y 4) estado fenológico. Los valores de cobertura deberán ser registrados porcentualmente incluso en aquellos individuos que pudieran ser medidos individualmente y que ocasionalmente se encuentren en la parcela, tales como: arbustos grandes o frailejones. De esta forma se tienen valores uniformes y comparables de porcentaje de cobertura entre todas las especies registradas en el muestreo y se facilitan los cálculos del Índice de Valor de Importancia (IVI) detallados más adelante. No obstante, con el fin de elaborar adecuadamente los perfiles de vegetación

que se mencionan a continuación, se recomienda registrar algunos datos como altura total y diámetro de copa para su representación gráfica adecuada. Esta misma estrategia se debe aplicar en el caso de coberturas de arbustales bajos o subarbustos con menos de 1 m de altura total. Esto debido a que los diámetros basales de los tallos son generalmente menores a 2 cm y a que la individua-



32.



33.

lización se hace difícil en este tipo particular de coberturas.

En áreas donde se identifique paramización, entendida como la colonización (posterior a la intervención humana) de especies propias del páramo medio en zonas donde existía anteriormente bosque altoandino, se priorizan los levantamientos de vegetación al interior de las áreas de herbazales y arbustales, siguiendo el procedimiento usado para herbazales.

### Muestras botánicas

La muestra botánica es una porción terminal de una rama de 30-35 cm de longitud. Para la toma de dicha muestra se corta la rama con hojas, y preferiblemente con estructuras reproductivas (flores-frutos). Se deben tener en cuenta las siguientes recomendaciones:

- Hojas compuestas: se dejan unas pocas hojas, se cortan los folíolos dejando las bases.
- Hojas grandes: se deja una sola hoja y teniendo en cuenta su simetría, se corta una porción dejando la base y ápice completos.
- Frutos: aquellos de tamaño grande y que no pueden ser dispuestos en hojas de papel deben cortarse en secciones longitudinales no mayores de 2 cm de espesor. Se presan en periódicos separados.
- En caso de coleccionar inflorescencias o infrutescencias carnosas o muy grandes, se deben realizar cortes transversales o longitudinales no mayores de 2 cm de grosor. Se presan en periódicos separados.
- Muestras estériles (sin flores ni frutos): no se coleccionan más de 2 duplicados.
- Hierbas pequeñas: la muestra es el individuo completo.
- Macollas: se colecciona un conjunto de hojas con su raíz.



- Rosetas: tomar varias hojas de la roseta que incluyan su base.
- Palmas: se debe incluir una porción seccionada del pecíolo para ver la presencia y/o ausencia de espinas.
- Pteridófitos: se colecta al menos una fronda completa, con esporangios y un fragmento de rizoma. En helechos arborescentes se

debe incluir una porción seccionada de la base del pecíolo para ver la presencia y/o ausencia de espinas y escamas.

Se colectan entre dos y tres ejemplares, uno de los cuales, en estado fértil, se deposita en una colección registrada ante el Instituto Alexan-

der von Humboldt. Esta información se consigna en las fichas botánicas para los ejemplares del herbario.

Todos los datos tomados en campo deben ser registrados y organizados según el formato No. 1. Formato levantamientos (Anexo 2.1) en hojas de cálculo para facilitar el procesamiento y análisis de datos



34.

[http://www.humboldt.org.co/iavh/documentos/colecciones\\_biologicas/Protocolo\\_deposito\\_de\\_ejemplares.pdf](http://www.humboldt.org.co/iavh/documentos/colecciones_biologicas/Protocolo_deposito_de_ejemplares.pdf)

y el depósito de la información en el Sistema de Información en Biodiversidad (SIB). Este incluye datos asociados con las colectas botánicas que vayan a ser depositadas en el herbario FMB. En este caso, es necesario tener en cuenta las recomendaciones para el depósito de colecciones biológicas disponible en:



#### Personal

Se sugiere formar un equipo mínimo de tres personas con relativamente la misma experiencia.



#### Materiales

1. Tijeras podadoras
2. Cortarramas
3. Cinta diamétrica
4. Cuerda
5. Decámetro
6. Calibrador
7. Bolsas plásticas
8. Papel periódico para prensar las muestras
9. Lápices de mina suave (6B)
10. Alcohol etílico (al 96%)

35.

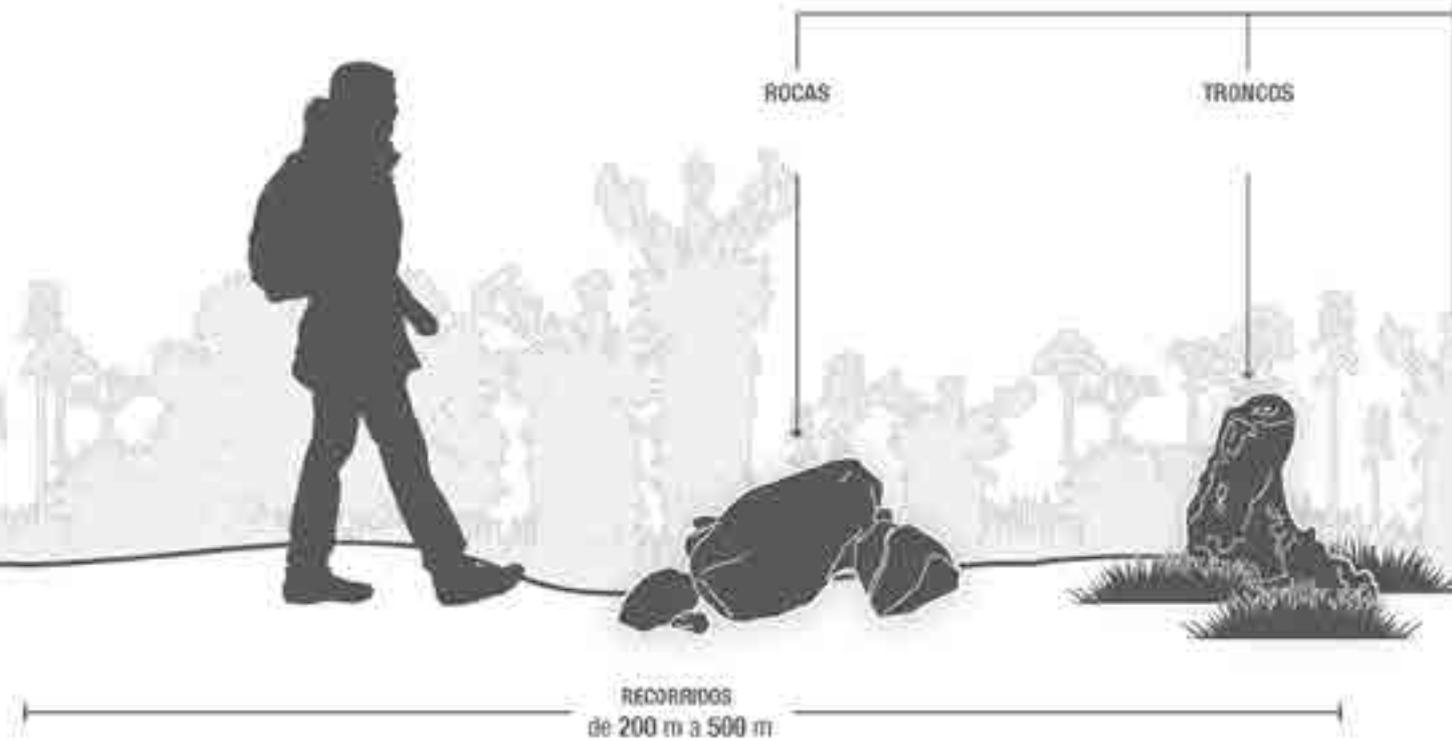
34. *Masdevallia coriacea*. Foto: César Marín.

35. *Fernandezia sanguinea*. Las orquídeas son un grupo de alta riqueza en el páramo. Foto: Camilo Cadena.



El muestreo debe realizarse a lo largo de cada una de las siete estaciones altitudinales, manteniendo cada estación en la misma cota altitudinal.

CAMINATAS  
DIURNAS  
Entre 9:00 am. y  
1:00 pm.



## CARACTERIZACIÓN DE LA FAUNA



### ANFIBIOS



### Método de muestreo

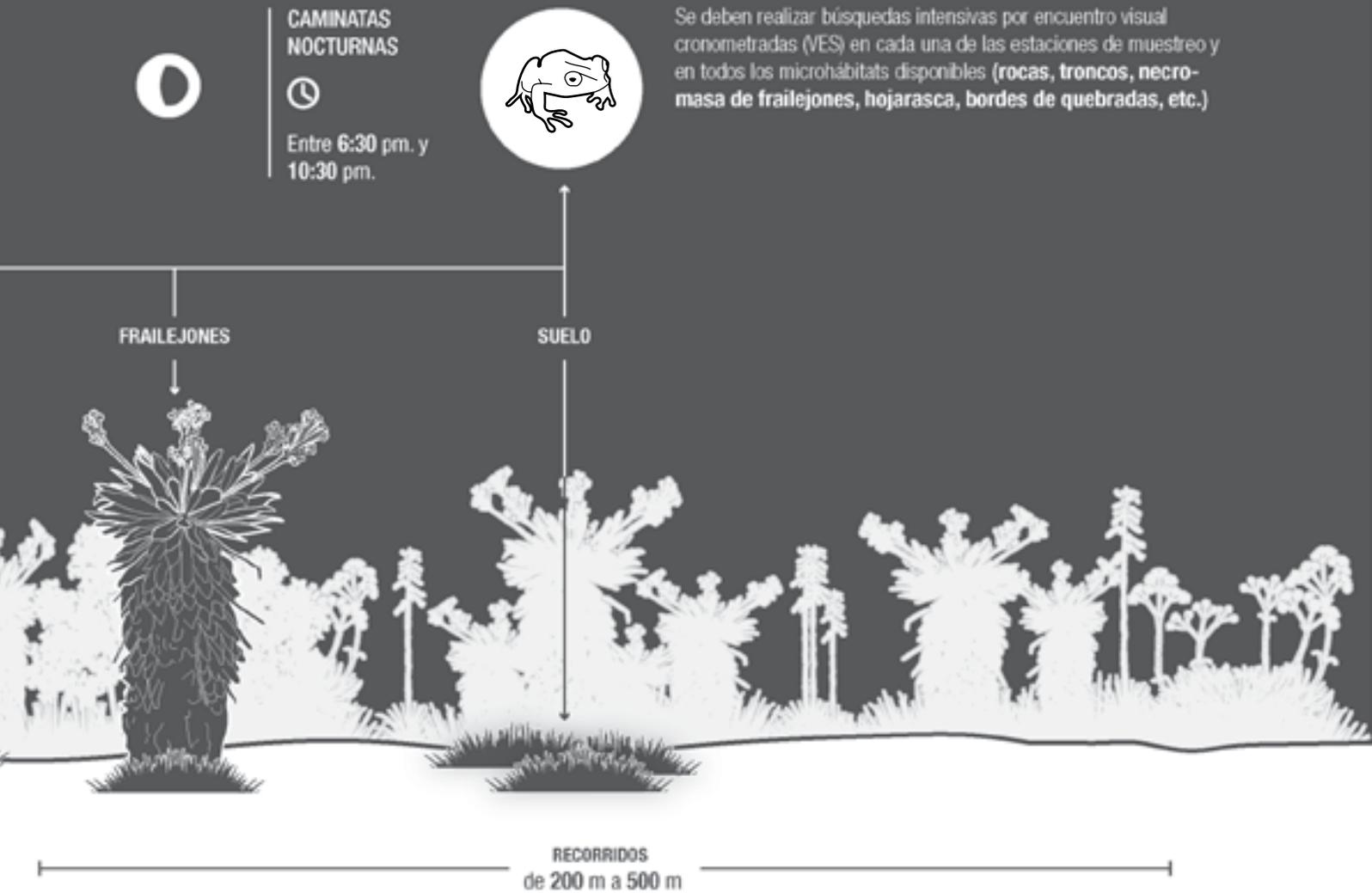
El muestreo debe realizarse a lo largo de cada una de las siete estaciones, manteniendo cada estación en la misma cota altitudinal.

El método más usado y efectivo para registrar cambios en los gradientes altitudinales en hábitats heterogéneos para anfibios (Jaeger 2001, Lovich *et al.* 2012) es la técnica de recorridos libres (Tabla 2.1). Estos

consisten en realizar caminatas aleatorias hacia una dirección determinada y sobre la misma altitud (Figura 2.4). Se deben realizar búsquedas intensivas por encuentro visual cronometradas (VES) (Crump y Scott 2001) en cada una de las estaciones de muestreo y en todos los microhábitats disponibles (rocas, troncos, necromasa de frailejones, hojarasca, bordes de quebradas, etc.) registrando todas las especies y datos ecológicos relevantes (Anexo 2.3).

Las búsquedas se efectúan diariamente en recorridos de 200 m a 500 m en el día y de igual extensión en la noche, entre las 9 am y la 1 pm (cuatro horas en el día) y entre las 6:30 pm y 10:30 pm (cuatro horas en la noche), realizando el mismo esfuerzo de muestreo en todas las estaciones altitudinales.

En el bosque altoandino, la estratificación vertical puede resultar un problema al muestrear, por lo cual se recomienda hacer observaciones dentro de las bromelias, donde habitan muchas especies de ranas. Se recomienda utilizar



un cortarramas o trepar en el árbol y bajar cuidadosamente la bromelia, en lo posible envuelta en un costal o saco de lona para evitar que escapen los individuos que se encuentran dentro de la planta.

Además de la búsqueda visual activa, se recomienda usar la técnica de remoción con rastrillo (Mueses-Cisneros y Yáñez-Muñoz 2009, Salinas y Vermilla 2010), removiendo los troncos, el mantillo del suelo y la necromasa de frailejones y macollas. Adicionalmente, se puede abrir la materia orgánica en descomposición con el fin de buscar animales que quedan atrapados dentro.

De manera complementaria o alternativa se pueden realizar entre seis y ocho recorridos, en parcelas de 50 m x 4 m, separados entre sí mínimo por 50 m, en cada una de las estaciones (Tabla 2.1). Para los recorridos, se deben realizar caminatas diurnas y nocturnas con una duración de 20 a 40 minutos, utilizando de forma mixta una búsqueda por encuentro visual (Crump y Scott 2001) y exploraciones en todos los microhábitats disponibles.

Si las limitaciones logísticas impiden las caminatas a lo largo de las



**FIGURA 2.4**

Representación esquemática de los microhábitats y de la disposición de las caminatas hacia una dirección en la búsqueda de anfibios en cada estación

estaciones de muestreo, se sugiere reducir la longitud de las caminatas o el número de recorridos, aumentando el esfuerzo de muestreo.

Finalmente, para la preparación de los especímenes colectados, se deben seguir los lineamientos propuestos por Simmons (1987) y McDiarmid (2001).

Técnica de muestreo		
Factores a considerar	Recorridos libres	Recorridos en parcelas de tamaño fijo
Información obtenida	Abundancia relativa Riqueza de especies Diversidad (a partir de la abundancia relativa)	Densidad Abundancia relativa Riqueza de especies Diversidad
Tiempo*	Bajo	Alto
Costo**	Bajo	Bajo
Personal***	Bajo	Medio
36. 		
37. 	Ventajas	Adecuado para muestrear microhábitats distintos. Es adecuado para comparaciones entre hábitats muy heterogéneos. Método efectivo para registrar y analizar las especies del dosel o fosoriales.
38. 	Consideraciones al desarrollar la técnica	Delimitarlo por un tiempo o un espacio definido. Los recorridos deben ser siempre en una dirección determinada, evitando remuestrear zonas. Hacer varias réplicas de los recorridos en el día o entre muestreos.
	Alcances	Estandarizar el tiempo de muestreo en cada parcela. Si hay más de un investigador, tratar de que ambos tengan la misma experiencia. Hacer varias réplicas de las parcelas en las áreas de muestreo.
		Método limitado para registrar y analizar especies raras o poco comunes. No es adecuada para topografías muy abruptas. Efectivo para áreas pequeñas.



**TABLA 2.1**

Elementos a considerar al seleccionar una técnica de muestreo

\* Tiempo invertido en desarrollar la técnica e implementarla para que sea efectiva.

\*\* Costo financiero.

\*\*\* Requerimiento de personal: medio=más de una persona es recomendable; bajo=una persona lo puede implementar.



### Toma de datos

Para cada registro deberá relacionarse la información del anexo 2.4. Los datos básicos para el registro y captura de los especímenes son:

1. Fotografías de los individuos y de los sitios donde fueron registrados.
2. Actividad (D: diurno, N: nocturno) y hora de la captura.
3. Hábito (terrestre, acuático, arbóricola o fosorial).
4. Microhábitat.
5. Al menos en un punto de cada transecto de muestreo de anfibios se debe hacer una breve descripción del hábitat (Anexo 2.4). Sin embargo, es también útil y práctico tomar los datos de estructura de la vegetación registrados por el grupo de vegetación en las mismas salidas.



### Personal

Se sugiere formar un equipo mínimo de dos personas con relativamente la misma experticia. Ambas pueden trabajar en la estación.



### Materiales

1. Rastrillos de uñas largas (uno para cada investigador)
2. Cinta métrica, brújula-clinómetro, banderines, higrómetro de campo, termómetro de campo, regla metálica, pinzas, agujas y tablas para registro de las especies y su abundancia
3. Calibradores y pesolas
4. Material para montaje de especímenes colectados y sacrificados (bandejas, formol, alcohol al

70 %, cloretona, cuchillas, tijeras y gasa, bolsas plásticas para cámara húmeda)

5. Cajas para el transporte de especímenes colectados y sacrificados



36. *Pristimantis uranobates*. Foto: Wolfgang Buitrago-González y Carlos Londoño Guarnizo.

37. *Pristimantis cf. racemus*. Foto: Wolfgang Buitrago-González y Carlos Londoño Guarnizo.

38. *Niceforonia adenobrachia*. Foto: Wolfgang Buitrago-González y Carlos Londoño Guarnizo.

39. *Pristimantis cf. simoterus*. Foto: Wolfgang Buitrago-González y Carlos Londoño Guarnizo.



39.



40. *Diglossa cyanea*. Foto: Jean Parra y Albert Ospina.

41. *Colaptes rivolii*. Foto: Jean Parra y Albert Ospina.

42. *Grallaricula lineifrons*. Foto: Jean Parra y Albert Ospina.



## AVES



### Métodos de muestreo

Para el estudio de aves en campo se aplican tres métodos complementarios —identificación visual, detección auditiva y captura (Tabla 2.2)— a lo

largo de cinco de todas las estaciones altitudinales del transecto, las cuales se toman de manera intercalada respecto a las estaciones donde se muestrean los demás grupos. Esto significa que las estaciones para aves tienen una separación de mínimo 140 m y máximo 200 m altitudinales.

Los dos primeros métodos, identificación visual y detección auditiva, se realizan mediante el conteo en puntos de radio fijo, que consiste en que un observador permanece en el centro del punto y toma nota de todas las aves detectadas visual y auditivamente en un área y tiempo determinado (Ralph *et al.* 1996, Bibby *et al.* 1998). A partir del centro





40.

Variable que permite medir	Puntos de conteo (identificación visual y detección auditiva)	Redes (captura)
Tamaño poblacional	Sí	Sí
Relación con el hábitat	Sí	Poca
Tipos de hábitat medidos	Todos	Algunos
Especificidad del hábitat	Buena	Baja
Detección de especies dosel	Buena	Media
Mediciones de individuos de aves	No	Registro de información morfológica, ecológica, fisiológica, poblacional, genética, entre otras
Sensibilidad a especies crípticas	Baja	Media
Listas obtenidas	Se obtienen listas completas dado que estas permiten registros visuales y auditivos. Requiere amplio conocimiento del ornitólogo	Se obtiene una lista parcial dado que solo se capturan aves que se desplazan en su área de interceptación. Se identifican las aves con mayor facilidad



41.



**TABLA 2.2**

VARIABLES DE INTERÉS PARA IDENTIFICAR LA ZONA DE TRANSICIÓN MEDIANTE LOS MÉTODOS PROPUESTOS. Basada en Ralph *et al.* (1996), Bibby *et al.* (1998), Villarreal *et al.* (2006).



42.



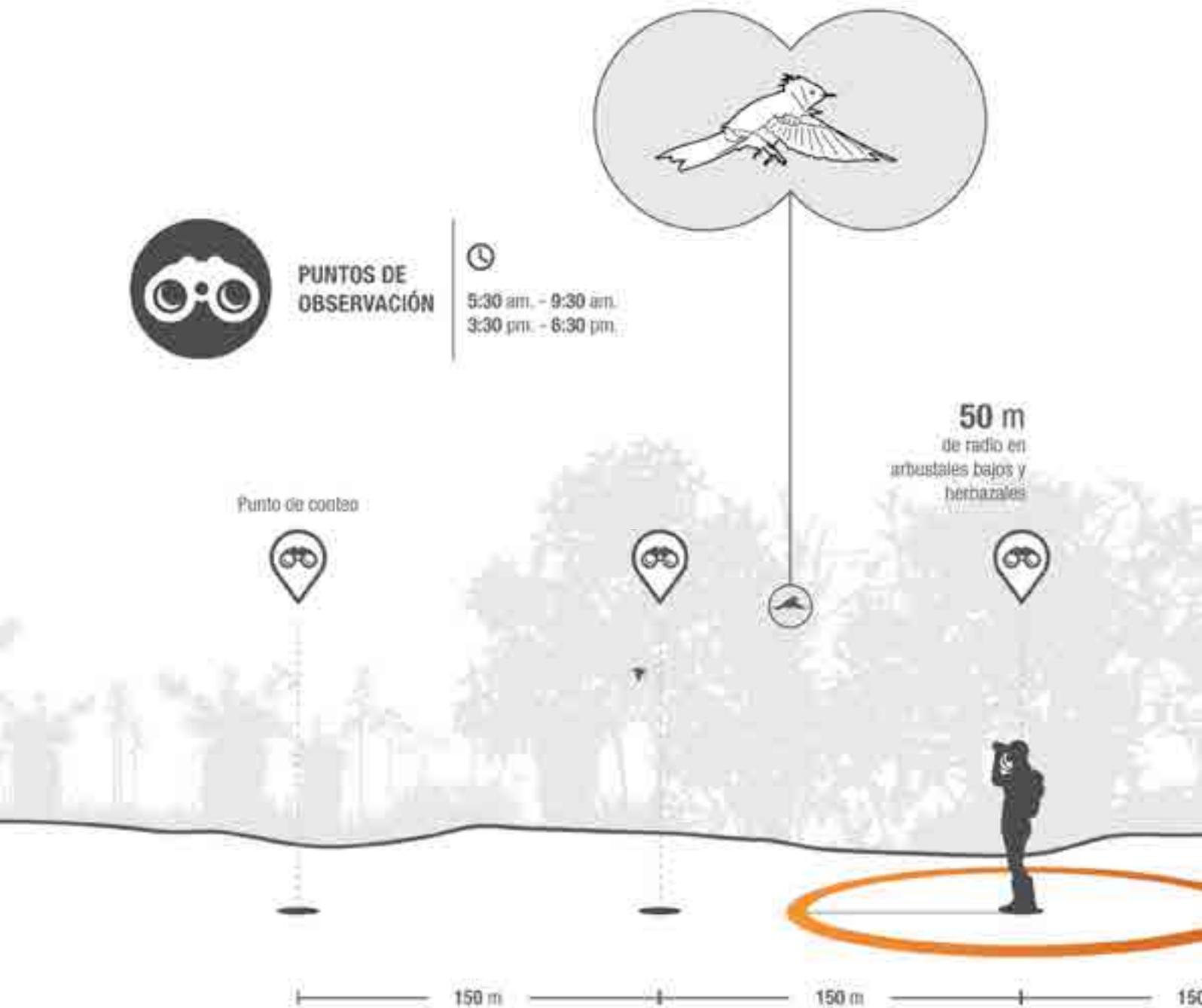
**FIGURA 2.5**

Representación de la disposición de los puntos de conteo en cada estación de muestreo para la toma de datos de aves. En la parte de abajo está el detalle de la extensión y separación de los seis puntos de conteo, a lo largo de una de las estaciones altitudinales de muestreo

del punto se establece un radio de observación de 25-50 m dentro del cual se cuentan todos los individuos vistos o escuchados en un período de tiempo de 10-15 min\*. Esta metodología es recomendada para estudios en hábitats heterogéneos y de topografía compleja, ya que permite determinar la presencia o la ausencia de especies y sus asocia-

ciones con variables del hábitat en cada punto (Ralph *et al.* 1996, Bibby *et al.* 1998, Hill *et al.* 2005).

Se busca establecer seis puntos de conteo de 25 m de radio en hábitats densos (bosque altoandino, arbustales densos) o 50 m de radio en arbustales bajos y herbazales, cuyos puntos centrales deben estar 150 m separados entre sí (Figura 2.5).

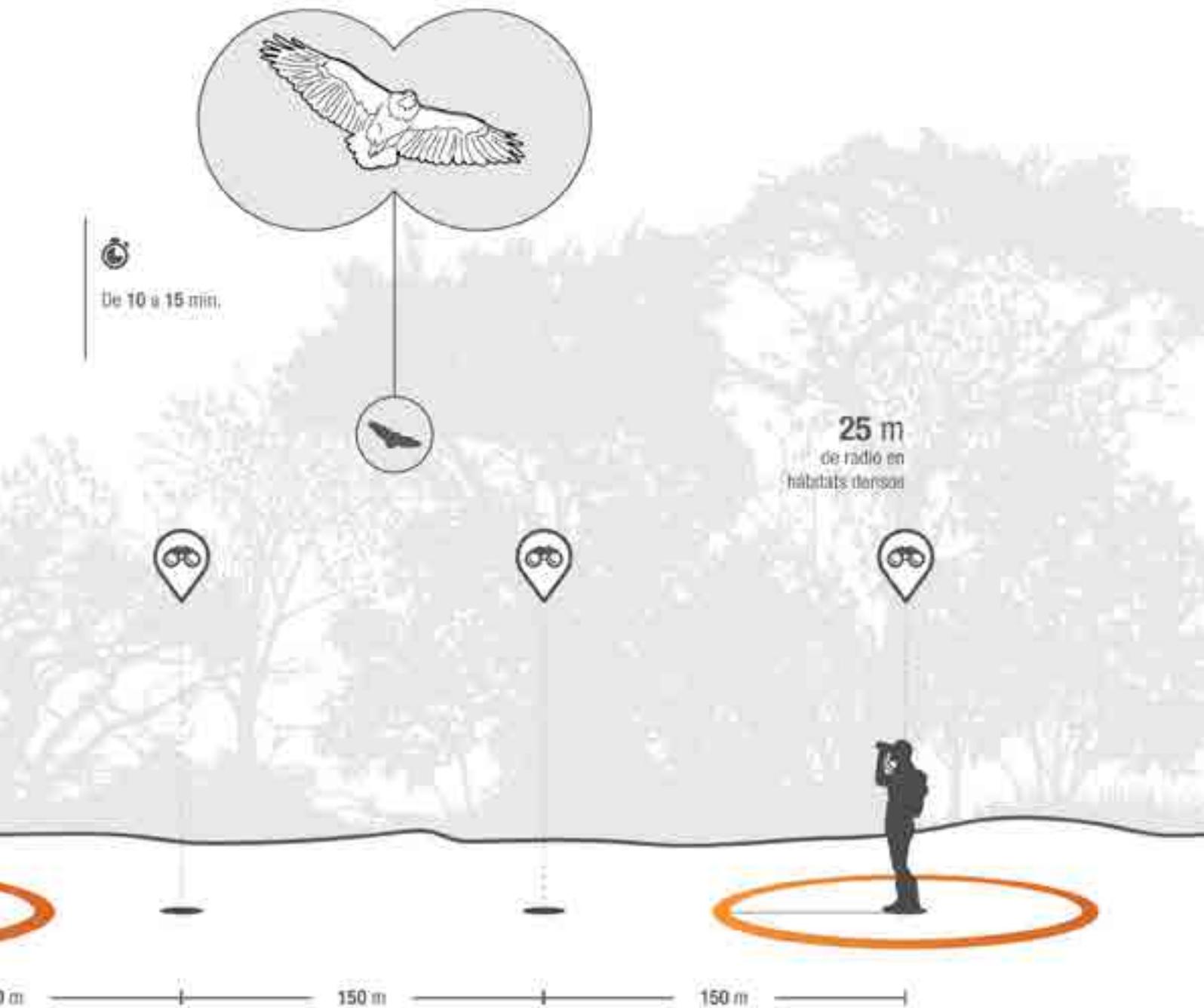




Se recomienda realizar tres conteos en cada punto, cuyo esfuerzo de muestreo será medido por estación en horas/observador. El muestreo debe realizarse en los picos de actividad de las aves de 05:30-09:30 horas y de 15:30-18:30 horas\*\*.

\* La duración de los censos debe estar dada por la relación entre el tamaño del radio de observación y la distancia entre centros de puntos, de modo que si el radio del punto es el mayor (50 m), el tiempo adecuado sería de 5 min, en caso contrario, se podrá usar mayor tiempo de muestreo, hasta 15 min por punto.

\*\* Se sugiere seleccionar aleatoriamente los horarios y días en los cuales se hacen las visitas a cada punto por estación, de modo que el mismo punto pueda ser evaluado en horarios y condiciones diferentes. Inclusive, si la topografía de la estación impide un fácil desplazamiento entre puntos, el muestreo se podría realizar en un sentido el primer día y en el otro sentido el día siguiente.

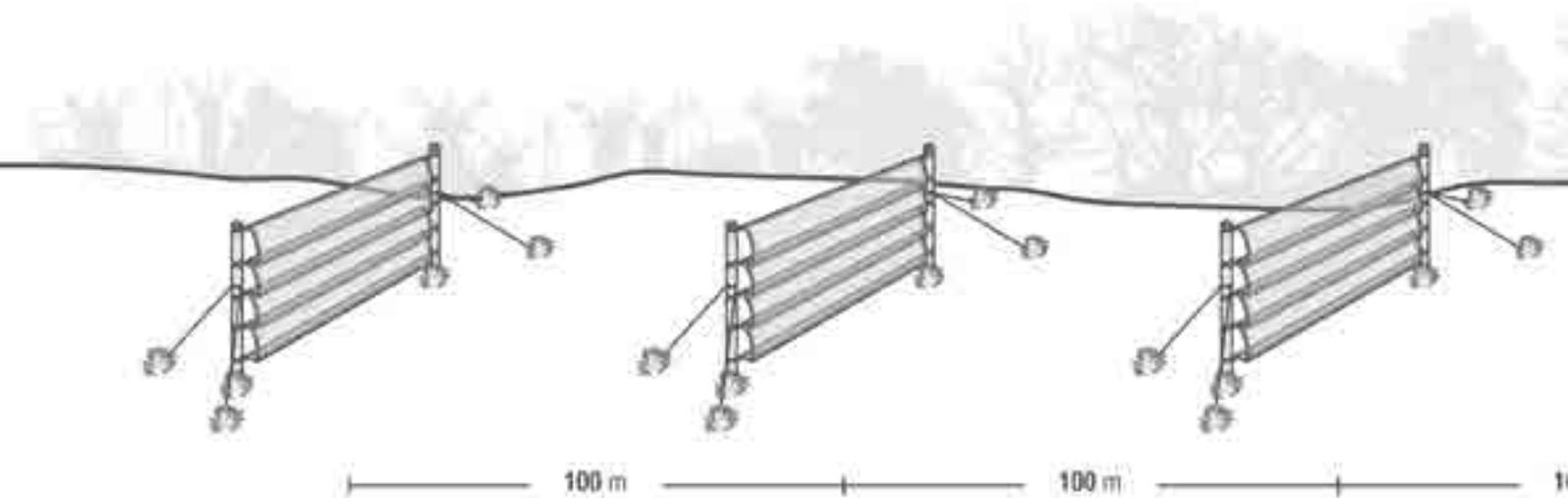




## APERTURA DE REDES DE NIEBLA



5:30 am. - 9:30 am.  
3:30 pm. - 6:30 pm.



**FIGURA 2.6**

Representación esquemática de la disposición de las redes de niebla en cada estación de muestreo propuesta para la toma de datos de aves

El uso de redes de niebla es el tercer método propuesto. Implica la captura de las aves y permite la toma de datos demográficos de las poblaciones (Ralph *et al.* 1996, Villarreal *et al.* 2006).

Se sugiere seguir el procedimiento para poner las redes de niebla propuesto por Villarreal *et al.* (2006), así como la metodología para instalación y manejo de las redes proporcionada por Ralph *et al.* (1996). Se deben montar seis redes de niebla de 12 m

x 2,5 m, en un arreglo de dos grupos de redes separadas 100 m entre sí, lo que cuenta como réplicas del muestreo con redes (Figura 2.6), que deben ser usadas como mínimo dos días por estación. Los arreglos de redes deben establecerse entre puntos de conteo con el fin de mantener la cota altitudinal de la estación inspeccionada, así como para evitar intervenir con el muestreo dentro del radio de cada punto de conteo.

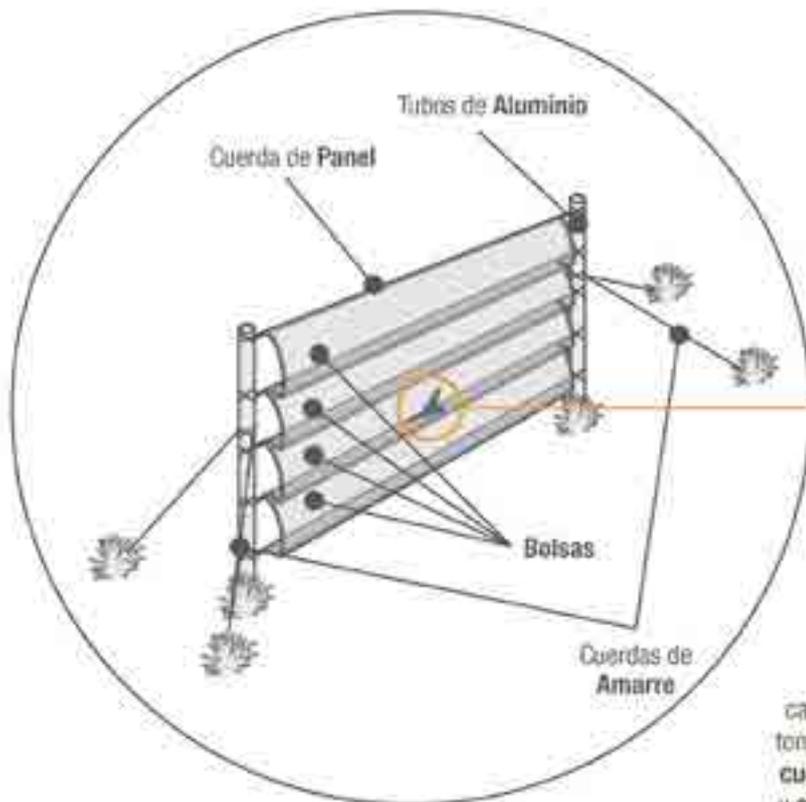
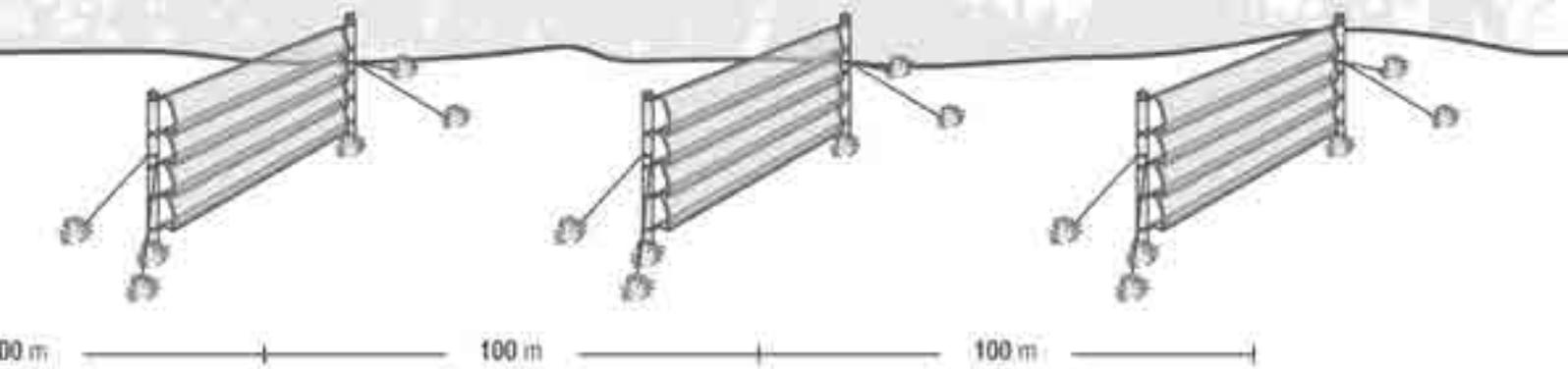
Es necesario tener en cuenta que las condiciones topográficas y climáticas adversas pueden reducir la eficiencia de las redes de niebla. Además,

este método de captura favorece a las especies del sotobosque (Hill *et al.* 2005, Gallina y López 2011).

El muestreo consiste en abrir los arreglos de redes de niebla entre los picos de actividad de las aves de 05:30-09:30 horas y de 15:30-18:30 horas; las redes se deben revisar cada 15-20 min en zonas de herbazal debido a que las aves atrapadas pierden rápidamente su temperatura corporal y cada 30-40 min en zonas boscosas. El esfuerzo de captura con redes de niebla se mide en horas-red (una hora-red equivale a una red de 12 m x 2,5 m abierta durante una hora). Para calcular el esfuerzo de muestreo se debe anotar el número total de metros de redes y el número total de horas durante las cuales permanecieron abiertas.



Revisar cada  
15 a 20 min.



A los  
especímenes  
capturados se les  
toman medidas de  
**cuerpo, área alar**  
y **cola** entre otros.



43.

Para la identificación de especies pueden ser utilizadas la Guía de aves de Colombia (Hilty y Brown 1986), la Guía de aves del norte de Suramérica (Restall *et al.* 2007) y la Guía de aves de Norteamérica (Dunn y Alderfer 2011). En caso de requerirse el sacrificio y colecta de algunos individuos capturados durante la jornada con redes de niebla, se deben seguir los

estándares requeridos para la preservación de pieles de estudio en aves, propuesto por Villarreal *et al.* (2006).

Si algunas limitaciones logísticas impiden el montaje de redes a lo largo de las estaciones de muestreo, se puede pensar en reducir el número de redes o su longitud, o combinar ambas soluciones, manteniendo el esfuerzo de muestreo.



#### Toma de datos

A partir de los datos tomados en redes, las observaciones realizadas en los puntos de conteo, registros *ad libitum* y, en los casos en que sea necesario, el aporte de literatura referente al tema (ejemplo: Hilty y Brown 1986 y López *et al.*, en prensa), se asignarán los gremios tróficos o el rasgo de historia de



44.



43. *Ramphomicron microrhynchum*. Foto: Jean Parra y Albert Ospina.

44. *Caracara cheriway*. Foto: Jean Parra y Albert Ospina.



### Materiales

1. Binoculares
2. Seis a 12 redes de niebla de 12 m x 2,5 m
3. Cinta métrica
4. Cinta *flagging* para marcar el centro y final del radio de los puntos de conteo antes de hacer los recorridos
5. Estacas o varas y cuerda para montaje de redes
6. Brújula
7. Guías para identificación de especies
8. Tablas para registro de las especies y su abundancia
9. Calibradores, pesolas (10, 60, 100, 300 y 1000 g)
10. Bolsas de tela para mantenimiento o transporte de individuos antes del procesamiento
11. Material para montaje de especímenes colectados y sacrificados (algodón, palillos de pincho, cuchillas, tijeras, gasa, pinzas y agujas)
12. Cajas para el transporte de especímenes colectados y sacrificados



### Personal

Se sugiere formar un equipo de cuatro personas con suficiente experiencia para detecciones auditivas, técnica con la cual se toman la mayor cantidad de registros (Stiles y Rosselli 1998, Villarreal *et al.* 2006, Brewster y Simons 2009). Este equipo puede trabajar en la misma estación altitudinal si realizan puntos de conteo y censos en horarios determinados, de modo que el desplazamiento entre puntos no interfiera con el censo en redes, o a la par en grupos de dos personas en estaciones distintas si se realizan simultáneamente puntos de conteo y redes de niebla. Esto con el fin de evitar interferencias entre métodos, provocadas ya sea por la revisión constante de las redes o debido al traslado de un punto a otro.

vida correspondiente a la dieta (carnívoro, carroñero, folívoro, frugívoro, granívoro, insectívoro, malacófago y nectarívoro), definido como el principal recurso alimenticio que consume un ave durante gran parte de su vida (López *et al.*, en prensa).



TIEMPO DE MUESTREO



48 horas

TIPOS DE ARREGLOS PARA EL MUESTREO



LÍNEA RECTA  
Perpendicular



ZIGZAG



CUADRÍCULA



ALEATORIO



5 m a 10 m



FIGURA 2.7

Representación esquemática de la disposición de las trampas de caída (pitfall (Pt)) en cada estación de muestreo



## EDAFOFAUNA EPIGEA



### Métodos de muestreo

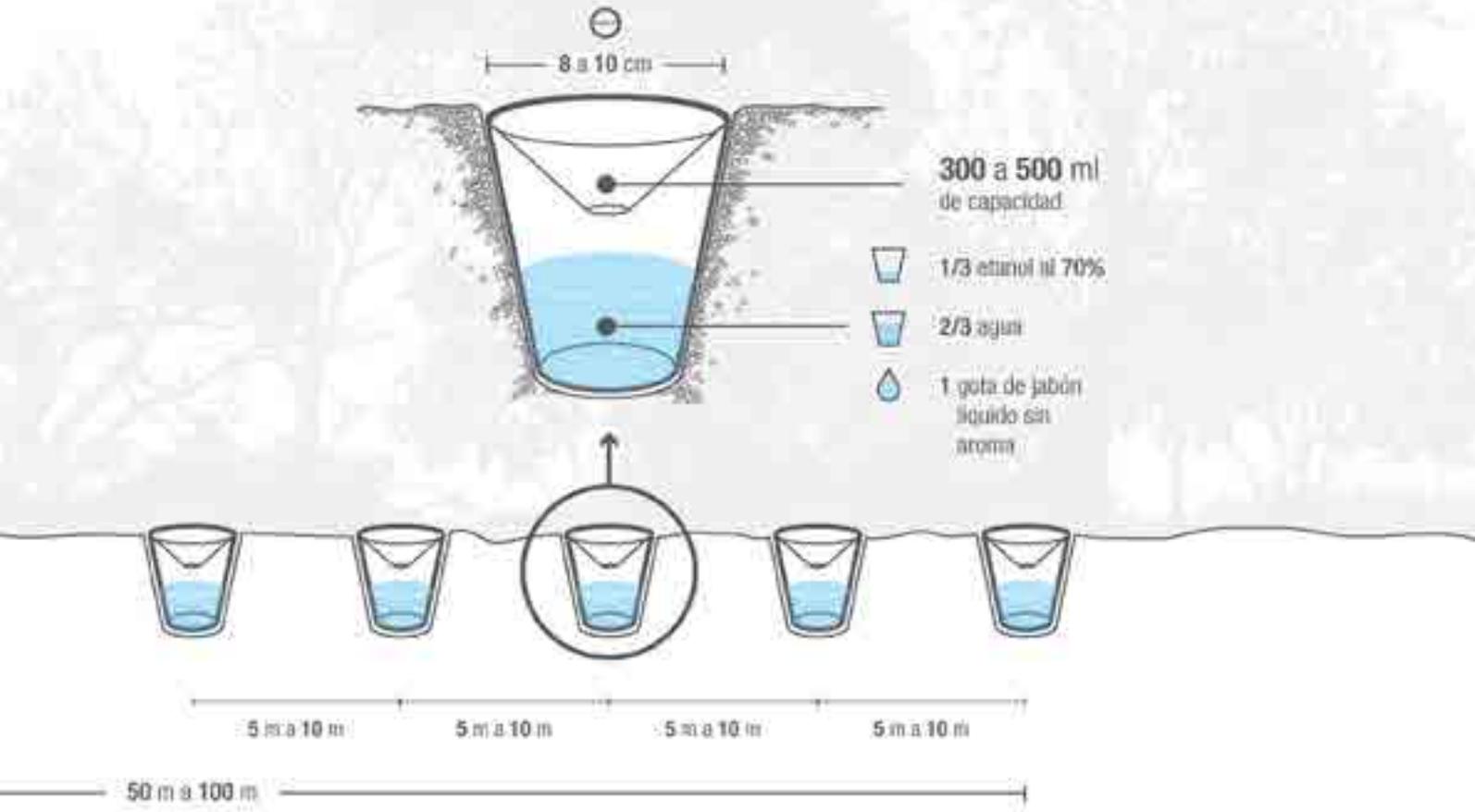
La edafofauna epigea está estrechamente relacionada con la vegetación y sus características estructurales, así como con la cobertura superficial del suelo. En otras palabras, las características de las comunidades de invertebrados edáficos varían en relación con el tipo de vegetación, su incidencia sobre el suelo y las transiciones presentes en un gradiente altitudinal de alta montaña.

Para establecer la composición, riqueza, diversidad y abundancia de las comunidades de invertebrados edáficos como las características que permiten ayudar a identificar la transición entre el páramo y el bosque altoandino, se debe muestrear la edafofauna en las estaciones altitudinales establecidas para los levantamientos de vegetación, mediante al menos dos métodos de muestreo complementarios: las trampas de caída (*pitfall*) y la captura directa.

Las trampas de caída se usan para capturar la fauna de invertebrados que se desplazan por el estrato raso. Son un método de captura pa-

sivo que depende de la actividad de los organismos sobre el suelo y que además es de densidad relativa.

Estas trampas son recipientes plásticos de 8 cm a 10 cm de diámetro y de 300 ml a 500 ml de capacidad. En cada estación se deben colocar diez trampas separadas entre sí de 5 m a 10 m, ubicadas idealmente en una línea de muestreo de 50-100 m, sobre la misma cota altitudinal (Figura 2.7). En los casos en los que esto no se pueda realizar por



la topografía del sitio, se podrán definir líneas en zigzag, cuadrículas o arreglos aleatorios de ubicación espacial de las trampas, siempre y cuando se mantenga una distancia mínima de separación de las trampas entre 5 m y 10 m y se muestree en la misma cota altitudinal.

Los recipientes se deben enterrar con la boca a ras de suelo con una mezcla de 1/3 de etanol al 70%, 2/3 de agua y una gota de jabón líquido sin aroma, a media capacidad (Southwood 1978, Gorny y Grüm 1993, Villarreal *et al.* 2006). En ambientes

muy húmedos o temporada de lluvias, las trampas pueden llevar techos de protección elaborados con plásticos o platos y bases de alambre (Díaz *et al.* 2007a, New 1998). El montaje se retira después de 48 horas de su instalación y se adiciona etanol al 96% hasta completar al menos  $\frac{3}{4}$  de capacidad de cada uno de los recipientes. Este sirve como un método general de captura y no está dirigido a un grupo de invertebrados específico.

El segundo método de muestreo consiste en la captura directa (Figura 2.8). Este puede trabajarse en dos modalidades: a) realizando recorridos libres para la búsqueda y captura de individuos y b) trabajando muestras seleccionadas de hojarasca y necromasa de frailejón. En ambas modalidades las capturas dependen de la actividad del colector, de manera que el método es activo. Al igual que el primero, la captura directa sirve para muestreos generales y no se dirige particularmente



Los individuos capturados con este método deben preservarse en frascos con **etanol al 96%**.



2 horas/hombre de esfuerzo de muestreo

**MODALIDAD A**  
RECORRIDO

PIEDRAS

LEÑOS

HOJARASCA



45. Búsqueda activa de edafofauna por remoción de piedras. Foto: César Marín.

a obtener capturas de un grupo taxonómico específico, sino de la comunidad de invertebrados en general.

- El recorrido debe realizarse paralelo a la línea de ubicación de las trampas, manteniéndose en la misma cota altitudinal de cada estación. Se deben remover los objetos encontrados sobre la superficie del suelo (piedras, leños, hojarasca, necromasa) y capturar los individuos divisados a simple vista con el uso de pinzas, pinceles o aspiradores. En cada recorrido se debe acumular un esfuerzo

de muestreo de 2 horas/hombre. En esta modalidad el método es de densidad relativa.

- Recolectar hojarasca de dos cuadrantes de 50 cm x 50 cm (Figura 2.8), en por lo menos dos puntos de cada una de las estaciones, siguiendo la línea de instalación de las trampas de caída y manteniéndose en la misma cota altitudinal. Se debe recoger toda la hojarasca del cuadrante hasta encontrar la superficie del suelo (horizonte orgánico) y extenderla sobre un plástico blanco por por-

ciones pequeñas, capturando los individuos divisados a simple vista con ayuda de pinceles y pinzas. El esfuerzo de muestreo en este caso será de 2 horas/hombre por cada muestra.

En esta modalidad el método es de densidad absoluta con referencia a la superficie de la unidad de hábitat establecida. En las estaciones altitudinales con frailejonales y sin presencia de hojarasca, alternativamente se trabajan muestras de necromasa de frailejón, en cuyo caso se registran las dimensiones del fuste caído y en contacto con el suelo. La muestra se procesa en forma manual, al igual que la hojarasca.



**MODALIDAD B  
MUESTRA  
SELECCIONADA**



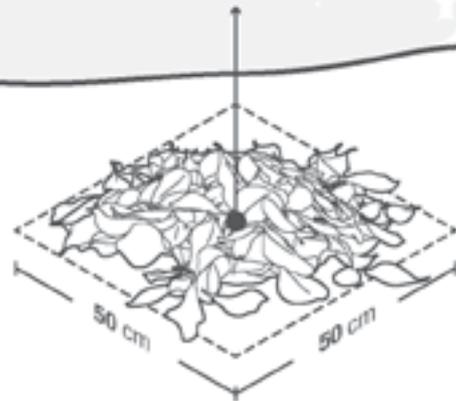
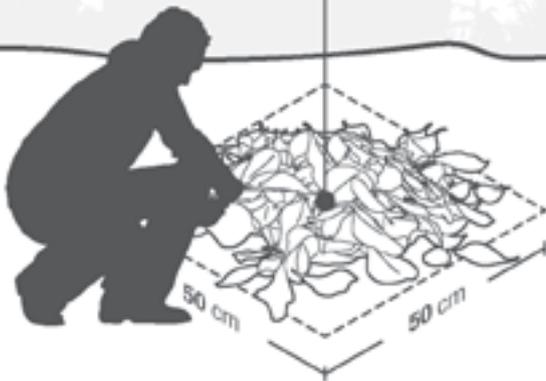
2 horas/hombre  
de esfuerzo de  
muestreo



Punto de  
muestreo  
(x2)

Cuadrante 1

Cuadrante 2



**FIGURA 2.8**

Búsqueda activa de edafofauna por remoción de piedras

Método	Tipo de método	Alcances	Aporte de información a la identificación de la franja
Trampas de caída	Pasivo-densidad relativa	Captura de invertebrados epigeos de formas activas	Composición, riqueza, abundancia y diversidad de comunidades de invertebrados epigeos, énfasis en datos cuantitativos
Captura directa	Activo-densidad relativa o absoluta	Captura de invertebrados confinados a microhábitats específicos y relativamente crípticos	Complementa datos de composición y riqueza, tiene énfasis en datos cualitativos (presencia-ausencia)



**TABLA 2.3**

Comparación de métodos de muestreo de edafofauna epigea para identificación de la transición entre el páramo y el bosque altoandino



45.

46.



Filo	Clase	Orden	Familia	Transecto	Estación	No. de trampa	No. individuos
Arthropoda	Insecta	Coleoptera	Carabidae	(Nombre localidad)	E1	Pitfall 1	12



**TABLA 2.4**

Ejemplo de matriz de datos cuantitativos de edafofauna epigea

Los individuos así capturados deben preservarse en frascos con etanol al 96%.



**Toma de datos**

Para ambos métodos de muestreo debe hacerse un registro fotográfico de los sitios y procedimientos. Al final de las jornadas de campo, las muestras deberán transportarse en condiciones seguras para su procesamiento en laboratorio.

Debido a la gran diversidad de artrópodos y en general de invertebrados colectados en los estudios de edafofauna, en la mayoría de los casos los especímenes no llegan a ser catalogados hasta unidades taxonómicas finas (Amat 1991, Amat y Vargas 1991, Navarrete-Heredia *et al.* 2002, Martínez 2005, Moret 2005, Díaz *et al.* 2007b, Fernández y Sharkey 2006, Villarreal *et al.* 2006, Morales-Castaño y Amat-García 2012), por lo que se recomienda que las determinaciones taxonómicas se realicen a nivel de familia mediante claves de identificación actualizadas.

Aunque los métodos de muestreo sirven para coleccionar la fauna general de invertebrados, es preciso escoger entre las muestras grupos representativos, ampliamente distribuidos, relativamente abundantes, fáciles de observar y para los cuales es posible obtener información de manera rápida. Se sugieren

47.





los órdenes Coleoptera, Hymenoptera, Aranae y Diptera. Para los grupos trabajados se determinan las familias taxonómicas y se realizan clasificaciones por morfoespecies.

Con las muestras provenientes de trampas de caída se debe registrar el número de individuos (conteo) para

obtener la abundancia (datos cuantitativos) por cada familia y morfoespecie y consignarlo en una tabla cuantitativa como la 2.4.

Con las muestras obtenidas a partir de capturas directas se debe registrar la presencia-ausencia de las familias y morfoespecies. Estos datos



46. Diptera, Brachycera. Parque Nacional Natural Chingaza. Foto: Camilo Cadena.

47. Infa del orden Orthoptera, Acrididae. Parque Nacional Natural Chingaza. Foto: Luis Fernando López.



48.

Taxones				Estaciones					
Filo	Clase	Orden	Familia	E1	E2	E3	E4	E5	E6
Arthropoda	Insecta	Archeognatha	Meinertellidae	0	0	0	1	1	1
Arthropoda	Insecta	Diptera	Phoridae	0	0	1	1	1	1



**TABLA 2.5**

Ejemplo de matriz de datos cualitativos de edafofauna epigea

servirán para realizar análisis cualitativos exclusivos y para complementar la información obtenida por el método de las trampas de caída, de manera que se tenga una mejor definición de la composición y riqueza de las comunidades muestreadas en cada estación. La tabla 2.5 es un modelo para integrar dicha información cualitativa.

La descripción del hábitat en cada transecto se debe hacer con base en los datos de mediciones de estructura de la vegetación tomados en las mismas salidas. Sin embargo, es importante que adicionalmente se mida la profundidad de hojarasca exactamente en el sitio de toma de muestras, usando una regla o flexómetro, desde la superficie de la hojarasca hasta la superficie del suelo.



**Personal**

Se sugiere formar un equipo mínimo de dos profesionales que trabajen simultáneamente los métodos de muestreo en campo y el trabajo de laboratorio.



**Materiales**

1. 10 recipientes plásticos para trampas de caída (por cada estación altitudinal)



49.

2. 100 tubos Falcon para almacenamiento de los especímenes capturados en los recorridos libres
3. 1000 frascos viales de 5 ml para almacenamiento en laboratorio
4. Platos plásticos o tira de plástico
5. GPS
6. Alambre dulce
7. Estacas y cuerda
8. Barra o barretón (en su defecto ahoyador)
9. Etanol al 70 % y 96%
10. Jabón líquido
11. Pinzas entomológicas y agujas
12. Cinta *flagging*
13. Papel pergamino
14. Marcadores
15. Rapidógrafo
16. Decámetro
17. Brújula-clinómetro
18. Regla metálica
19. Libreta de campo
20. Lupas de 20 aumentos



48. Araña de la familia Salticidae, Parque Nacional Natural Chingaza. Foto: Luis Fernando López.

49. Edafofauna del páramo de Rabanal. Foto: Bibiana Franco.

# ANÁLISIS DE DATOS

Los análisis deben proporcionar información suficiente sobre cambios en características ecológicas, taxonómicas o estructurales, para ubicar altitudinalmente la zona de transición bosque-páramo

Es importante anotar que se espera que los análisis se hagan al interior de cada transecto, es decir, comparaciones entre estaciones altitudinales y no entre transectos, ya que el objetivo es obtener información sobre la posición altitudinal de la ZTBP sobre el gradiente para un transecto determinado.

## VEGETACIÓN

Los datos tomados en las parcelas serán utilizados para calcular:

1. Riqueza total en el área de muestreo (# especies encontradas en la parcela).

2. Densidad total (# total de individuos en la parcela).
3. Frecuencia relativa (# subparcelas en las que se repite una especie / # total de subparcelas).
4. Áreas basales: los valores del diámetro o circunferencia basal, tomados a 30 cm del suelo, se transforman a valores de área con la fórmula del área del círculo, así:

$$A = \pi \cdot \left(\frac{d}{2}\right)^2$$

Donde:

$d$  = diámetro del círculo

$$L = \pi \cdot d$$

Donde:

$L$  = longitud de la circunferencia

5. Área basal total (sumatoria de las áreas basales de todos los individuos de una especie determinada en la parcela).

En el caso de arbustos que tengan varias ramificaciones, es necesario calcular primero el área de cada tallo para luego sumar el área basal total y no sumar los diámetros ni las circunferencias medidas, puesto que esto lleva a una sobreestimación del área basal total del individuo.

6. Índice de Valor de Importancia (IVI): sumatoria de los valores de dominancia relativa (bien sea área basal relativa o cobertura relativa), frecuencia relativa (número de subparcelas en las que aparece la especie sobre la sumatoria total de frecuencias relativas de todas las especies) y densidad relativa (número de individuos de cada especie sobre el total de individuos). El valor máximo del IVI es de 300.



50. *Espeletia barclayana*. Foto: Camilo Cadena.

En los casos en los que no se cuenten individuos (p.e., macollas, individuos clonales) se utilizan los valores de cobertura por especie como valor de abundancia para dichos cálculos, y el valor de IVI se calculará sobre 200.

Estos análisis permiten evaluar las características estructurales y de diversidad de cada una de las estaciones, las cuales serán comparadas a lo largo del transecto para evidenciar sus cambios en el gradiente altitudinal.

**DIVERSIDAD ALFA:**

**Índice de diversidad de Shannon-Wiener**

$$H' = -\sum P_i \cdot \ln P_i$$

Donde:

$H$  = Índice de Shannon-Wiener;

$P_i$  = abundancia relativa;

$\ln$  = logaritmo natural

**Índice de Simpson**

$$S = 1 / \sum \left( \frac{n_i(n_i-1)}{N(N-1)} \right)$$

Donde:

$S$  = Índice de Simpson;

$n_i$  = número de individuos en la  $i$ -ésima especie;

$N$  = número total de individuos

**Número efectivo de especies**

Con el fin de comparar equitativamente la diversidad de dos muestras o dos zonas, es importante utilizar el Número efectivo de especies, el cual se calcula como el exponencial del Índice de Shannon (Jost 2006) y que equivale al número de Hill de orden 1:

$${}^1H = \exp(H)$$

Una de las ventajas de expresar la diversidad en el número efectivo de especies es que esta medida permite comparar directamente la magnitud de la diferencia de dos o más comunidades (por encontrarse en las mismas unidades que representan de forma directa la diversidad), algo que no es factible con índices tradicionales de diversidad (Jost 2006), tal como en el Índice de Shannon-Wiener.



50.



**FIGURA 2.9**

Dendrograma de similitud entre cotas altitudinales

Con estos valores calculados para cada estación, es posible evaluar el cambio porcentual de la diversidad alfa a lo largo del gradiente altitudinal.

**DIVERSIDAD BETA:**

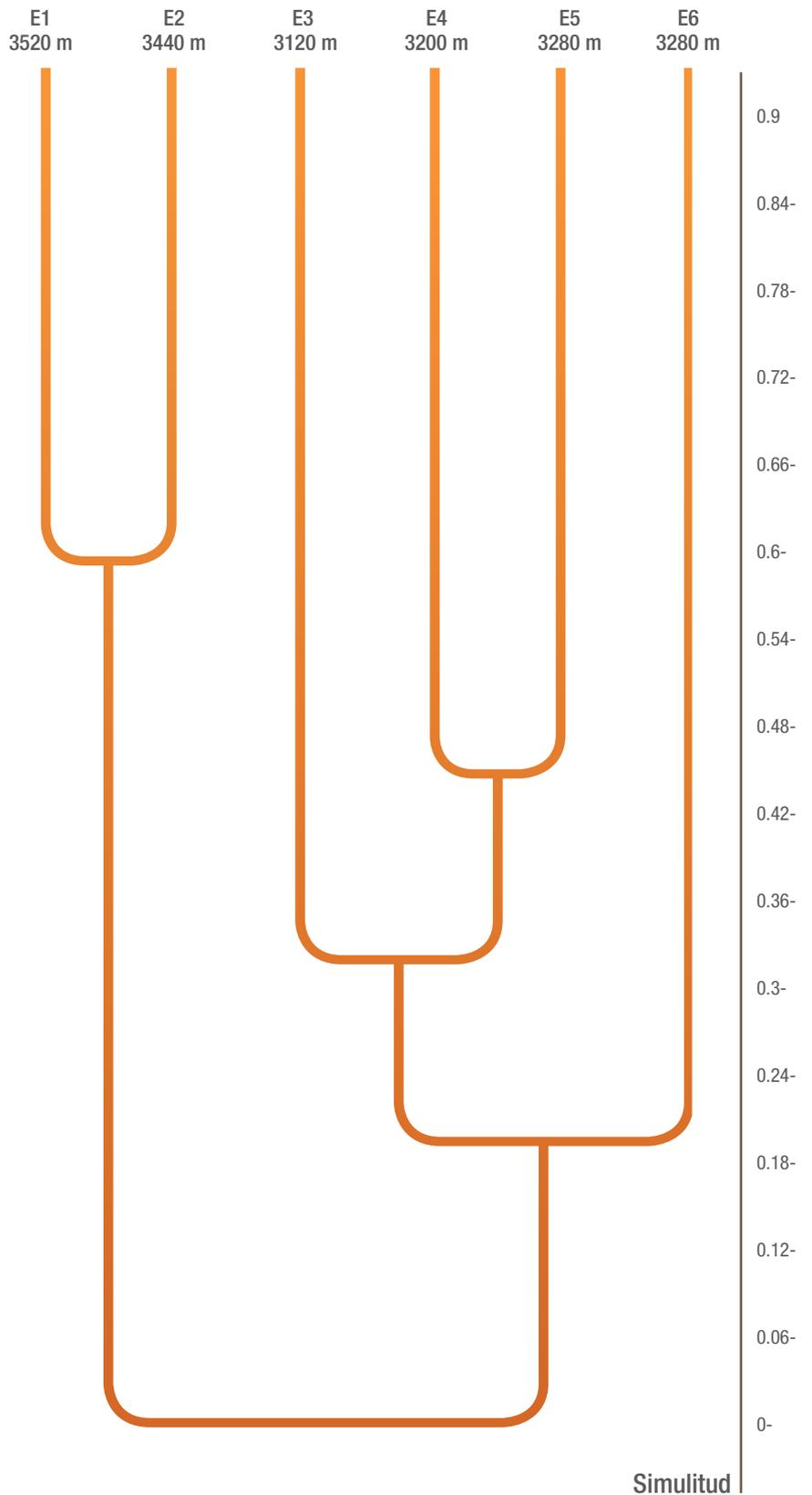
Los análisis de datos se adelantarán con métodos cuantitativos con la intención de medir la similitud de la composición y estructura de las coberturas vegetales en las diferentes estaciones altitudinales en cada transecto, y cualitativos que permitan conocer el recambio de especies a lo largo del gradiente altitudinal evaluado. Se propone analizar la similitud para las estaciones de muestreo a lo largo del gradiente altitudinal, utilizando índices cuantitativos como Bray-Curtis o Sorensen (cualitativo y cuantitativo), además de usar el algoritmo UPGMA o grupos pareados para generar el dendrograma a partir de la distancia promedio de las estaciones a comparar (Figura 2.9). La diversidad beta puede ser estimada a partir de índices como Whittaker. Pueden usarse herramientas informáticas como PAST (Hammer *et al.* 2001).

**Índice de Sorensen  
(Índice de similitud - cualitativo)**

$$I_s = \frac{2c}{a+b}$$

Donde:

- a = número de especies en el sitio A
- b = número de especies en el sitio B
- c = número de especies presentes en ambos sitios, A y B, es decir, que están compartidas





Este índice relaciona el número de especies en común con respecto a todas las especies encontradas en los dos sitios.

**Índice de Sorensen o de Czekanowski (Índice de similitud-cuantitativo)**

Donde:

$aN$  = número total de individuos en el sitio A

$$I_{Sorensen} = \frac{2pN}{aN + bN}$$

$bN$  = número total de individuos en el sitio B

$pN$  = sumatoria de la abundancia más baja de cada una de las especies compartidas entre ambos sitios

Con estos índices basados en número de individuos solo se pueden calcular las especies de las cuales se determinó la densidad en las parcelas. Es muy similar al coeficiente de similitud de Sorensen para datos cualitativos. Sin

embargo, en este no se relaciona con las especies sino con las abundancias (Villarreal *et al.* 2006).

**Índice de reemplazo de especies - Índice de Whittaker**

$$\beta = \frac{S}{\alpha - 1}$$

Donde:

$\beta$  = Beta

$S$  = # de especies registradas en un conjunto de muestras (diversidad gamma)

$\alpha$  = número promedio de especies en las muestras (alfa promedio)

**Perfiles verticales de la vegetación**

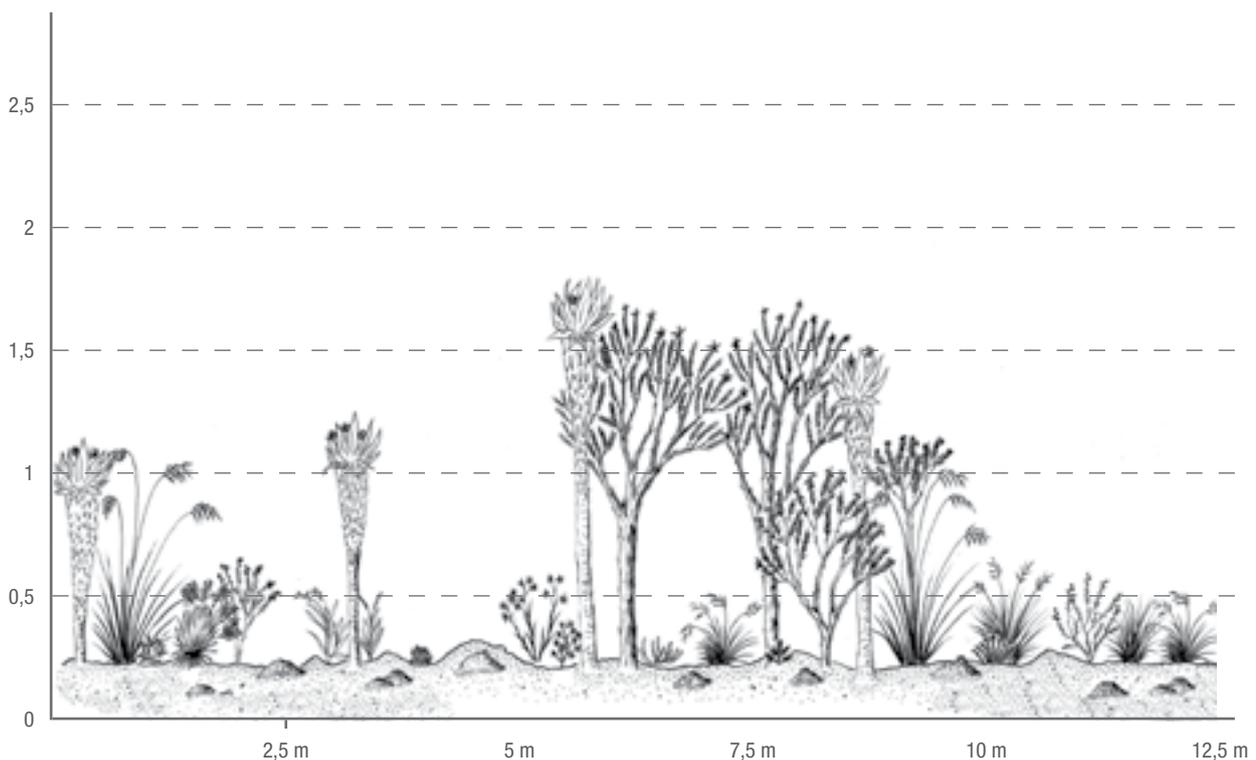
Adicionalmente, para cada tipo de cobertura se elaborarán perfiles verticales de la vegetación, a escala, con base en los levantamientos realizados

(teniendo en cuenta el Índice de Valor de Importancia). Estos elementos gráficos buscan clarificar de manera rápida el tipo de vegetación dominante a lo largo del gradiente altitudinal.



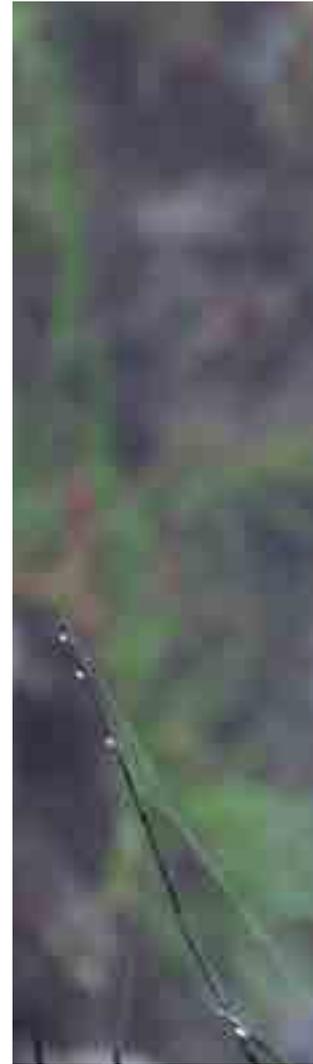
**FIGURA 2.10**

Diagrama de perfil de vegetación en un área de herbazal. Los números en cada árbol deben coincidir con los números asignados a cada especie. El eje x del perfil vertical corresponde a la longitud del transecto (m) y el eje y corresponde a la altura de la vegetación (m) Tomado de Fundación Las Mellizas (2015).





51.



52.

Para ello se ubicará un punto de coordenada (x,y) estimado en metros, en cada subparcela, con el fin de ubicar el o los individuos en los perfiles (Figura 2.10). Se debe realizar un perfil por estación con las especies dominantes, cuyas ilustraciones sean lo más fieles a su figura real, para lo cual se usarán las medidas tomadas anteriormente, incluso en las áreas dominadas por vegetación herbácea.

### Estructura

Para la caracterización vertical de la vegetación se propone tener en cuenta los siguientes rangos según su altura:

- Herbáceo < 1 m
- Arbustivo > 1 – 5 m
- Subarbóreo o de arbolitos > 5 – 10 m
- Arbóreo > 10 m

## FAUNA

### Composición y estructura de las comunidades

El primer aspecto a evaluar será la composición de especies registradas en cada una de las estaciones altitudinales, indicando las endémicas, grado de amenaza, especies exclusivas de cierto tipo de hábitats y rareza respecto a los registros históricos, lo que permite darle un valor a las observaciones en cada una de las estaciones y en cada uno de los páramos, para proponer recomendaciones de conservación basadas en el valor biológico del complejo de páramo objeto de estudio.

Se debe estimar la representatividad del muestreo para cada grupo faunístico (aves, anfibios y edafofauna epigea) en cada una de las esta-

ciones de muestreo de un transecto, mediante la construcción de curvas de acumulación de especies a partir de los estimadores de riqueza no paramétricos (Colwell y Coddington 1994, Moreno 2001 y Magurran 2004) y de curvas de rarefacción por muestras acumuladas o con un número estandarizado de individuos en caso de esfuerzos de muestreo desiguales (Gotelli y Colwell 2001, Magurran y Mc Gill 2011). Se recomienda revisar los métodos descritos en Moreno (2001) y Villarreal *et al.* (2006) para construir, analizar e interpretar las curvas de acumulación de especies.



Con los valores máximos calculados a partir de los estimadores de riqueza se debe determinar el porcentaje de representatividad del estudio (Soberón y Llorente 1993). Adicionalmente, se debe medir la diversidad alfa como la riqueza o número total de especies encontradas en cada uno de los grupos de fauna (aves, anfibios y edafofauna epigea), por estación de muestreo.

Para hacer comparaciones de diversidad entre estaciones, se puede calcular el número efectivo de especies (mencionado anteriormente), o número de especies equivalentes, el cual cuenta con la ventaja, frente a

otros índices, de que expresa la diversidad real de una comunidad y es comparable directamente entre comunidades (Jost 2006, Moreno 2011, Pereyra y Moreno 2013).

La variación en el número efectivo de especies está directamente relacionada con el cambio de la riqueza y abundancia relativa de las especies en cada sitio muestreado, en este caso, en cada estación. En tal caso, la variación clara y/o abrupta del índice puede mostrar un cambio entre franjas altitudinales, que junto con los valores de recambio de especies pueden evidenciar la transición entre los ecosistemas de alta montaña.



53.



51. *Stenorhynchos vaginatum*. Foto: Camilo Cadena.

52. *Grallaria quitensis*. Foto: Jean Parra y Albert Ospina.

53. *Pristimantis cf. simoterus*. Foto: Wolfgang Buitrago-González y Carlos Londoño Guarnizo.



54.

Para los registros de gremios tróficos para aves y edafofauna se pueden elaborar listas de proporciones de especies por gremio para cada una de las estaciones altitudinales. Adicionalmente, se puede emplear de forma equivalente el número efectivo de especies pero aplicado como número efectivo de gremios por estación (Moreno *et al.* 2011), calculando el Índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'_{gr}$ ) con la abundancia proporcional del gremio  $i$  en vez de la especie  $i$ , como se sugiere en el párrafo anterior, y calculando el nú-





mero efectivo de gremios como  $Hgr = \exp(H'gr)$ , para comparar los valores entre estaciones.

Por otra parte, se deben evaluar aspectos de la estructura de las comunidades de aves, anfibios y edaofauna epigea. También es necesario estimar el índice de abundancia relativa como la frecuencia de registros de cada especie en cada estación altitudinal. Los rangos de abundancia que se deben determinar (abundante, común, poco común, escasa), se obtienen según los criterios descritos en Villarreal *et al.* (2006), así:

- Abundante: especie registrada en todos los recorridos o puntos de observación o trampas, en número superior a dos individuos.
- Común: especie registrada en todos los recorridos o puntos de observación o trampas, en número igual o inferior a dos individuos.
- Poco común: especie no registrada en todos los recorridos o puntos de observación o trampas, en número igual o inferior a dos individuos.
- Rara: especie registrada en número igual o inferior a dos individuos en todo el estudio.

Para comparar la composición, abundancia y la uniformidad de especies entre estaciones, se pueden utilizar curvas representativas de diversidad-dominancia (May 1975, Feinsinger 2001, Gardner *et al.* 2007). Las estaciones se pueden comparar, entonces, mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1998, Magurran 2004) para identificar si la composición, abundancia y uniformidad de especies que muestran las gráficas presentan diferencias estadísticamente significativas entre las estaciones. Para estos cálculos se puede utilizar alguno de los programas de libre uso como PAST (Hammer *et al.* 2001) o R program versión 3.0.2 (Gentleman y Ihaka 1997).



54. *Pristimantis simoterus*. Foto: Wolfgang Buitrago-González y Carlos Londoño Guarnizo.

55. *Andigena hipoglauca*. Foto: Jean Parra y Albert Ospina.

56. Libelula, insecto carnívoro del orden Odonata. Foto: César Marín



55.



56.

### Recambio de especies (diversidad $\beta$ ) y patrones de distribución de la riqueza de especies de aves, anfibios y edafofauna epigea

La diversidad beta se calcula mediante la complementariedad de especies entre pares de estaciones altitudinales (Halffter y Moreno 2005). La complementariedad hace referencia al grado de disimilitud en la composición de especies entre pares de biotas (Colwell y Coddington 1994), y para calcularla se obtienen primero dos medidas:

1. La riqueza total combinada para los dos sitios:  $SAB = a+b-c$ , donde  $a$  es el número de especies del sitio A,  $b$  es el número de especies del sitio B, y  $c$  es el número de especies en común para los sitios A y B.
2. El número de especies únicas en cualquiera de los dos sitios:  $UAB = a+b-2c$ .

A partir de esos dos valores se calcula la complementariedad como  $CAB = UAB/SAB$ . La variación de los valores oscila entre 0 y 1; a medida que aumenta este valor también aumenta la diferencia entre pares de biotas. De igual forma, el porcentaje de complementariedad entre hábitats se debe calcular a partir del número de especies compartidas sobre el número total de especies entre estaciones por cien (Moreno 2001 y Magurran 2004).



**57.** *Pristimantis simoterus*. Foto: Wolfgang Buitrago-González y Carlos Londoño Guarnizo.

**58.** *Anisognathus lacrymosus*. Foto: Jean Parra y Albert Ospina.

**59.** Roseta como microhábitat de edafofauna. Parque Nacional Natural Chingaza. Foto: Luis Fernando López.

Para la identificación de la ZTBP se usan los datos obtenidos de los análisis anteriores y se comparan entre estaciones. Con este fin, se puede construir una matriz de presencia-ausencia o una matriz de abundancia. Para un conjunto de datos relativamente pequeño es mejor usar una medida de similitud que se base en presencia-ausencia, mientras que para el caso en el que haya suficientes datos, pueden usarse medidas basadas en abundancia. A partir de esta matriz, se realiza un análisis de agrupamiento, usando como medida de similitud el Índice de Jaccard (si se tienen datos de presencia-ausencia) o Bray Curtis (si se tienen datos de abundancia). Para edafofauna se sugiere utilizar el Índice de Morisita-Horn. Sin embargo, es pertinente observar la correlación cofenética de cualquier índice de similitud empleado y que esta sea aceptable ( $>0,8$ ). Para estos cálculos se puede utilizar alguno de los programas de libre uso como PAST (Hammer *et al.* 2001) o R program versión 3.2.0 (Gentleman y Ihaka 1997).

**57.**



Con la aplicación de estas metodologías se espera tener información acerca de los cambios estructurales, de composición y de diversidad en las comunidades analizadas en el gradiente altitudinal, de manera que puedan evidenciar la localización de la ZTBP a lo largo de diferentes transectos en un complejo de páramos determinado. Esta información, al analizarla en conjunto con los resultados de los modelamientos detallados en el capítulo siguiente, permite soportar con mayor certeza decisiones sobre la extensión y variabilidad de la transición bosque-páramo.





58.



59.

# BIBLIOGRAFÍA

Amat, G. 1991. Artrópoda del Parque Nacional Natural Chingaza. Universidad Javeriana Cuadernos Divulgativos 14: 1-12.

Amat, G. y O. Vargas. 1991. Caracterización de microhábitats de la artrópoda en páramos del Parque Nacional Natural Chingaza, Cundinamarca, Colombia. *Caldasia* 16(79): 539-550.

Arzac, A., E. Chacón-Moreno, L.D. Llambí y R. Dulhoste. 2011. Distribución de formas de vida de plantas en el límite superior del ecotono bosque-páramo en los Andes Tropicales. *Ecotrópicos* 24(1): 26-46.

Bibby, C., J. Martin y S. Marsden. 1998. Expedition field techniques Bird Surveys. Expedition Advisory Centre. Cambridge, pp. 70-71.

Brewster, J.P. y T.R. Simons. 2009. Testing the importance of auditory detections in avian point counts. *Journal of Field Ornithology* 80(2)

Caro, A. (Compiladora). 2010. Memorias talleres de definición de criterios para la delimitación de los diferentes tipos de páramos del país y de lineamientos para su conservación. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial - Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. 78 p.

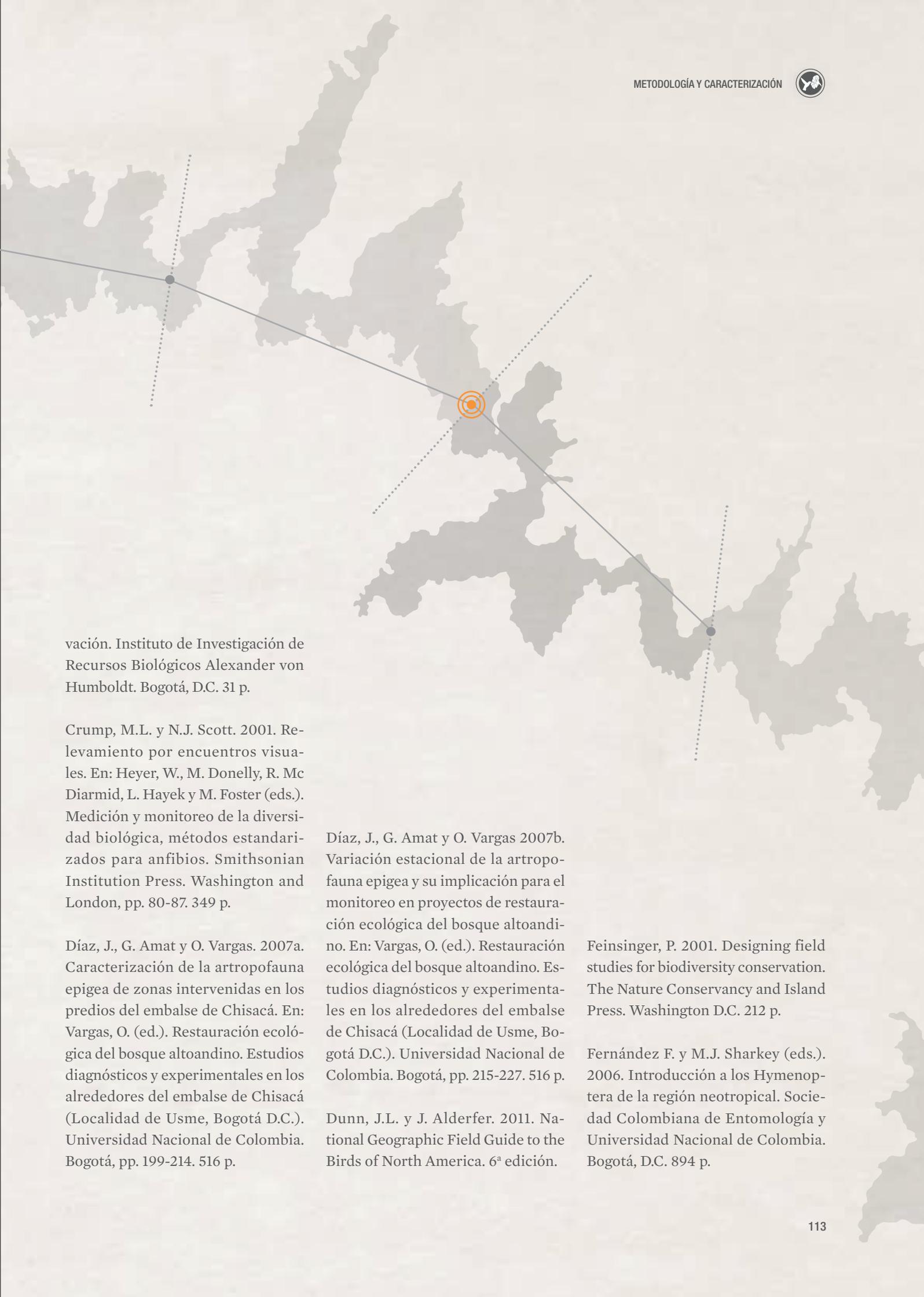
Carrero, D.A., L.R. Sánchez-Montañón y D.E. Tobar. 2013. Diversidad y distribución de mariposas diurnas en un gradiente altitudinal en la región nororiental andina de Colombia. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat.* 17(1): 168-188.

CI - Conservación Internacional (ed.). 2007. Reserva forestal protectora bosque oriental Bogotá. Conservación Internacional-CAR, Convenio # 00529 de 28 de diciembre de 2007. 133 p.

Colwell, R.K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. User's guide and application. Version 7.5. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs. Disponible en: <http://purl.oclc.org/estimates>

Colwell, R.K. y J.A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society, serie B*, 345: 101-118.

Cortés-Gómez, A.M. y J.N. Urbina-Cardona. 2013. Protocolo de medición de rasgos funcionales en anfibios en ecosistemas altoandinos. Línea Funcionamiento Ecosistémico. Laboratorio de Genética de la Conser-



vacación. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. 31 p.

Crump, M.L. y N.J. Scott. 2001. Relevamiento por encuentros visuales. En: Heyer, W., M. Donnelly, R. McDiarmid, L. Hayek y M. Foster (eds.). *Medición y monitoreo de la diversidad biológica, métodos estandarizados para anfibios*. Smithsonian Institution Press. Washington and London, pp. 80-87. 349 p.

Díaz, J., G. Amat y O. Vargas. 2007a. Caracterización de la artropofauna epigea de zonas intervenidas en los predios del embalse de Chisacá. En: Vargas, O. (ed.). *Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá D.C.)*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, pp. 199-214. 516 p.

Díaz, J., G. Amat y O. Vargas 2007b. Variación estacional de la artropofauna epigea y su implicación para el monitoreo en proyectos de restauración ecológica del bosque altoandino. En: Vargas, O. (ed.). *Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá D.C.)*. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, pp. 215-227. 516 p.

Dunn, J.L. y J. Alderfer. 2011. *National Geographic Field Guide to the Birds of North America*. 6ª edición.

Feinsinger, P. 2001. *Designing field studies for biodiversity conservation*. The Nature Conservancy and Island Press. Washington D.C. 212 p.

Fernández F. y M.J. Sharkey (eds.). 2006. *Introducción a los Hymenoptera de la región neotropical*. Sociedad Colombiana de Entomología y Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C. 894 p.

Gallina, S. y C. López. (eds.). 2011. Manual de técnicas para el estudio de fauna. Instituto de Ecología A.C. – INECOL. Universidad Autónoma de Querétaro. México. 390 p.

Gardner, T.A., M.A. Ribeiro-Junior, J. Barlow, T.C.S. Ávila-Pires, M.S. Hoogmoed y C.A. Peres. 2007. The value of primary, secondary, and plantation forests for a Neotropical herpetofauna. *Conservation Biology* 21(3): 775-787.

Gentleman, R. y R. Ihaka. 1997. The R foundation for statistical computing, version 2.6.1 (2007-11-26) ISBN 3-900051-07-0. The Statistics Department of the University of Auckland.

Gorny, M. y L. Grüm (eds.). 1993. *Methods in Soil Zoology*. Elsevier - Polish Scientific Publishers PWN Ltd. Poland. 459 p.

Gotelli, N.J. y R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.

Hair, J. 1987. Medida de la diversidad ecológica. En: Rodríguez, T.R. (ed.). *Manual de Técnicas de Gestión de Vida Silvestre*. W.W.F., pp. 283-289.

Halfpeter, G. y C.E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades Alfa, Beta y Gamma. En: Halfpeter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Meliá (eds.). *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Volumen 4. Monografías tercer milenio. Zaragoza. 242 p.

Hammer, O., D.T.A. Harper y P.D. Ryan. 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4(1): 1-9.

Heip, C.H.R., P.M.J. Herman y K. Soetaert. 1998. Indices of diversity and evenness. *Oceanis* 24(4): 61-87.

Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.

Hill, D., M. Fasham, G. Tucker, M. Shewry y P. Shaw. 2005. *Handbook of Biodiversity Methods. Survey, Evaluation and Monitoring*. Cambridge University Press. The Edinburgh Building. Cambridge, UK. 589 p.

Hilty, S.L. y W.L. Brown. 1986. *A Guide to the Birds of Colombia*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 836 p.

Holtmeier, F.K. y G. Broll. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography* 14: 395-410.

IDEAM. 2010. *Estudio Nacional del Agua*. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Bogotá, D.C.

Jaeger, R.G. 2001. Muestreo por transectos. En: Heyer, W., M. Donnelly, R. McDiarmid, L. Hayek y M. Foster (eds.). *Medición y monitoreo de la diversidad biológica, métodos estandarizados para anfibios*. Smithsonian Institution Press. Washington and London, pp. 98-102. 349 p.

Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113(2): 363-375.

León, O. 2003. *Distribución espacial y caracterización de comunidades vegetales de páramo en un gradiente altitudinal con vegetación natural y en proceso de paramización (Reserva Forestal del Municipio de Cogua, Cundinamarca)*. Tesis de pregrado en Ecología, departamento de Ecología. Pontificia Universidad Javeriana. Bogotá, D.C. Colombia.

Llambí, L.D., L. Ramírez y T. Schwarzkopf. 2013. 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., J. Sevink, L.D. Llambí, B.L.D. De Bièvre y J. Posner (eds.). *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*. CONDESAN. Quito, pp. 53-78.



- López, J.P., A.M. Cortés-Gómez y F.G. Stiles. *En prensa*. Protocolo de medición de rasgos funcionales en aves (protocolo general). Línea Funcionamiento Ecosistémico. Laboratorio de Genética de la Conservación. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. 25 p.
- Lovich, R.E., W.K. Hayes, H. Mushinsky y G.H. Rodda. 2012. Transect surveys, including line distance. En: McDiarmid, R.W., M.S. Forster, C. Guyer, J.W. Gibbons y N. Chernoff (eds.). *Reptile Biodiversity, Standard Methods for Inventory and Monitoring*. University of California Press. Berkeley-Los Angeles-London, pp. 227-234. 412 p.
- Lynch, J.D. y A. Suárez-Mayorga. 2002. Análisis biogeográfico de los anfibios paramunos. *Caldasia* 24(2) 2002: 471-480.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing. 257 p.
- Magurran, A.E. y B.J. Mc Gill. 2011. *Biological Biodiversity: Frontiers in Measurement and Assessment*. Oxford University Press. 368 p.
- Marín, C. 2013. Propuesta metodológica para caracterizar las coberturas vegetales en los páramos de Santurbán y Rabanal. Proyecto Páramos y Sistemas de Vida. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Documento interno.
- Martínez, C. 2005. Introducción a los Carabidae, Coleoptera, de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. 546 p.
- May, R.M. 1975. Patterns of Species Abundance and Diversity. En: Cody, M.L. y (eds.). *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press. Harvard, Massachusetts, pp. 81-120.
- Mc Diarmid, R.W. 2001. Preparación de anfibios como especímenes científicos. En: Heyer, W., M. Donnelly, R. Mc Diarmid, L. Hayek y M. Foster (eds.). *Medición y monitoreo de la diversidad biológica, métodos estandarizados para anfibios*. Smithsonian Institution Press. Washington and London, pp. 279-287. 349 p.
- Medina-Rangel, G.F. 2011. Diversidad alfa y beta de la comunidad de reptiles en el complejo cenagoso de Zapatosa, Colombia. *Revista de Biología Tropical* 59(2): 935-968.
- Morales-Castaño, I. y G.D. Amat-García. 2012. Diversidad de la artrópoda terrestre del páramo la Parada del Viento, Cordillera Oriental, Cundinamarca – Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)* 51: 211-216.
- Moreno, C.E. 2001. Manual para medir la biodiversidad. Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Sociedad entomológica Aragonesa. Zaragoza. España.
- Moreno, C.E., F. Barragán, E. Pineda y N.P. Pavón. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Rev. Méx. Biodiversidad* 82(4): 1249-1261.
- Moret, P. 2005. Los coleópteros Carabidae del páramo en los Andes del Ecuador. *Sistemática, ecología y biogeografía*. Museo de Zoología Pontificia Universidad Católica del Ecuador. Monografía 2. Quito. 307 p.
- Mueses-Cisneros, J.J. y M.H. Yáñez-Muñoz. 2009. Anfibios. En: Vriesendorp, C., W.S. Alverson, A. del Campo, D.F. Stotz, D.K. Morkovits, S. Fuentes, B. Coronel y E.P. Anderson (eds.). *Ecuador: Cabeceras Cofanes-Chingual. Rapid Biological and Social Inventories Report 21*. The Field Museum. Chicago.

- Navarrete-Heredia, J.L., A.F. Newton, M.K. Thayer, J.S. Ashe y D.S. Chandler. 2002. Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México. Claves, datos biológicos y distribución para las subfamilias y géneros, con una lista de las especies descritas y bibliografía. Universidad de Guadalajara. México. 401 p.
- New, T.R. 1998. Invertebrate Surveys for Conservation. Oxford University Press. New York and Tokio.
- Pereyra, L.C. y C.E. Moreno. 2013. Divide y vencerás: revisión de métodos para la partición de la diversidad regional de especies en sus componentes alfa y beta. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 86: 231-239.
- Prieto, A., J.O. Rangel, A. Rudas y P. Palacios. 1995. Aspectos estructurales y tipos de vegetación de la isla Mocagua, río Amazonas. *Caldasia* 17 (82-85): 463-480.
- Ralph, C.J., G.R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D.F. De Sante y B. Milá. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-159. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture. Albany, CA. 46 p.
- Ramírez, L., L.D. Llambí, T. Schwarzkopf, L.E. Gámez y N.J. Márquez. 2009. Vegetation structure along the forest-páramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: Implications for understanding treeline dynamics. *Ecotrópicos* 22(2): 83-98.
- Rangel-Ch., J.O. 2000. Amenazas sobre la flora, la vegetación y los ecosistemas de Colombia. *Pérez-Arbelaezia* 5(11): 20-29.
- Rangel-Ch., J.O. y A. Velázquez. 1997. Métodos de estudio de la vegetación. En: Rangel-Ch., J.O., P. Lowy-C, M. Aguilar-P. (eds.). *Diversidad Biótica II. Tipos de vegetación en Colombia*. Universidad Nacional de Colombia-Instituto de Ciencias Naturales, Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM)-Ministerio del Medio Ambiente, Comité de Investigaciones y Desarrollo Científico-CINDEC.U.N, Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá, D.C., pp. 59-87. 436 p.
- Rangel-Ch., J.O, P.D. Lowy-C. y M. Aguilar-P. 1997. Distribución de los tipos de vegetación en las regiones naturales de Colombia. En: Rangel-Ch., J.O, P.D. Lowy-C y M. Aguilar-P. (eds). *Colombia Diversidad Biótica II, Tipos de vegetación en Colombia*. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente, pp. 383-402.
- Redford, K.H. 1997. A Floresta Vazia. En: Valladares-Padua, C., R.E. Bodmer y L. Cullen Jr. (eds.). *Manejo e Conservação de Vida Silvestre no Brasil*. Sociedade Civil Mamirauá. Belen, PA, pp. 1-22.
- Remsen Jr., J.V., J. I. Areta, C.D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J.F. Pacheco, J. Pérez-Emán, M.B. Robbins, F.G. Stiles, D.F. Stotz, y K.J. Zimmer. 2015. A classification of the bird species of South America. *American Ornithologists' Union*.
- Restall, R., C. Rodner y M. Lentino. 1997. *Birds of Northern South America: An Identification Guide, Volume 1: Species Accounts*. Yale University Press. 656 p.
- Rueda-Almonacid, J.V., J.D. Lynch y A. Amézquita (eds.). 2004. *Libro rojo de anfibios de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia*. Conservación Internacional Colombia, Instituto de Ciencias Naturales – Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente. Bogotá. Colombia. 384 p.



- Ruiz-Pérez, M., C.A. García-Fernández y J. Sayer. 2007. Los servicios ambientales de los bosques. *Ecosistemas* 3: 1-10.
- Salinas, K.A. y D.A. Vermilla. 2010. Patrones de diversidad de anuros en el ecosistema páramo del Parque Nacional Podocarpus. Tesis de grado Ingeniero en Manejo y Conservación del Medio Ambiente. Universidad Nacional de Loja. Ecuador. 99 p.
- Sarmiento, C., C. Cadena, M. Sarmiento y J. Zapata. 2013. Aportes a la conservación estratégica de los páramos en Colombia: actualización de la cartografía de los complejos de páramos a escala 1:100.000. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. Colombia. 87 p.
- Simmons, J. E. 1987. Herpetological collection and collection management. *Society for Study of Amphibians and Reptiles*. Herpetological Circular 16.
- Soberón, J.M. y J. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- Southwood, T.R.E. 1978. *Ecological Methods with particular reference to the study of insect populations*. 2ª ed. Chapman and Hall. London. 391 p.
- Stiles, F.G. y L. Rosselli. 1998. Inventario de las aves de un bosque altoandino: comparación de dos métodos. *Caldasia* 20: 29-43.
- Sturm, H. y J.O. Rangel-Ch. 1985. *Ecología de los páramos andinos: una visión preliminar integrada*. Biblioteca J.J.Triana 9. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá. 292 p.
- Valencia-Aguilar, A., A.M. Cortés-Gómez y C.A. Ruiz-Agudelo. 2010. Reflexiones sobre el capital natural de Colombia 2: servicios ecosistémicos brindados por los anfibios y reptiles del Neotrópico: una visión general. *Conservación Internacional Colombia*. Bogotá. Colombia. 26 p.
- Vargas, O. y P. Pedraza. 2004. *El Parque Nacional Natural Chingaza*. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias.
- Villarreal, H., M. Álvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina y A.M. Umaña. 2006. *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 2ª edición. Bogotá. Colombia. 236 p.
- Yáñez, P. 1998. Caracterización florística en un sector de cambio páramo - selva nublada en el Parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 42(1) 1998: 51-62.
- Zar, J.H. 1998. *Biostatistical analysis*. 4ª edición. Prentice Hall. New Jersey. 929 p.

# ANEXOS

## ANEXO 2.1. FORMATO TOMA DE DATOS VEGETACIÓN

#Transecto: \_\_\_\_\_ #Estación: \_\_\_\_\_ Lat.N.(WGS84): \_\_\_\_\_ Long.W: \_\_\_\_\_ Fecha: \_\_\_\_\_  
 Altitud (m s.n.m.): \_\_\_\_\_ Responsables: (Nombres) \_\_\_\_\_  
 Ubicación: departamento, municipio, vereda y/o corregimiento, localidad, sitio y descripción

Número de parcela	Número de subparcela	Número de individuo	Familia	Especie	Altura total	Altura a la primera ramificación (m)	Diámetro de tallo (cm)

## ANEXO 2.2. FORMATO TOMA DE DATOS HÁBITAT EDAFOFAUNA EPIGEA

Fecha: \_\_\_\_\_  
 Lugar (departamento, municipio, vereda y/o corregimiento, localidad): \_\_\_\_\_  
 Estación (Número de estación, coordenadas y altitud): \_\_\_\_\_

Número de la trampa <i>pitfall</i> o toma de muestra de hojarasca	Coordenadas del punto de conteo o red	Hábitat o tipo de vegetación general	Número de estratos	Altura promedio del dosel	Altura promedio del sotobosque



Posición en X (m)	Posición en Y (m)	% Cobertura	Observaciones (colores, olores, látex, etc.)

% cobertura dosel	% cobertura sotobosque	% cobertura estrato rasante	Grado de inclinación	Profundidad hojarasca (cm)

**ANEXO 2.3. FORMATO TOMA DE DATOS ANFIBIOS**

Fecha: \_\_\_\_\_

Lugar (departamento, municipio, vereda y/o corregimiento, localidad):

Estación (número de estación, coordenadas y altitud):

Número de transecto	Coordenadas del transecto	Hábitat o tipo de vegetación	Código de captura y/o # bolsa	Especie o morfoespecie	Hora de captura	Grado de inclinación	Microhábitat

**ANEXO 2.4. FORMATO TOMA DE DATOS HÁBITAT ANFIBIOS**

Fecha: \_\_\_\_\_

Lugar (departamento, municipio, vereda y/o corregimiento, localidad):

Estación (número de estación, coordenadas y altitud):

Número de transecto	Coordenadas del transecto	Hábitat o tipo de vegetación general	Número de estratos	Altura promedio del dosel

**ANEXO 2.5. FORMATO TOMA DE DATOS AVES Y HÁBITAT**

Fecha: \_\_\_\_\_

Lugar (departamento, municipio, vereda y/o corregimiento, localidad):

Estación (número de estación, coordenadas y altitud):

Número del punto de conteo o red	Coordenadas del punto de conteo o red	Hábitat o tipo de vegetación general	Especie o morfoespecie	Hora de avistamiento	Número de estratos	Altura promedio del dosel



Posición vertical (cm)	Temperatura sustrato (°C)	Temperatura aire (°C) 30 cm sobre el suelo	% HR	Profundidad hojarasca (cm)	Distancia a cuerpos de agua (m/km)	Tipo de cuerpo de agua/ Ancho del cuerpo de agua (m)	Estado del clima (nublado, lluvia, soleado)
------------------------	---------------------------	--	------	----------------------------	------------------------------------	--	---


Altura promedio del sotobosque	% cobertura dosel	% cobertura sotobosque	% cobertura estrato rasante	° Inclinación
--------------------------------	-------------------	------------------------	-----------------------------	---------------


Altura promedio del sotobosque	% cobertura dosel	% cobertura sotobosque	% cobertura estrato rasante	° Inclinación	Número de ramas x m <sup>2</sup>
--------------------------------	-------------------	------------------------	-----------------------------	---------------	----------------------------------


**INTRODUCCIÓN**

**MODELOS DE DISTRIBUCIÓN  
POTENCIAL DE LA VEGETACIÓN DE  
ALTA MONTAÑA**

P.122

P.130

# 03

## IDENTIFICACIÓN DE LA TRANSICIÓN BOSQUE-PÁRAMO

Mediante modelos de distribución  
potencial de la vegetación

Carlos Enrique Sarmiento Pinzón, Catherine Agudelo, Heidi  
Pérez-Moreno y Camilo Esteban Cadena-Vargas

---



ESTIMACIÓN DE LA ZONA DE  
TRANSICIÓN BOSQUE-PÁRAMO

BIBLIOGRAFÍA

P.146

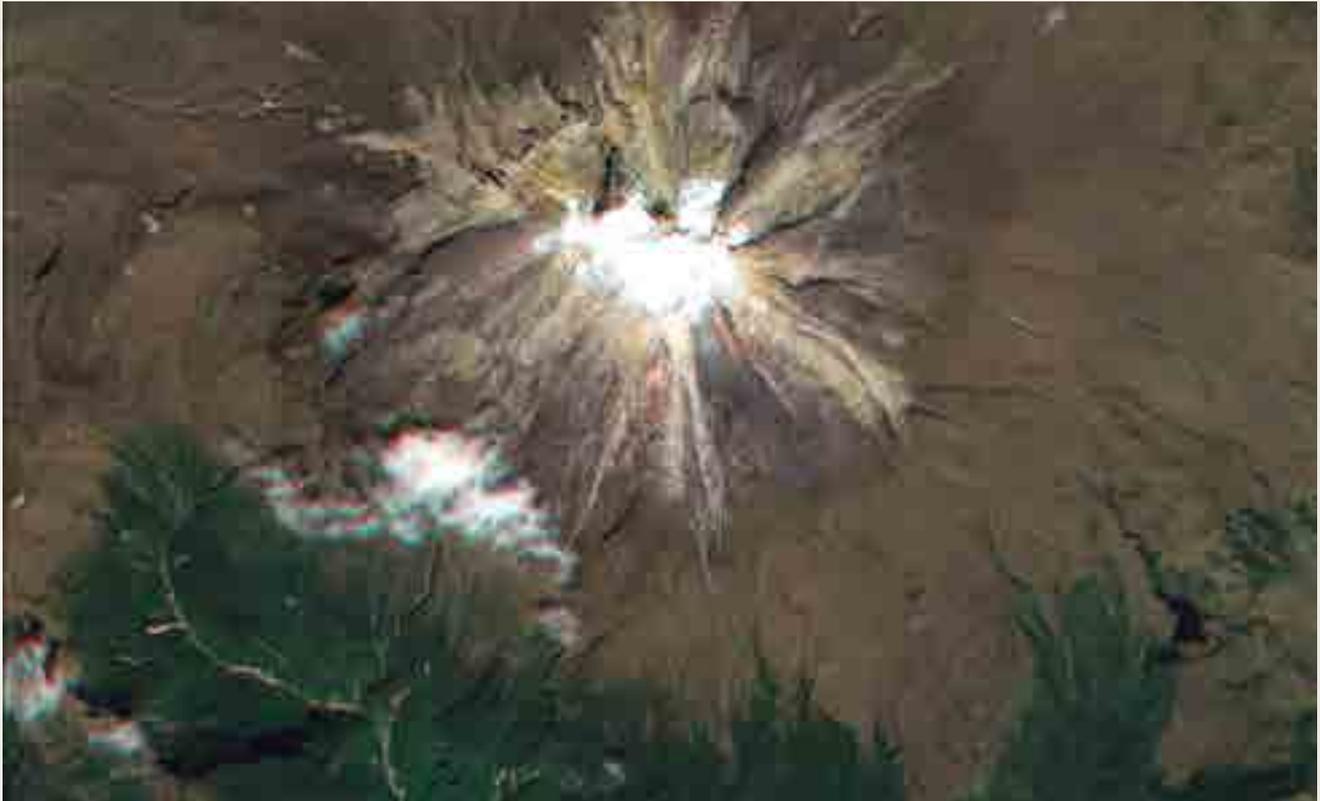
P.152

# INTRODUCCIÓN

Entender la compleja interacción de los factores físicos y antrópicos que rigen la distribución espacial de los ecosistemas paramunos es fundamental para identificar su límite inferior

**E**l límite inferior del páramo se presenta en una zona transicional de amplitud variable, con una alta diversidad biológica y fisonómica, donde predominan las formas de crecimiento arbóreo y arbustivo (ver capítulo 1). En escalas locales la identificación de la zona de transición del bosque hacia la región paramuna puede realizarse mediante la caracterización y evaluación de diferentes grupos biológicos (ver capítulo 2). Por su

naturaleza, los métodos de campo allí propuestos tienen varios requerimientos, entre ellos el acceso a localidades con vegetación continua a lo largo del gradiente altitudinal, un buen estado de conservación o con poca alteración, y representativas de la diversidad de condiciones ambientales del complejo paramuno objeto de estudio.



60.

Considerando que la extensión de los complejos paramunos en Colombia abarcan cientos de miles de hectáreas (Morales *et al.* 2007, Sarmiento *et al.* 2013) y que el grado de alteración del ecosistema no constituye un argumento para la exclusión de los efectos legales previstos actualmente en el proceso de su delimitación (Consejo de Estado 2014, Rivera y Rodríguez 2011, Sarmiento y Cortés 2013), es necesario desarrollar una aproximación

alternativa a la pregunta sobre la ubicación de la Zona de Transición Bosque-Páramo (ZTBP) y de su límite inferior, teniendo en cuenta: 1) la posibilidad de su aplicación en un ámbito regional, que presenta frecuentemente limitaciones de orden logístico para su estudio en profundidad; 2) que sea susceptible de ser mapeada en la resolución espacial apropiada para la toma de decisiones (de acuerdo con la legislación vigente —Ley 1450 de 2011 y Ley 1753 de 2015— corresponde a la escala 1:25.000); 3) que sea indepen-



60. Límite superior del bosque altoandino en el edificio volcánico del nevado del Tolima. Imagen: Rapideye. 2010.

diente de las condiciones de alteración de la vegetación original, y 4) que permita hacer una reconstrucción o simulación de la extensión de los ecosistemas bajo las condiciones climáticas y topográficas actuales.

De acuerdo con lo anterior, se propone un método de identificación de la ZTBP basado en el uso de modelos de distribución geográfica de los tipos de vegetación dominantes en la Alta Montaña, que permita la reconstrucción de la extensión potencial-actual del ecosistema a un nivel de resolución espacial compatible con el diseño de políticas de ordenamiento del territorio.





61.



- 61. Escarpe por levantamiento y modelado glaciar. Páramo de Siecha. Parque Nacional Natural Chingaza. Foto: Carlos Sarmiento.
- 62. Límite superior del bosque altoandino y transición al páramo. Sierra Nevada de Santa Marta. Imagen: CNES – Astrium. Google Earth, 2015.
- 63. Pantano de Andabobos, Parque Nacional Natural Sumapaz. Foto: Carlos Sarmiento.

### FACTORES AMBIENTALES QUE INFLUENCIAN EL LÍMITE SUPERIOR DEL BOSQUE Y SU MODELACIÓN

Con las consideraciones mencionadas, en especial la necesidad de reconstruir la estructura de los ecosistemas bajo las condiciones climáticas actuales, es

fundamental comprender los factores que determinan la distribución de las especies y sus formas de crecimiento, así como los patrones espaciales de su ocurrencia en el paisaje.

Los factores bióticos y abióticos, las interacciones biológicas y la historia biogeográfica, entre otros factores, rigen la distribución geográfica de las especies (Sexton *et al.* 2009), las cuales, dependiendo de su plasticidad fenotípica, se pueden encontrar en amplios rangos ambientales (Leibold 1995). En el caso de las plantas, las diferentes formas de crecimiento exhibidas a lo largo de un gradiente ambiental son consecuencia de su adaptación a condiciones ecológicas

específicas (Lande 1982, Galán de Mera *et al.* 1999). De hecho, los rasgos morfológicos y fisiológicos muestran tendencias repetibles con las condiciones medioambientales tanto a escalas globales (Wright *et al.* 2004) como de paisaje (Cavender-Bares *et al.* 2004). Estas variaciones morfológicas y fisiológicas de las plantas se pueden observar con facilidad especialmente en gradientes ambientales-altitudinales como los que se dan en ecosistemas de alta montaña.

En concordancia con lo anterior, se ha estudiado la transición ecológica entre los ambientes boscosos y otros ecosistemas con dominancia de vegetación abierta y/o de



62.

menor porte. El concepto de Límite Superior del Bosque (LSB) es un ejemplo de dicha transición, la cual se encuentra ampliamente documentada tanto en ambientes alpinos (Zimmerman y Kienast 1999, Horsch 2003, entre otros) como en los Andes tropicales (Bader *et al.*, 2007, Bader y Ruijten 2008, Suárez del Moral y Chacón-Moreno 2011, entre otros).

Este límite es explicado frecuentemente a partir de las restricciones climáticas (Körner y Paulsen 2004, Paulsen y Körner 2014) y topográficas propias de las altas montañas (Zimmerman y Kienast 1999, Horsch 2003, Bader y Ruijten 2008, Suárez del Moral y Chacón-Moreno 2011). Por ello, es frecuente que los modelos construidos, con el fin de explicar o predecir la posición altitudinal del LSB, introduzcan dichos factores como variables independientes. Diversos autores emplean variables topográficas como predictores de la distribución geográfica del límite y concluyen que el patrón espacial de los diferentes tipos de vegetación, propios de la alta montaña, pueden ser explicados y simulados mediante el uso de los parámetros de la forma de relieve y la elevación (Horsch

2003, Bader y Ruijten 2008, Díaz-Varela *et al.* 2010).

Por su parte, Díaz Varela *et al.* (2010) observaron cambios en la posición altitudinal del LSB en diferentes localidades en un período de varias décadas. Ellos compararon dichos cambios con el ascenso de las isothermas en la región de estudio, lo



63.

cual llama la atención sobre considerar los factores climáticos junto a los topográficos en la modelación. Sin embargo, es necesario tener en cuenta la incertidumbre de las variables climáticas y su resolución espacial para analizar los requerimientos fisiológicos de las plantas en el LSB (Kollas *et al.* 2014).

## LOS MODELOS DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL Y SUS APLICACIONES EN DIFERENTES NIVELES DE ORGANIZACIÓN BIOLÓGICA

Los modelos de distribución geográfica potencial de especies (*Species Distribution Models, SDM*) operan bajo el supuesto de que su rango geográfico es impulsado por los patrones climáticos a gran escala (Rangel y Loyola 2012). Por ello, los SDM buscan establecer una relación estadísticamente significativa (modelo estadístico) entre la ubicación geográfica precisa de individuos de una determinada especie y el conjunto de condiciones ambientales identificadas en variables continuas o discretas (capas de información).

Dependiendo del algoritmo o conjunto de ellos, dichos modelos expresan el resultado en términos de “probabilidad de presencia” o bien de idoneidad del hábitat.

Las herramientas y algoritmos frecuentemente empleados en la modelación de especies se han implementado también en otros niveles de organización biológica (Lavandeira *et al.* 2002, Koh *et al.* 2004, Travis *et al.* 2005, Araújo y Luoto 2007, Heikkinen *et al.* 2007, Hsu *et al.* 2012), ya que la

distribución de hábitats particulares puede ser reconstruida a escalas geográficas amplias, basándose en el supuesto de que las poblaciones de especies que comparten los mismos requerimientos ecológicos se distribuyen en condiciones ambientales similares (Araújo y Luoto 2007, Gilman *et al.* 2010, Golicher *et al.* 2012). Austin y Smith (1989) afirmaron que



64. Las características morfológicas y la exposición del terreno inciden en la distribución de la vegetación a microescala. Páramo de Chingaza. Foto: Luis Fernando López.

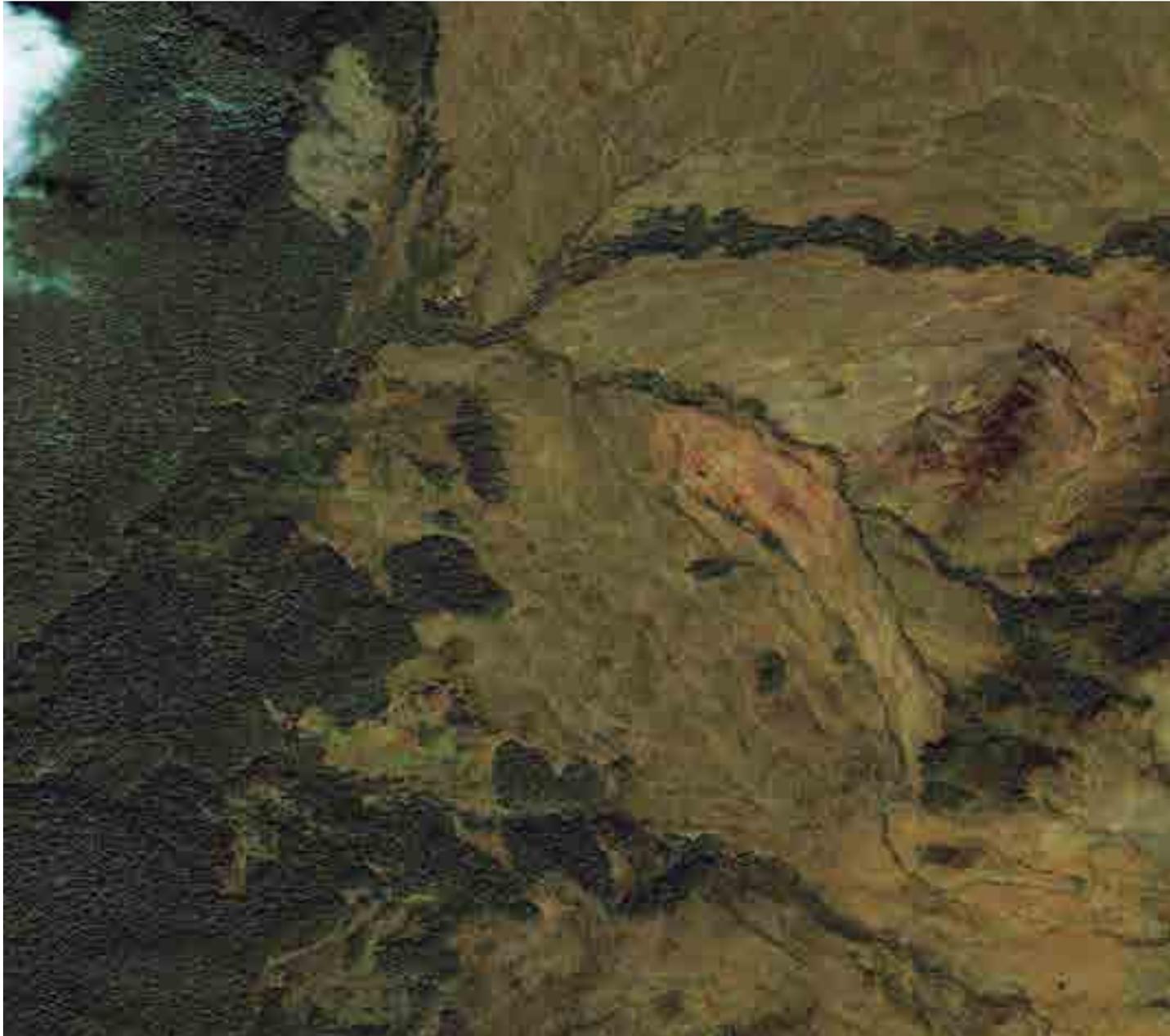
al modelar la distribución geográfica de las comunidades se está haciendo énfasis en los patrones del paisaje, mientras que los modelos de distribución de las especies están más relacionados con la exploración de su nicho *fundamental y/o realizado*, y por tanto se relaciona con gradientes ambientales abstractos. Ferrier y Guisan (2006) compararon modelos de especies y comunidades y argumentaron que en el segundo caso se evidencia

una mayor capacidad para sintetizar datos complejos en una forma interpretable por los científicos y los tomadores de decisiones.

Los modelos de distribución geográfica potencial construidos en diferentes niveles de organización biológica se han empleado para identificar zonas de transición ecológica como por ejemplo el límite superior del bosque. Así, Zimmerman y Kienast (1999) compararon la respuesta de modelos predictivos individuales de diferentes especies, o bien diferentes comunidades florísticas

propias de estos ecosistemas, y encontraron que esta última estrategia refleja mejor las variaciones topográficas locales y muestra una mejor respuesta en escalas espaciales más amplias y de menor resolución. Otras aproximaciones construyen modelos de categorías aún más generales tales como “Bosque” (Bader y Ruijten 2008, Körner y Paulsen 2004), “Bosques preparameros” y “Parameros” (Santaella, 2013) o “Bosques subalpinos” (Horsch 2003); por su parte, Suárez del Moral y Chacón-Moreno





(2011) usaron ENFA (*Ecological Niche Factor Analysis*) para estimar la distribución potencial del LSB en los Andes venezolanos.

Los métodos estadísticos de regresión logística son los más empleados en el desarrollo de los modelos de distribución a otros niveles de organización biológica. Ellos permiten obtener una distribución de las probabilidades de presencia de la entidad objeto de

modelación y establecer el peso de los factores que inciden en dicho comportamiento (McCullagh y Nelder 1989, Bader y Ruijten 2008). Los registros de presencia empleados para dichos modelos pueden provenir de datos de campo, registros de colecciones biológicas o bien de datos obtenidos por clasificación de imágenes satelitales. No obstante, Zimmerman y Kienast (1999) consideraron que el uso de datos de campo para elaborar

modelos que pretenden reconstruir el ecosistema en escalas geográficas amplias presenta fuertes limitaciones tales como la falta de cubrimiento homogéneo, autocorrelación espacial, asimetría en el cubrimiento taxonómico, entre otras.

Por su parte, al incluir tipos de vegetación o de cobertura de la tierra, se facilita la adquisición de registros de presencia necesarios para construir los modelos, vía imágenes satelitales



66.



**65.** Límite superior del bosque altoandino. Páramo de Las Oseras, municipio de Colombia, Huila. Imagen: Digital Globe, Google Earth, 2015.

**66.** Enclaves de vegetación paramuna en medio de áreas intervenidas. Vía Pantano de Martos Cundinamarca. Foto: Elizabeth Jimenez.

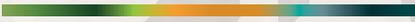
65.

y fotografías aéreas (Zimmerman y Kienast 1999, Ferrier y Guisan 2006 Cord *et al.* 2009). Esto se logra porque algunos atributos funcionales y estructurales de las plantas como el área foliar, el contenido de clorofila y su arquitectura interactúan con la luz visible e infrarroja proveniente de la luz solar y por tanto pueden ser captadas por sensores remotos de tipo óptico que cubren dichas regiones del espectro electromagnético en

diferentes niveles de resolución espacial y radiométrica (Lillesand *et al.* 2003). Individuos de una o varias especies que comparten dichos atributos muestran patrones de agregación espacial en función de las características abióticas dominantes en una localidad o región, conformando conjuntos extensos y contiguos de diferentes tipos de cobertura (escala relativa al tamaño de píxel de la imagen satelital), las cuales registran res-

puestas en color y textura que pueden ser reconocidas en una imagen óptica. Así, por ejemplo, los bosques definidos como conjuntos de individuos con una forma de crecimiento predominantemente arbórea pueden ser diferenciables de los arbustales, en los cuales domina la forma de arbusto (individuos leñosos con altura entre 3 y 5 m), y que también se diferencian de los bosques por atributos como el área foliar y las formas de las hojas, así como por el contenido de clorofila en su estructura foliar.

# MODELOS DE DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DE LA VEGETACIÓN DE ALTA MONTAÑA



Los modelos de distribución potencial buscan identificar el espacio que podría ser ocupado por una entidad biológica de acuerdo con las características conocidas de su medio físico

De acuerdo con los argumentos expuestos, especialmente el de la necesidad de aplicar estas técnicas en escalas espaciales amplias y el de la reconstrucción de aquellas zonas que hoy presentan alteraciones de sus condiciones naturales, y recogiendo la aproximación estructural de la vegetación propuesta en el capítulo 1, se ha planteado una estrategia que busca identificar la zona de transición bosque-páramo desarrollando Modelos de Distribución Geográfica Potencial (MDP) de acuerdo con las formas predominantes de creci-

miento de plantas (y genéricamente a nivel de tipos de coberturas, como: bosques, arbustales y herbazal-frailejónal). Con el análisis e integración de dichos modelos se busca reconocer el espacio donde dichos tipos de vegetación presentan las condiciones que definen la ZTBP.

Para esto se ha considerado que múltiples investigaciones sobre los rangos de distribución asumen la hipótesis de la existencia de una mayor



idoneidad del hábitat hacia el centro geográfico de la distribución (Gaston 2003, Reed 2004), entendiendo que, en general, las condiciones ambientales presentes en la periferia son menos favorables (Sexton *et al.* 2009) y reducen la capacidad de adaptación (Kirkpatrick y Barton 1997, Eckert *et al.* 2008). En consecuencia, las poblaciones ubicadas en la periferia de la distribución tienden a ser más pequeñas, menos densas y con menor diversidad genética que las poblaciones centrales (Gaston 2003, Reed 2004).

En este sentido, los modelos de distribución pueden aportar valiosa información que describe el grado de idoneidad del ambiente físico para el desarrollo de un tipo de vegetación determinado y que pueden estar relacionados, entre otros, con el número de individuos (Nabout *et al.* 2011, Torres *et al.* 2012 y Martínez-Meyer *et al.* 2013). De hecho, recientes estudios que han utilizado datos poblacionales, demográficos y genéticos han probado que las áreas de distribución con mayores probabilidades corresponden con los sitios de mayor abundancia, mayor diversidad genética y en general mayor idoneidad, en comparación con los sitios con bajas probabilidades (Martínez-Meyer *et al.* 2013, Nagaraju *et al.* 2013, Yañez-Arenas *et al.* 2014, Lira-Noriega y Manthey 2014). Por su parte,

Zimmerman y Kienast (1999), en su estudio sobre distribución de la vegetación alpina, afirmaron que para cada entidad que se modele existe un estado óptimo en cuanto a las condiciones de cada lugar donde las probabilidades son más altas. Este conjunto de lugares óptimos refleja áreas en el espacio geográfico donde esas entidades modeladas podrían alcanzar mayor abundancia.

Como en la mayoría de cimas montañosas en el mundo, la ZTBP presenta algunas características del ambiente que se traducen en limitaciones para el crecimiento arbóreo. Entre ellas se pueden mencionar la disminución de la temperatura y algunas características orográficas y topográficas que generan cambios en la disponibilidad de humedad, radiación y contenido de nutrientes en el suelo. Con el aumento de la altitud, el número (y proporción) de individuos arbóreos va disminuyendo progresivamente, dando paso a elementos de menor porte como arbolitos, arbustos, plantas herbáceas y otras formas de crecimiento (ver capítulo 1). Estos autores proponen que el límite inferior de la ZTBP se considera como el sector donde los árboles y arbolitos alcanzan la mayor dominancia respecto a los arbustos, y el límite superior de la ZTBP se ubicaría donde



67.



67. Bosques bajos en la transición bosque-páramo. Parque Nacional Natural Chingaza. Foto: Carlos Sarmiento.

la dominancia en la cobertura está representada por arbustos en relación a otras formas de crecimiento. Se podría esperar, por consiguiente, una relación positiva entre la idoneidad del hábitat y la dominancia de elementos arbóreos y arbustivos. Si el resultado de diferentes modelos de distribución geográfica potencial se expresa en términos de probabilidad de presencia y esta a su vez puede interpretarse como un indicador de la idoneidad del hábitat, los modelos pueden ser empleados no solo como una forma de estimación de la presencia de un tipo de forma de crecimiento, sino como un estimador indirecto de su dominancia en el paisaje.

## MÉTODOS Y FUENTES DE INFORMACIÓN

La identificación de la zona de transición entre el bosque y el páramo puede realizarse a partir de Modelos de Distribución Potencial (MDP) construidos según los principales tipos de vegetación dominantes. Así, los modelos se generan al aplicar distintos algoritmos empleando como insumos registros de bosques, arbustales y herbazales, obtenidos de datos de imágenes satelitales. De acuerdo con la disponibilidad de información, se utilizan variables climáticas y topo-



**68.** Modelado glaciar heredado. Sector Norte Parque Nacional Natural Sumapaz.  
Foto: Carlos Sarmiento.

gráficas preferiblemente desarrolladas a partir de un modelo digital de elevación de 30 m de resolución espacial SRTM (Farr *et al.* 2007, modificado por IGAC 2013). El uso de variables climáticas debe ser analizado cuidadosamente. Si bien se considera aquí que este criterio es necesario para evaluar las diferencias de la ZTBP entre cordilleras, sus vertientes y cuencas hidrográficas, es importante considerar que la disponibilidad de estaciones climatológicas en alta montaña es limitada, especialmente por las grandes distancias entre ellas y su baja representatividad del gradiente altitudinal, razón por la cual aún métodos de interpolación robustos pueden tener limitaciones considerables para generar adecuadamente capas de información continuas.

De acuerdo con lo anterior, a continuación se desarrolla una estrategia de modelación de la zona de transición bosque-páramo (ver Figura 3.1) que se basa en los siguientes supuestos:

1. La transición entre el bosque y el páramo está dada por cambios a nivel de composición, estructura y adaptaciones funcionales de las plantas debido a las variaciones del medio abiótico, principalmente en función del gradiente térmico/altitudinal.
2. Agrupaciones de individuos de múltiples especies de plantas que comparten una misma forma de crecimiento dominante, así como variaciones de las formas de crecimiento de individuos de una misma especie se pueden explicar parcialmente por las adaptaciones a los cambios locales del ambiente.
3. Individuos de una o varias especies que comparten atributos funcionales se agrupan espacialmente de acuerdo con las características abióticas en una localidad o región, conformando diferentes tipos de cobertura dominantes en áreas específicas. Estos conjuntos extensos y continuos (escala relativa al tamaño de píxel de la imagen satelital), definidos genéricamente como tipos de cobertura, registran respuestas en color y textura en las imágenes satelitales de tipo óptico. De lo anterior se deduce que las imágenes pueden ser empleadas para obtener registros de presencia de los tipos de vegetación caracterizados por la dominancia de formas de crecimiento específicas.

**68.**

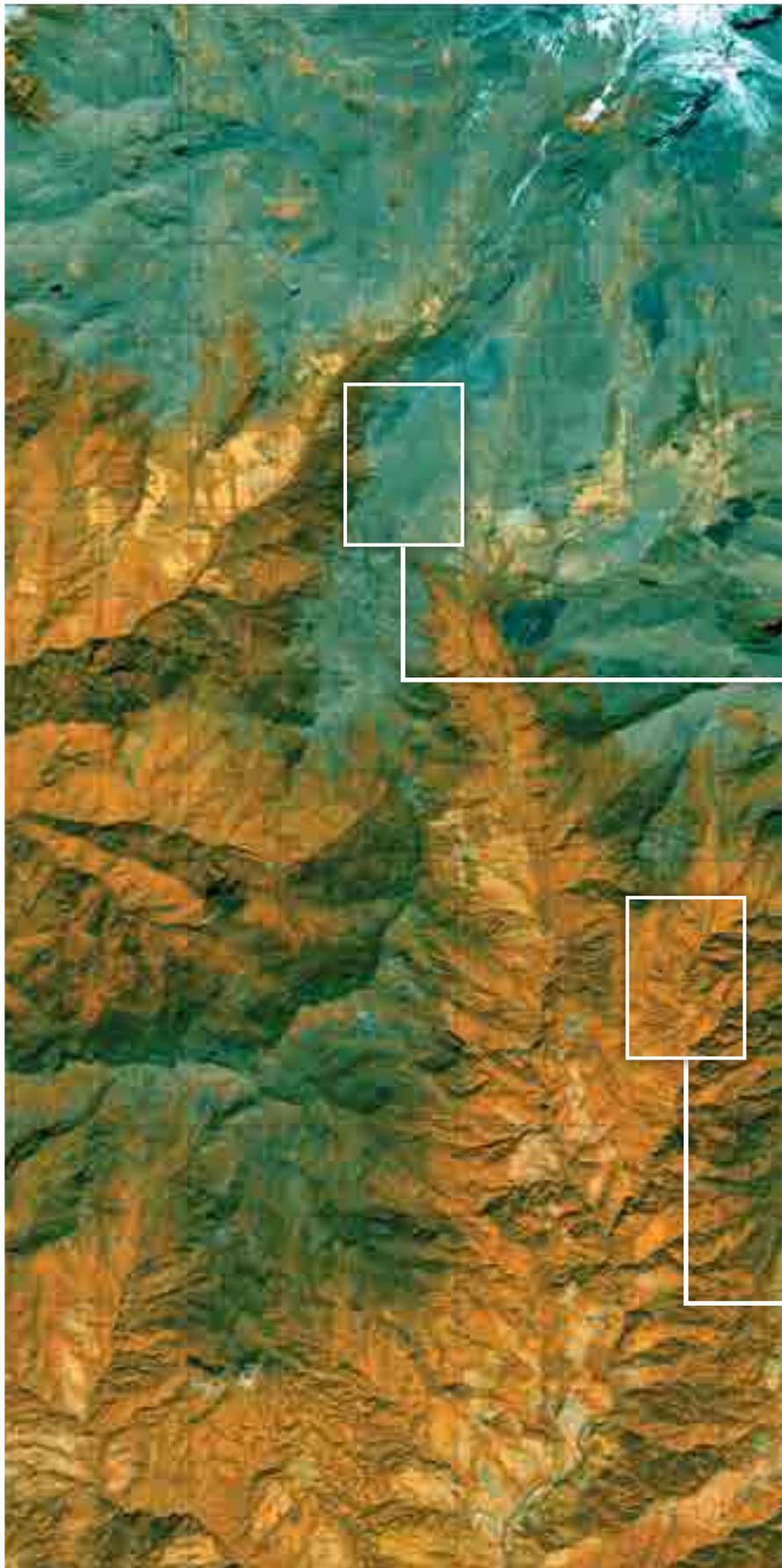


La selección del área de trabajo dependerá de la variabilidad climática del complejo; en caso de presentar una marcada diferencia entre vertientes, se propone hacer modelos para cada una de estas. En cualquier caso, el área de trabajo debe abarcar el área de bosque andino hasta la cima de los sistemas montañosos objeto de estudio.



**FIGURA 3.2**

Muestreo sobre las imágenes satelitales. Se presenta la grilla de 1 km<sup>2</sup> y se detallan áreas de dominio de cada tipo de vegetación



HERBAZALES



BOSQUES DENSOS ABIERTOS



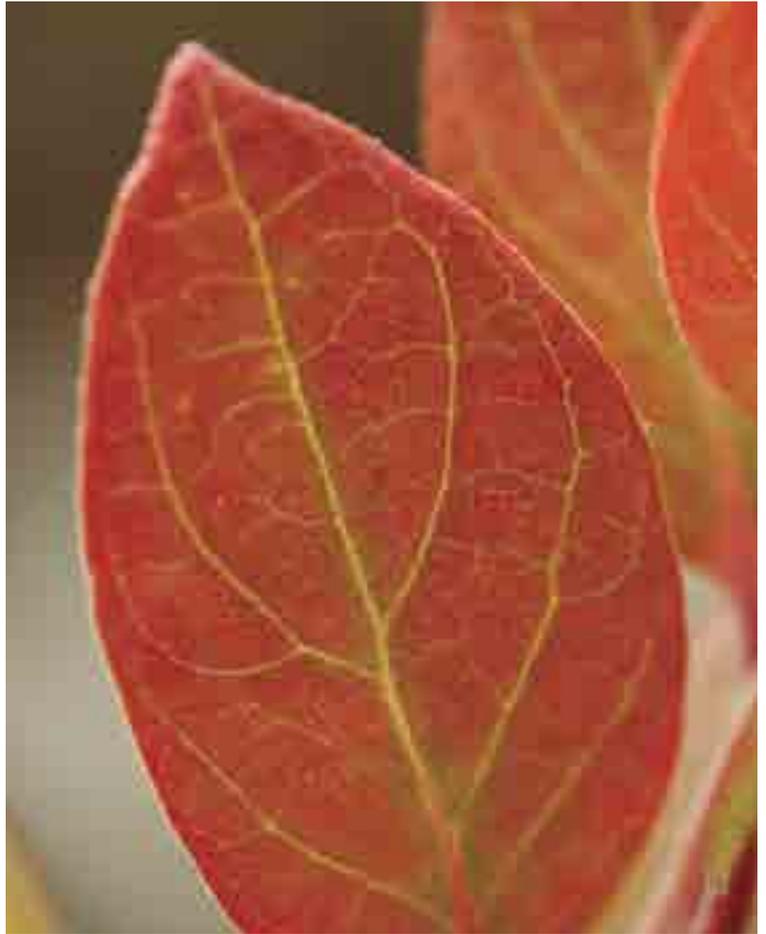


69. *Macleania rupestris*. Parque Nacional Natural Chingaza. Foto: Luis Fernando López.
70. *Espeletiopsis corymbosa* en matriz de arbustal. Páramo de Guerrero. Foto: Julia Mendoza.
71. *Espeletiopsis corymbosa* y *Espeletiopsis argentea* en matriz de arbustal, municipio de Cogua. Foto: Carlos Sarmiento.

Para identificar los diferentes tipos de cobertura se propone usar la combinación de bandas RGB 543. Igualmente, se sugiere apoyarse en índices de vegetación, ya que facilitan la discriminación de los tipos de cobertura. Entre ellos se encuentran el índice normalizado de vegetación (NDVI) adaptados a la banda *red-edge*, el NDVI *red-edge-rojo* (NDVI-RE-R), donde la banda del infrarrojo cercano es sustituida por el borde del rojo (Sousa *et al.* 2012 y Schuster *et al.* 2015), y el NDVI infrarrojo cercano-*red edge* (NDVI-NIR-RE), donde el rojo del algoritmo original es reemplazado por la banda borde del rojo (Schuster *et al.* 2015).

Se sugiere una corroboración con trabajo de campo que permitan verificar la interpretación de la imagen con base en los lineamientos anteriores. En caso de falta de cubrimiento de este tipo de imágenes se puede hacer uso de otros sensores como Spot o Landsat. Es necesario considerar que la respuesta espectral varía de acuerdo con el sensor seleccionado; por lo tanto, es necesario identificar previamente los patrones de respuesta espectral y asegurar la comparabilidad entre ellos.

El muestreo de las imágenes se realiza sobre grillas de 1 km<sup>2</sup> para cada complejo de páramo, ubicando un punto en cada celda y sobre la



69.

cobertura con mayor extensión dentro cada una (mayor al 60%). Para el muestreo deben tenerse en cuenta otras fuentes de información como coberturas de la tierra, suelos, geomorfología, al igual que criterios presentes en la literatura, como altura mínima de presencia de bosque andino (evitando incluir bosques de zonas bajas), presencia de vegetación seca o zonas con formaciones rocosas y cualquier otro criterio que permita diferenciar los tipos de cobertura. De ser posible, los puntos deben capturarse sobre sectores con vegetación bien conservada.

Es importante considerar que los puntos geográficamente cercanos pueden tener condiciones ambientales parecidas, lo cual afecta su independencia estadística al presen-

70.





tarse autocorrelación espacial, que tiene efectos sobre los valores de ajuste de los modelos (Augustín *et al.* 1996). La autocorrelación puede ser corregida en algunos algoritmos (Bader *et al.* 2007) o puede disminuirse a través de filtros o submuestreos del conjunto de datos (Brown 1994, Brenning 2005 y Boria *et al.* 2014). Sin embargo, debido a que se espera encontrar cierta similitud entre los puntos vecinos que se encuentran en condiciones ambientales semejantes, no se considera en este protocolo la aplicación de correcciones para la autocorrelación. Por lo anterior, se recomienda analizar con precaución los datos estadísticos que expresan el ajuste de los modelos, como se sugiere más adelante.

### **Análisis exploratorio de los registros de vegetación**

En este paso se busca corroborar la exactitud del muestreo hecho sobre las imágenes satelitales con relación a la estructura de la vegetación que

se puede observar en terreno. El objetivo de esta fase es establecer que los conjuntos de datos que serán usados en modelos de las diferentes formas de crecimiento son efectivamente diferentes entre sí y que corresponden a los tipos de cobertura que se pretende modelar. Para ello es fundamental que antes de efectuar los análisis que se proponen a continuación se verifique plenamente la ubicación geográfica de los datos de campo, en cuanto a sus coordenadas geográficas y altitud. A mayor nivel

de detalle se requiere que el rango de precisión de estas coordenadas sea mayor y adecuado en cuanto a la resolución de las imágenes satelitales y variables ambientales que serán empleadas en la modelación.

Los conjuntos de datos correspondientes a bosques, arbustales y herbazales deben mostrar diferencias estadísticamente significativas entre sí, en relación a: 1) posición altitudinal, 2) respuesta espectral en

71.





72.



**72.** Diferencias en los tipos de vegetación paramuna de acuerdo con las geoformas del paisaje. Foto César Marín.

**73.** Páramo de Chingaza. Foto: Camilo Cadena.

las imágenes satelitales (a partir del rojo hasta las bandas del infrarrojo) y valores de índices de vegetación obtenidos de las mismas.

Un caso especial de las comprobaciones anteriores es la cobertura de arbustal. Se ha observado que este tipo de cobertura en las imágenes satelitales de tipo óptico tiende a confundirse con coberturas de bosques en diferentes etapas sucesionales o grados de intervención. Para esto, se sugiere apoyarse en datos de campo que expresen la dominancia de arbustos preferiblemente a nivel de porcentaje de cobertura en parcelas de muestreo (ver capítulo 2). Para este fin, dependiendo de la cantidad

y distribución estadística de los datos disponibles, se podrán aplicar pruebas paramétricas y no paramétricas para determinar la relación entre lo observado en campo y el muestreo hecho sobre las imágenes satelitales. En caso de no contar con la cantidad suficiente de datos de campo, se podrán usar imágenes satelitales de mayor resolución, fotografías aéreas, así como mapas de vegetación y cobertura de la tierra.

### OBTENCIÓN DE VARIABLES CLIMÁTICAS Y TOPOGRÁFICAS

Los factores de respuesta o variables ambientales que serán empleadas en los modelos deben considerar los aspectos ecológicos más relevantes (a escala de paisaje) para el establecimiento de los tipos de vegetación que serán analizados. Los patrones de transición entre el bosque y el pá-



73.

ramo están fuertemente influenciados por las variaciones climáticas y topográficas, especialmente la precipitación, la radiación, el relieve y la exposición de la pendiente, entre otros (Rangel-Ch 2000, Arzac *et al.* 2011, Suárez del Moral y Cha-



Temática	Variable	Sigla	Descripción
Topografía	Pendiente	Slope	Inclinación del terreno en porcentaje
	<i>Eastness</i>	East	Grado de exposición del terreno en dirección este. Se calcula como SEN (Aspect)
	<i>Northness</i>	North	Grado de exposición del terreno en dirección norte. Se calcula como COS (Aspect)
	Curvatura	Curvt	Identifica el grado de curvatura del terreno
	Acumulación de flujo	Flowacc	Identifica áreas de acumulación potencial de agua de acuerdo con la inclinación y dirección de la pendiente del terreno
Climáticas	Temperatura promedio anual	Bio1	Identifica la temperatura del ambiente. Promedio multianual (30 años)
	Temperatura mínima del mes más frío	Bio6	Temperatura mínima del mes más frío. Promedio multianual (30 años)
	Temperatura máxima del mes más cálido	Bio5	Temperatura máxima del mes más cálido. Promedio multianual (30 años)
	Precipitación anual	Bio12	Cantidad de agua en milímetros depositada anualmente en un metro cuadrado. Promedio multianual (30 años)
	Precipitación del mes más húmedo	Bio13	Cantidad de agua en milímetros depositada en el mes más húmedo en un metro cuadrado. Promedio multianual (30 años)
	Precipitación del mes más seco	Bio14	Cantidad de agua en milímetros depositada en el mes más seco en un metro cuadrado. Promedio multianual (30 años)

cón-Moreno 2011). En la tabla 3.1 se sugieren algunas variables que pueden ser empleadas en este proceso.

Para la obtención de variables topográficas se propone el uso de un modelo digital de elevación (DEM, por sus siglas en inglés), cuya resolución espacial dependerá de la escala cartográfica a la cual se pretende realizar la modelación. Es importante que antes de derivar las variables se apliquen métodos de corrección y llenado de vacíos sobre el DEM que será empleado. Para ello, es importante considerar que la mayoría de proce-

dimientos para obtener las variables topográficas requieren que las capas RASTER se encuentren en coordenadas planas, razón por la cual se deberán hacer las transformaciones necesarias de las capas de entrada.

Es recomendable efectuar un análisis de los datos de entrada con respecto a las variables seleccionadas. Esto permitirá identificar patrones y posibles variables de mayor peso, así como comprobar las diferencias entre los conjuntos de datos que serán usados para modelar. Es posible que estos conjuntos no muestren di-



**TABLA 3.1**

Variables topográficas y climáticas usadas como variables independientes en el modelo.

ferencias significativas en algunas variables (en particular topográficas); sin embargo, esto no quiere decir que estas no tengan efecto en la distribución y presencia de las formas de crecimiento, ya que algunos algoritmos consideran las variables en conjunto y no individualmente.



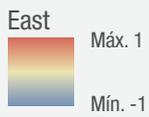
**FIGURA 3.3**

Distribución espacial de las variables climáticas y topográficas, complejo Los Nevados

### PENDIENTE



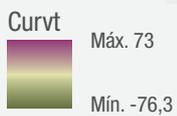
### EASTNESS



### NORTHNESS



### CURVATURA

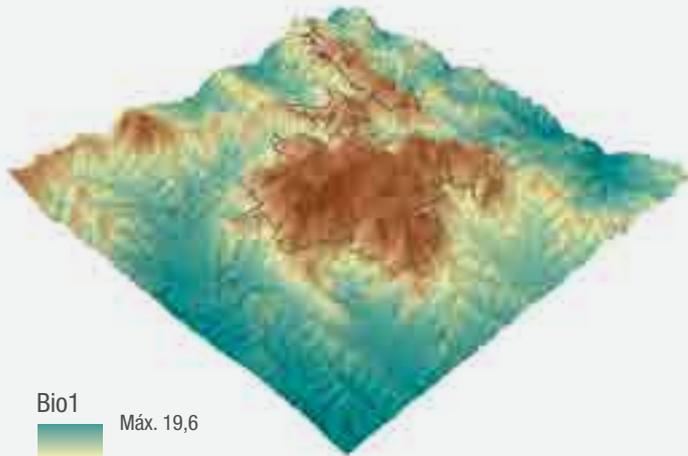


### ACUMULACIÓN DE FLUJO



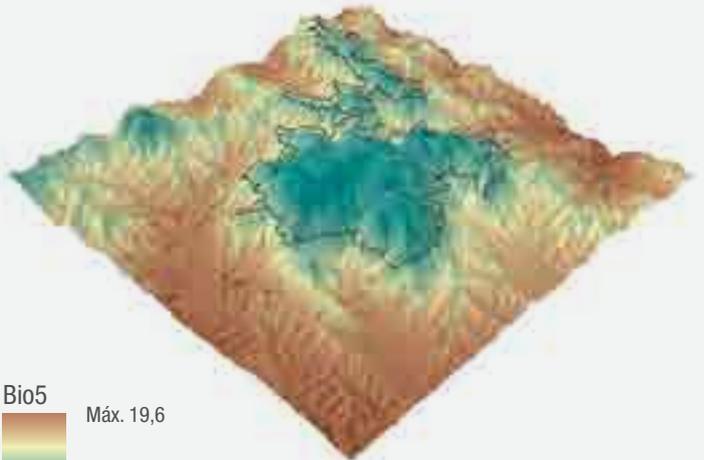


**TEMPERATURA PROMEDIO ANUAL**



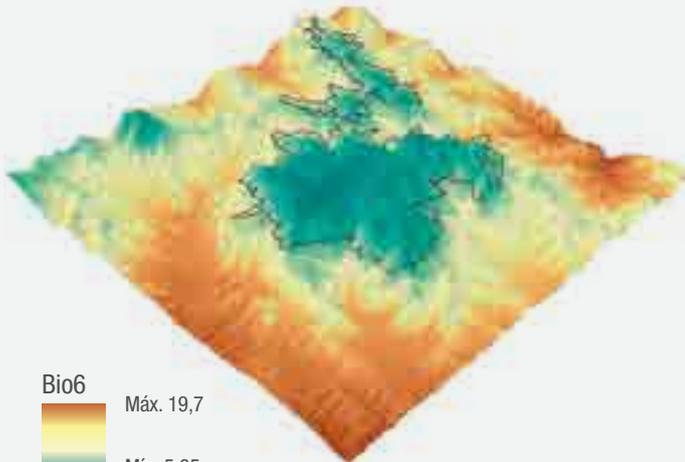
Bio1  
Máx. 19,6  
Mín. 5,0

**TEMPERATURA MÁXIMA DEL MES MÁS CÁLIDO**



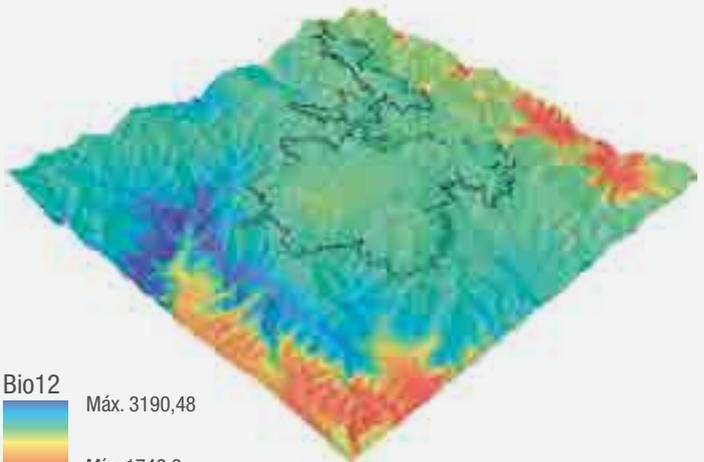
Bio5  
Máx. 19,6  
Mín. 4,5

**TEMPERATURA MÍNIMA DEL MES MÁS FRÍO**



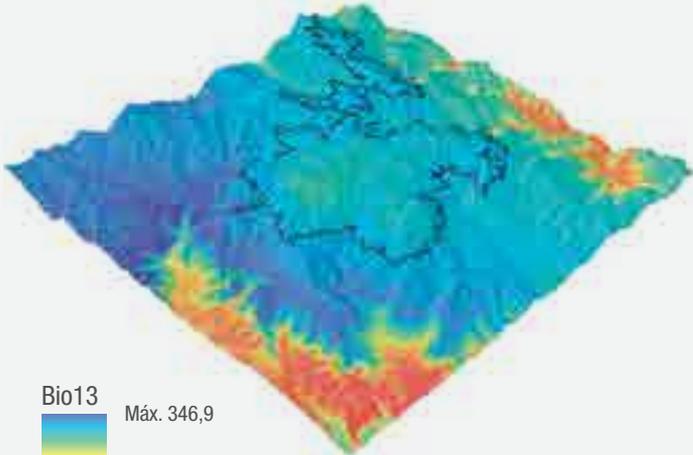
Bio6  
Máx. 19,7  
Mín. 5,65

**PRECIPITACIÓN ANUAL**



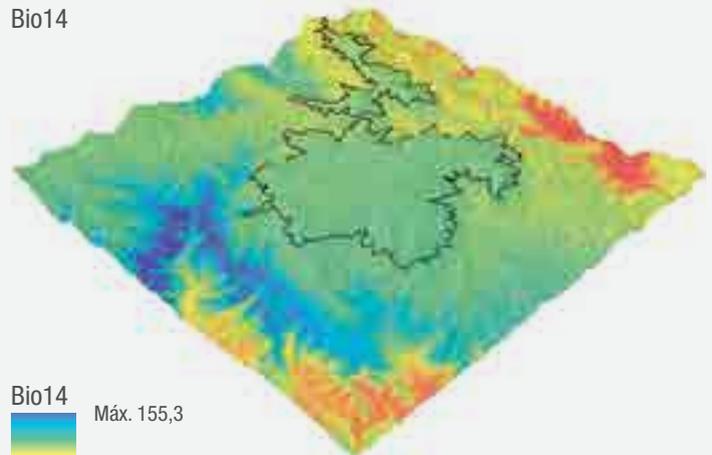
Bio12  
Máx. 3190,48  
Mín. 1742,3

**PRECIPITACIÓN DEL MES MÁS HÚMEDO**



Bio13  
Máx. 346,9  
Mín. 190,6

**PRECIPITACIÓN DEL MES MÁS SECO**



Bio14  
Máx. 155,3  
Mín. 54

## ALGORITMOS, ENTRENAMIENTO Y EVALUACIÓN DE LOS MODELOS

Existe gran variedad de técnicas y algoritmos para generar modelos de distribución, entre las que se encuentran las técnicas discriminativas que requieren datos de presencia-ausencia, presencia-*background*, y presencia-pseudoausencia (Elith *et al.* 2006). En este protocolo se propone el uso de tres de los algoritmos más usados en estudios similares: GLM (*Generalized Linear Models*), GAM (*Generalized Additive Models*) y MaxEnt (Máxima Entropía) (Brown 1994, Dobrowski *et al.* 2006, Barbet-Massin *et al.* 2012 y Duque-lazo 2013).

Los métodos de regresión son ampliamente utilizados en ecología (Elith *et al.* 2011); entre estos GLM y GAM, que son técnicas usadas comúnmente para generar modelos de distribución de especies con datos de presencia y ausencia (Brown 1994, Hill *et al.* 1999, Bakkenes *et al.* 2002, Austin y Meyers 1996, Bri-

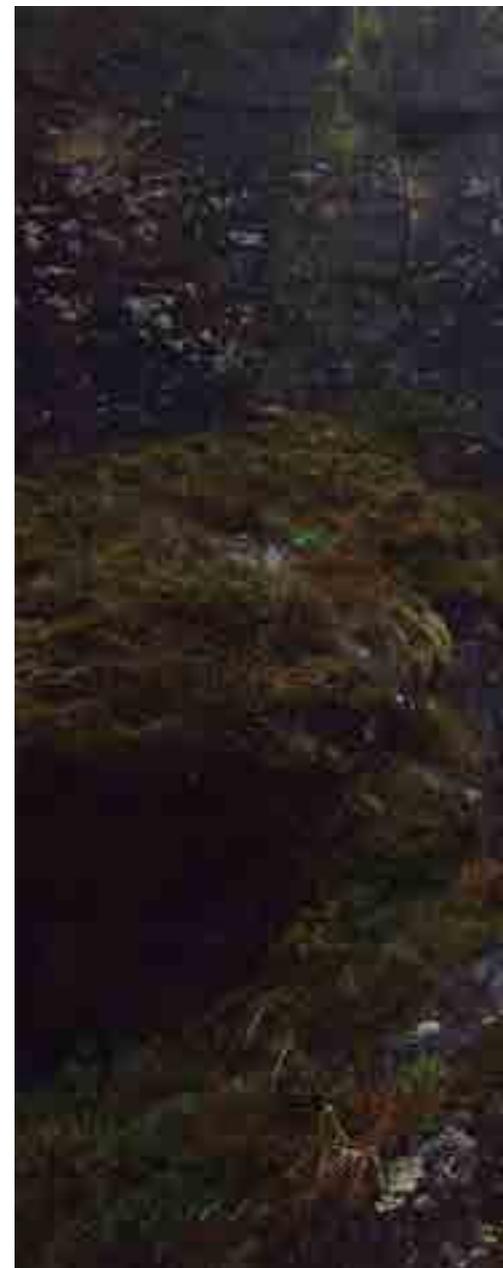
to *et al.* 1999, Thuiller 2003 y Pearce y Ferrier 2000). Estas técnicas usan una amplia gama de variables de respuesta y son útiles a través de varias escalas (Hastie y Tibshirani 1990); además, han sido utilizadas en diferentes estudios para modelar la distribución del límite superior de bosque (Bader y Ruijten 2008, Dobrowski *et al.* 2006, Suárez del Moral y Chacón-Moreno 2011). Aunque tanto los GLM como los GAM se consideran algoritmos de la misma familia (algoritmos de regresión), cada uno tiene sus propios atributos y ventajas. Por un lado, los GLM usan funciones paramétricas (sin asumir que los datos son normales) y asumen linealidad entre las variables predictivas y el *link* logístico (función vinculante que permite obtener resultados con valores entre 0 y 1), mientras que los GAM usan estadísticas no paramétricas y

no asumen linealidad. Esto sugiere que los GAM tienen mejor ajuste a los distintos datos y a las respuestas no lineales de las variables, típicas de la ecología, aunque son susceptibles a los vacíos de información, mientras que los GLM permiten hacer una mejor interpretación de los resultados y los presentan más robustos (Kienast *et al.* 2012).



74.

75.





Por su parte, MaxEnt es un algoritmo ampliamente utilizado porque requiere solo datos de presencia (Phillips *et al.* 2006, Phillips y Dudík 2008 y Elith *et al.* 2011), se considera que optimiza la exactitud predictiva y funciona adecuadamente con pocos datos de entrada. Este algoritmo usa el principio de Máxima Entropía sobre datos de presencia para estimar un conjunto

de funciones que relaciona variables ambientales y el grado de idoneidad del hábitat (Phillips *et al.* 2006, Phillips y Dudík 2008). Se aplica esta técnica de forma complementaria a las anteriormente mencionadas porque en la mayoría de los casos presenta muy buen ajuste y desempeño comparado con las técnicas de regresión (Gastón y García-Viñas 2011).



74. Contraste entre una ZTBP bien conservada (der), municipio de Cucutilla y una alterada por minería y agricultura (izq), municipio de Vetás, Santander. Imagen: Digital Globe, Google Earth, 2015.
75. Ciudad de Piedra, páramo de Ocetá. Foto: Camilo Cadena.



Para correr estos modelos se sugiere el uso de Biomod2 (*Bioclimatic modeling* versión 3.1-67) en el ambiente *R-package*, el cual además permite evaluar la influencia de cada variable en el modelo por medio de un procedimiento aleatorizado generando una tabla de clasificación (Thuiller *et*

*al.* 2012). Para cada uno de los algoritmos aplicados a cada tipo de vegetación se sugiere generar un mínimo de 20 réplicas (Barbet-Massin *et al.* 2012). Con estas réplicas se construirán superficies RASTER promedio y desviación estándar para cada tipo de vegetación modelado y cada algoritmo seleccionado.

Para la elaboración de los modelos de distribución de las tres formas de crecimiento, el conjunto de datos producto del muestreo sobre las imágenes satelitales debe ser dividido en dos grupos: uno para el entrenamiento del modelo y otro para la evaluación del mismo. De acuerdo con



- 76.** Laguna de alta montaña, municipio de Mongui, páramo de Ocetá. Foto Camilo Cadena.
- 77.** Bromelia en el pantano de Martos, Parque Nacional Natural Chingaza. Foto: Elizabeth Jiménez.



76.



77.

lo anterior, y para cada una de las 20 réplicas por forma de crecimiento, se seleccionará de forma aleatoria, a partir del total de puntos de muestreo, un 70% para el entrenamiento del modelo, y el 30% restante para evaluación del mismo (Smith 1994, Fielding y Bell 1997, Thuiller 2003, Thuiller *et al.* 2003, Coetzee *et al.* 2009 y Heikkinen *et al.* 2012).

Se proponen dos instancias de evaluación de los resultados. La primera es la evaluación estadística in-



dividual de los modelos obtenidos para cada tipo de vegetación, para lo cual se tendrán en cuenta los valores de AUC (Área Bajo la Curva) en la prueba ROC (*Receiver Operating Characteristic*) y la prueba TSS (*True Skill Statistic*). El AUC representa la bondad de ajuste de los datos y la capacidad discriminativa; dando igual peso a los valores de omisión y comisión (Lobo *et al.* 2008), se considerarán los modelos con valores de AUC mayores o

iguales a 0,7 (Coetzee *et al.* 2009). La prueba TSS tiene en cuenta errores de comisión-omisión y no es susceptible a la prevalencia (Allouche *et al.* 2006 y Coetzee *et al.* 2009); se considerarán los modelos con un valor de TSS mayor o igual a 0,6 (Coetzee *et al.* 2009).

La segunda instancia es la evaluación del promedio y desviación estándar de cada conjunto de modelos seleccionados para cada algoritmo según el primer criterio. Esta

evaluación consiste en identificar la superficie promedio en la cual: a) la superficie modelada corresponde con los patrones observados en la imagen satelital en áreas conservadas, b) concuerde con la opinión de expertos y conocedores de la zona, c) presente menor área de incertidumbre (zonas con valores bajos de desviación estándar), y d) exista alta coincidencia con datos de campo (muestreos de vegetación o puntos de verificación).

# ESTIMACIÓN DE LA ZONA DE TRANSICIÓN BOSQUE-PÁRAMO



Bajo la óptica del modelamiento y considerando las condiciones topográficas y climáticas actuales, la zona de transición corresponde al espacio que podría ser ocupado por bosques altoandinos o vegetación sub-paramuna en proporciones iguales o similares

Como se mencionó en el capítulo 1, la transición entre el bosque y el páramo se caracteriza por la coexistencia de individuos de árboles, arbolitos y arbustos en determinadas proporciones, así como la presencia y abundancia de ciertas especies. Con base en esto, se considera que esta transición correspondería a aquellas áreas en donde

los modelos de distribución sugieren la presencia de bosques y arbustales, y el ambiente es idóneo para el desarrollo de ambas formas de crecimiento.

Se propone que la identificación de la ZTBP relacione los modelos de distribución potencial de cada tipo de vegetación con los datos obtenidos en campo. Previo al procedimiento de determinación de la ZTBP con modelos



78.

de distribución, se debe comprobar que existe una relación entre los porcentajes de cobertura para cada forma de crecimiento hallada en campo y los valores de probabilidad obtenidos en los modelos de distribución potencial. Se sugiere que gráficamente se haga la comprobación en la cual los valores de probabilidad y de porcentaje de cobertura, ya sean de bosques o arbustos,

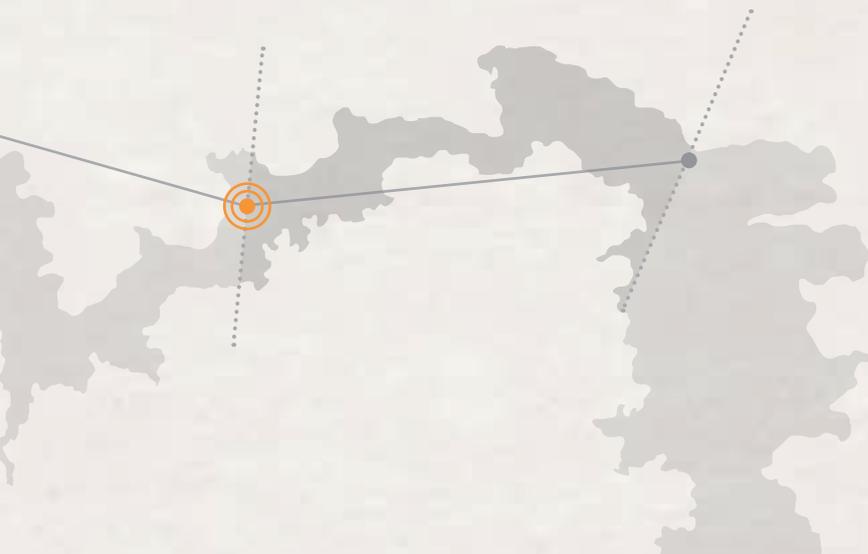
deben aumentar con la altura hasta un punto de inflexión en el cual tienden a disminuir. De esta forma, la relación entre los porcentajes de cobertura y las probabilidades halladas en cada modelo será positiva, lo que indicará que existe efectivamente una relación entre la idoneidad del hábitat indicada por los MDP y las abundancias halladas en el muestreo en campo.



**78.** Ascenso de vegetación boscosa. Municipio de Cumbal, Nariño. Foto: Julia Mendoza.

Si lo encontrado opera según lo esperado, se puede identificar la ZTBP bajo el siguiente procedimiento:

1. Se calcularán los porcentajes de dominancia y cobertura para cada forma de crecimiento en cada estación de muestreo y se identificarán el límite superior y el inferior de la ZTBP en cada transecto de acuerdo con lo sugerido en el capítulo 1.





**FIGURA 3.4**

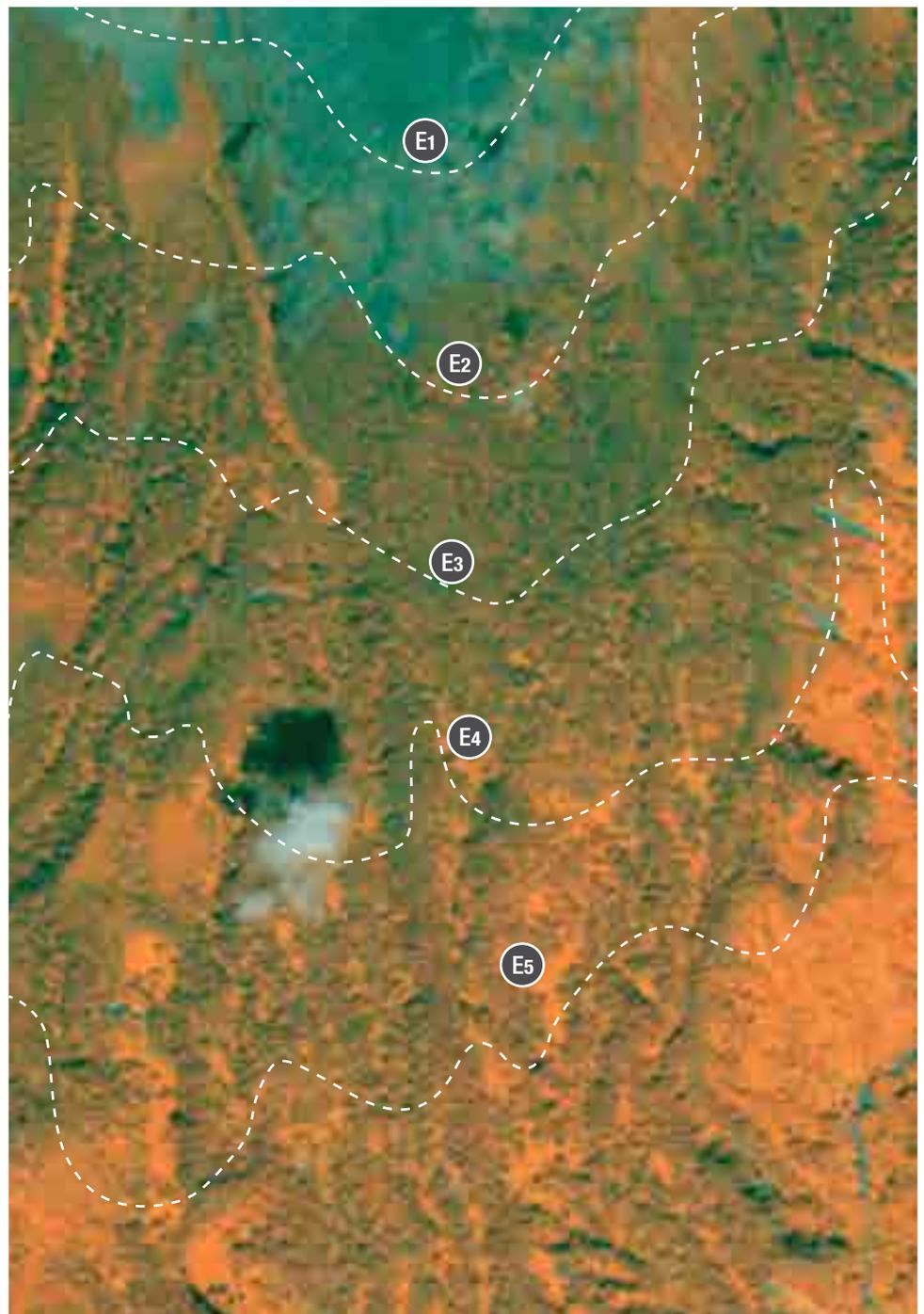
Procedimiento para establecer umbrales en los modelos de distribución potencial de tipos de vegetación (bosques y arbustales)

2. Gracias a que cuentan con una ubicación geográfica concreta (x, y, z), se extraerán los valores de probabilidad obtenidos en los MDP para cada una de estas estaciones de la siguiente manera: a las estaciones en donde se identificó el Límite In-

ferior de la ZTBP se les asigna el valor de probabilidad del modelo de bosques previamente seleccionado, al tiempo que a las estaciones en donde se identificó el Límite Superior se les asigna el valor de probabilidad del modelo de arbustales.

**IDENTIFICACIÓN DE UMBRAL DE CORTE**

**Transecto en campo**





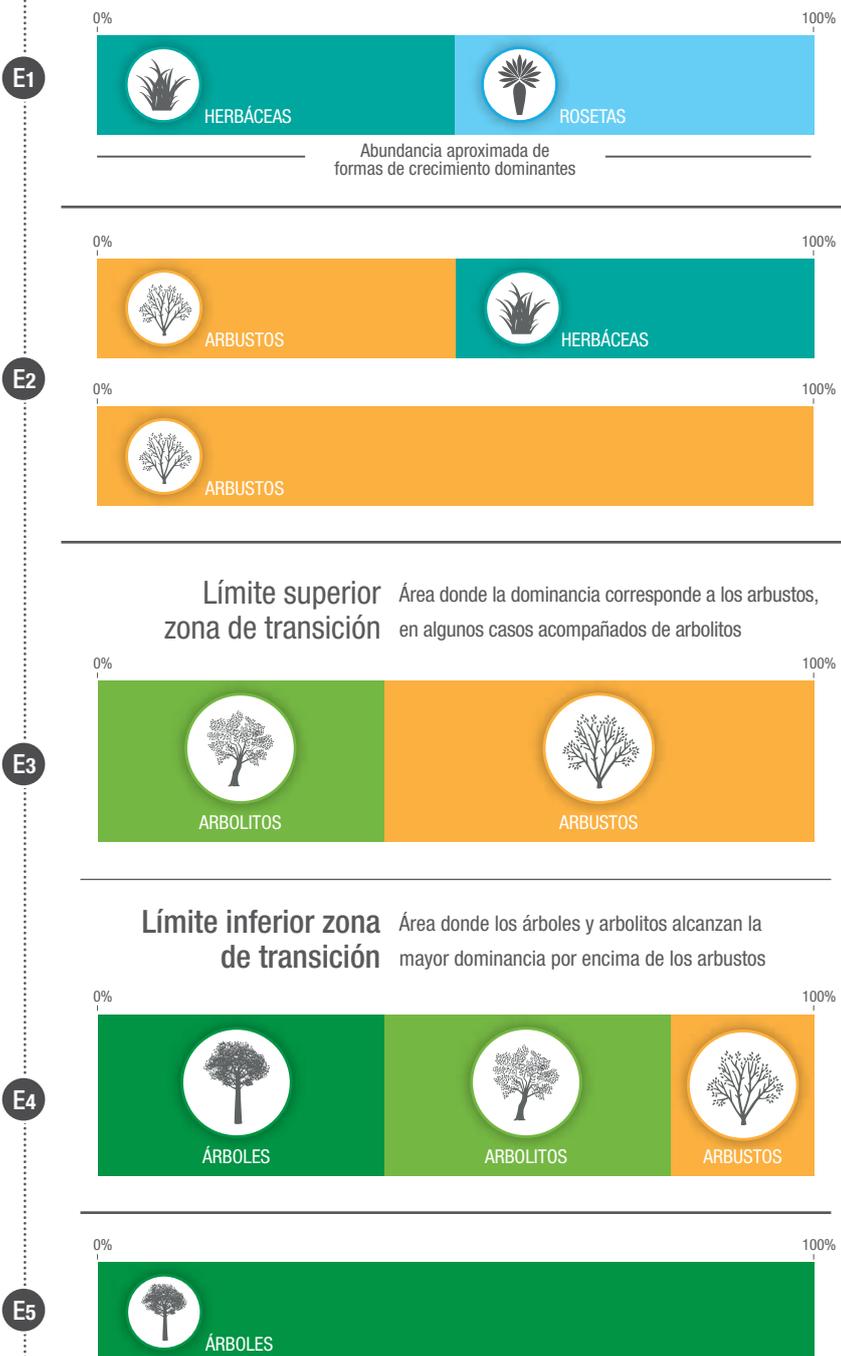
Se calcula el promedio de probabilidades correspondientes al límite inferior y al límite superior de la ZTBP (Figura 3.4).

3. Usando estos promedios como umbral de corte de los modelos de bosques y arbustales, se obtendrán
4. A continuación se combinan las capas RASTER obtenidas, con el fin de identificar las zonas don-

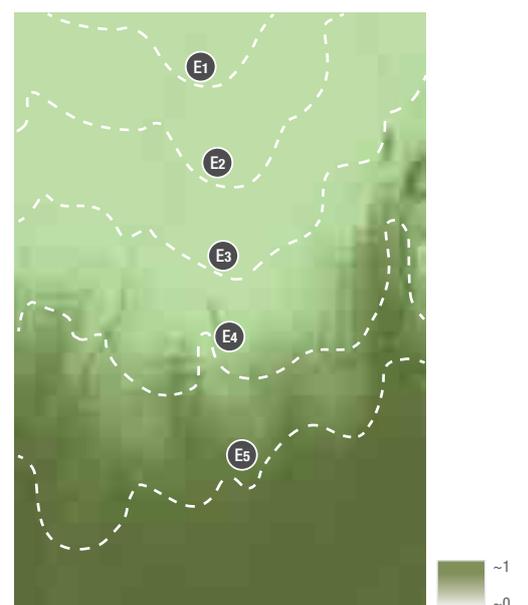
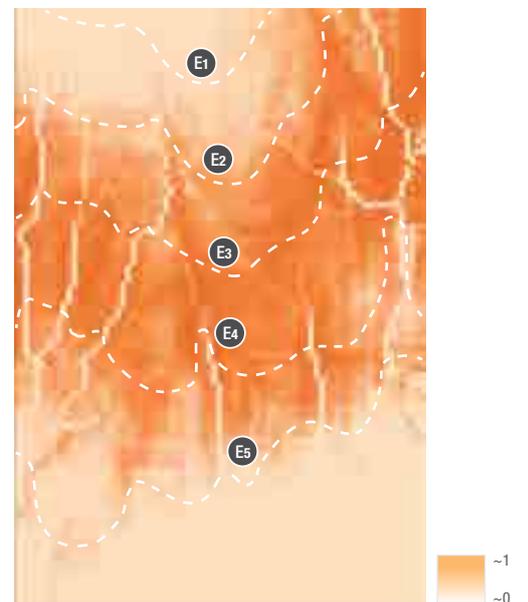
de se superpone el espacio de las probabilidades seleccionadas, lo cual generará finalmente la franja de transición (Figura 3.5).

Finalmente, de contar con una caracterización de la vegetación de

## 1 Análisis de cobertura de las formas de crecimiento por estación



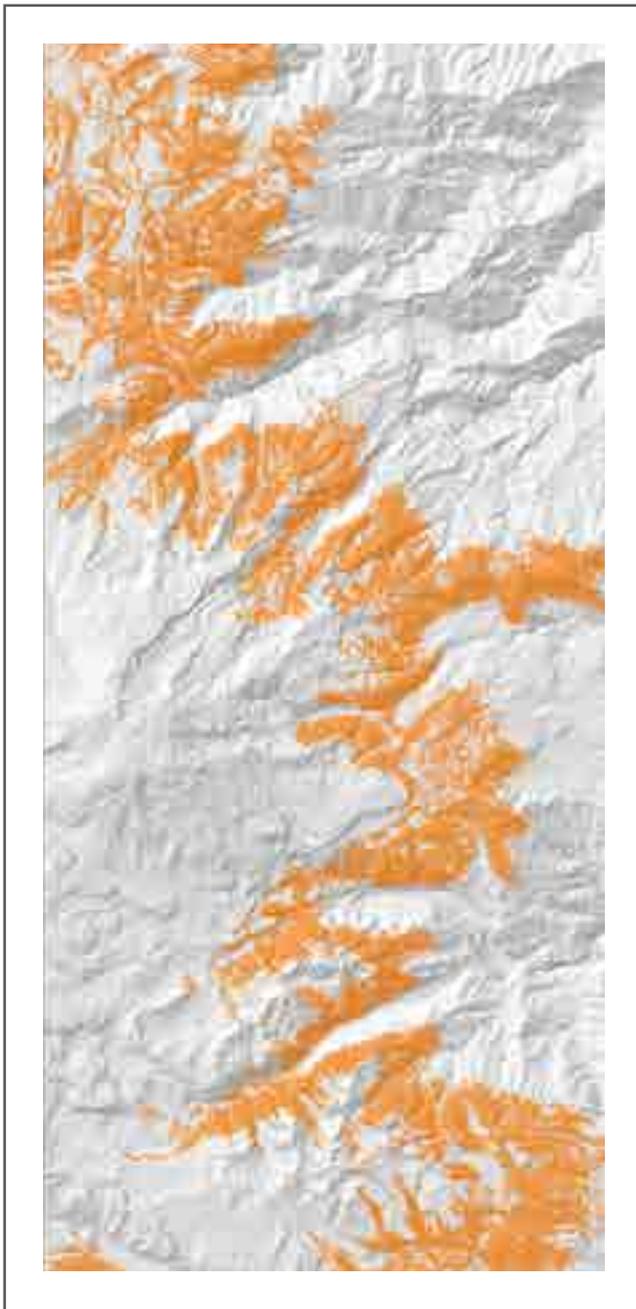
## 2 Extracción de valores de probabilidad



acuerdo con el gradiente altitudinal (ver capítulo 1), se sugiere su uso para analizar los resultados de identificación de la ZTBP, considerando las estaciones donde la relación aproximada de formas de

crecimiento arbustivas-arbóreas tenga la dominancia que corresponde con los límites superior e inferior, además de considerar la composición florística típica de los dos tipos de vegetación. Del mis-

mo modo, es relevante revisar la estructura de la vegetación en las estaciones adyacentes para identificar la disminución de la forma de crecimiento arbórea en la zona inferior y el aumento de las arbusti-



Ausencia Presencia



Ausencia Presencia



vas y herbáceas en la superior (ver capítulo 1).

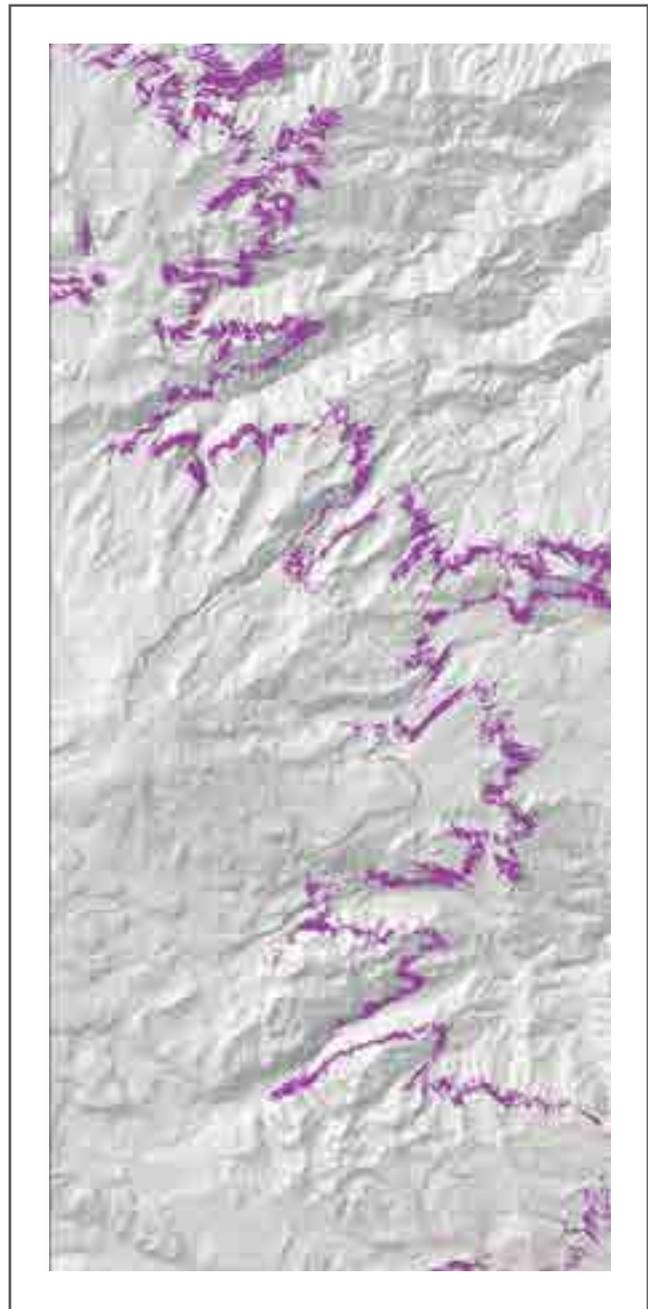
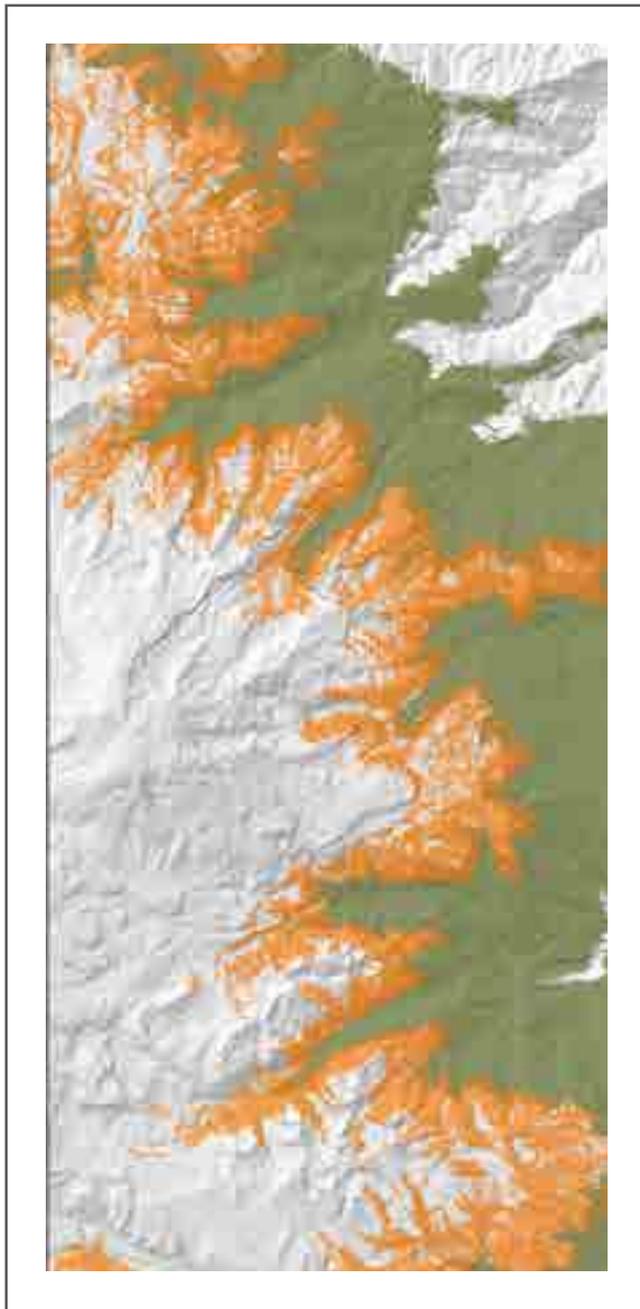
Este proceso permite unificar las conclusiones a las que se llega desde dos perspectivas: análisis con datos de campo y desde sensores remotos

y modelos de distribución potencial, además de verificar si los modelos captan las variaciones bióticas y abióticas de franja de transición.



**FIGURA 3.5**

Construcción de la zona de transición bosque-páramo a partir de los modelos bosques y arbustales

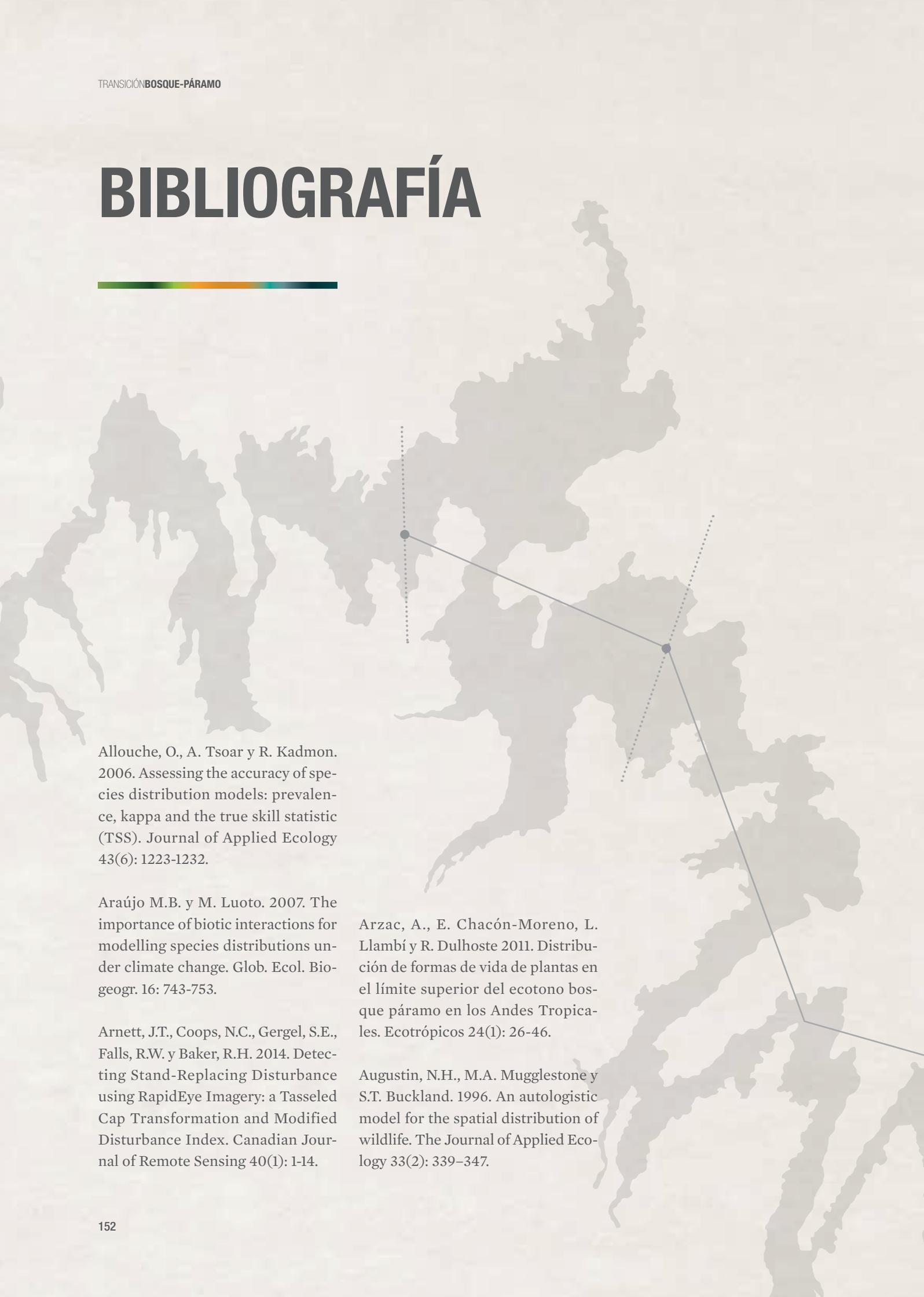


**COEXISTENCIA  
POTENCIAL**

**= ZTBP**

Ausencia Presencia

# BIBLIOGRAFÍA



Allouche, O., A. Tsoar y R. Kadmon. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43(6): 1223-1232.

Araújo M.B. y M. Luoto. 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16: 743-753.

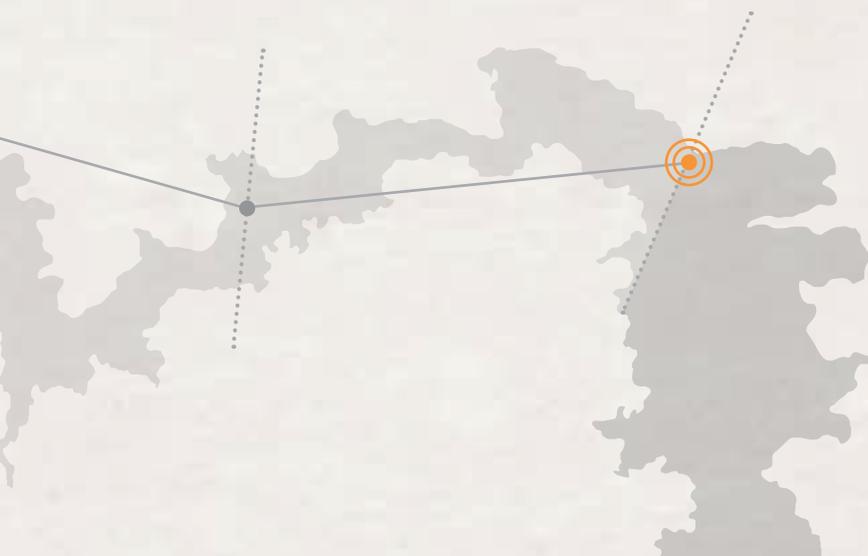
Arnett, J.T., Coops, N.C., Gergel, S.E., Falls, R.W. y Baker, R.H. 2014. Detecting Stand-Replacing Disturbance using RapidEye Imagery: a Tasseled Cap Transformation and Modified Disturbance Index. *Canadian Journal of Remote Sensing* 40(1): 1-14.

Arzac, A., E. Chacón-Moreno, L. Llambí y R. Dulhoste 2011. Distribución de formas de vida de plantas en el límite superior del ecotono bosque páramo en los Andes Tropicales. *Ecotrópicos* 24(1): 26-46.

Augustin, N.H., M.A. Muggleston y S.T. Buckland. 1996. An autologistic model for the spatial distribution of wildlife. *The Journal of Applied Ecology* 33(2): 339-347.



- Austin, M.P. y J.A. Meyers. 1996. Current approaches to modelling the environmental niche of eucalypts: implication for management of forest biodiversity. *Forest Ecology and Management* 85(96): 95-106.
- Austin, M.P. y T.M. Smith. 1989. A new model for the continuum concept. *Vegetation* 83: 35-47.
- Bader, M.Y. y J.A. Ruijten. 2008. A topography-based model of forest cover at the alpine tree line in the tropical Andes. *Journal of Biogeography* 35(4): 711-723.
- Bader, M.Y., I. Van Geloof y M. Riekerk. 2007. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology* 191(1): 33-45.
- Bakkenes, M., J.R.M. Alkemade, F. Ihle, R. Leemans y J.B. Latour. 2002. Assessing Effects of Forecasted Climate Change on the Diversity and Distribution of European Higher Plants for 2050, pp. 390-407.
- Barbet-Massin, M., F. Jiguet, C.H. Albert y W. Thuiller. 2012. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many?. *Methods in Ecology and Evolution* 3(2): 327-338.
- Beckschäfer, P., L. Fehrmann, R.D. Harrison, J. Xu y C. Kleinn. 2014. Mapping leaf area index in subtropical upland ecosystems using rapid-eye imagery and the randomforest algorithm. *IForest* 7(1): 1-11.
- Bindel, M., S. Hese, C. Berger y C. Schmullius. 2011. Evaluation of red-edge spectral information for biotope mapping using RapidEye. En: Neale, C.M.U. y A. Maltese (eds.). *SPIE Remote Sensing. International Society for Optics and Photonics*, pp. 81740X-81740X-9.
- Boer, E., M. De Beursl y A. Dewi. 2001. Kriging and thin plate splines for mapping climate variables. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 3(2): 146-154.
- Boria, R.A., L.E. Olson, S.M. Goodman y R.P. Anderson. 2014. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. *Ecological Modelling* 275: 73-77.
- Brenning, A. (2005). Spatial prediction models for landslide hazards: review, comparison and evaluation. *Natural Hazards and Earth System Science* 5: 853-862.
- Brito, C., E.G. Crespo, O.S. Paulo, C. Brito y O.S. Modelling. 1999. Modelling Wildlife Distributions : Logistic Multiple Regression vs Overlap Analysis, pp. 251-260.
- Brown, D. 1994. Predicting vegetation types at treeline using topography and biophysical disturbance variables. *Journal of Vegetation Science* 5: 641-656.
- Cavender-Bares, J., K. Kitajima y F.A. Bazzaz. 2004. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. *Ecological Monographs* 74: 635-662.
- Coetzee, B.W.T., M.P. Robertson, B.F.N. Erasmus, B.J. van Rensburg y W. Thuiller. 2009. Ensemble models predict important bird areas in southern Africa will become less effective for conserving endemic birds under climate change. *Global Ecology and Biogeography* 18: 701-710.
- Consejo de Estado. 2014. Radicación No.2233, Expediente: 11001-03-06-000-2014-00248-00, referencia: Protección de ecosistemas de páramo. Aplicación de la prohibición contenida en la Ley 1450 de 2011. Prevalencia del interés general e implementación de las medidas necesarias para su efectividad. Sala de Consulta y Servicio Civil. Colombia.



- Cord, A., R.R. Colditz, M. Schmidt y S. Dech. 2009. Species distribution and forest type mapping in Mexico. German Aerosp. Center - German Remote Sensing Data Center, Wessling, Germany. Geoscience and Remote Sensing Symposium, 2009 IEEE International, IGARSS.
- Díaz-Varela, R.A., R. Colombo, M.R. Meroni, M.S. Calvo-Iglesias, A. Buffoni y A. Tagliaferri. 2010. Spatio-temporal analysis of alpine ecotones: A spatial explicit model targeting altitudinal vegetation shifts. *Ecological Modelling* 221(4): 621-633.
- Dobrowski, S.Z., J.A. Greenberg, C.M. Ramírez y S.L. Ustin. 2006. Improving image derived vegetation maps with regression based distribution modeling. *Ecological Modelling* 192(1-2): 126-142.
- Duque-Lazo, J. 2013. Transferability of species distribution models. A case study of the fungus *Phytophthora cinnamomi* in Andalusia and Southwest Australia.
- Eckert, C.G., K.E. Samis y S.C. Lougheed. 2008. Genetic variation across species geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology* 17:1170-1188.
- Elith, J., C.H. Graham, R.P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan y N.E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Elith, J., S.J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y.E. Chee y C.J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17(1): 43-57.
- Farr, T.G., P.A. Rosen, E. Caro, R. Crippen, R. Duren, S. Hensley y D. Alsdorf. 2007. The shuttle radar topography mission. *Reviews of Geophysics* 45(2): 1-33.
- Ferrier, S y A. Guisan. 2006. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* 43: 393-404.
- Fielding, A.H. y J.F. Bell. 1997. A Review of Methods for the assessment of prediction errors in conservation presence / absence models. *Environmental Conservation* 24(1): 38-49.
- Galán de Mera, A., M.A. Hagen y J.A. Vicente-Orellana. 1999. Aerophyte, a new life form in Raunkiaer's classification?. *Journal of Vegetation Science* 10: 65-68.
- Gaston, K.J. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford University Press. Oxford.
- Gastón, A. y J.I. García-Viñas. 2011. Modelling species distributions with penalised logistic regressions: a comparison with maximum entropy models. *Ecological Modelling* 222(13): 2037-2041.
- Gilman, S.E., M.C. Urban, J. Tewksbury, G.W. Gilchrist y R.D. Holt. 2010. A framework community interactions under climate change. *Trends Ecology Evolution* 25: 325-331.
- Golicher, D.J., L. Cayuela y A.C. Newton. 2012. Effects of climate change on the potential species richness of mesoamerican forests. *Biotropica* 44: 284-293.
- Gutiérrez-García, G. y M. Ricker. 2011. Climate and climate change in the region of los tuxtlas (Veracruz, México): a statistical analysis. *Atmósfera* 24(4): 347-373.
- Hartkamp, A.D., K. De Beurs, A. Stein y J.W. White 1999. Interpolation techniques for climate variables interpolation.
- Hastie, T.J. y R.J. Tibshirani. 1990. *Generalized additive models*. Volume 43 of Chapman & Hall/CRC Monographs on Statistics & Applied Probability.
- Heikkinen, R.K., M. Luoto, R. Virkkala, R.G. Pearson y J.H. Korber. 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16: 754-763.
- Heikkinen, R.K., M. Marmion y M. Luoto. 2012. Does the interpolation accuracy of species distribution models come at the expense of transferability?. *Ecography* 35(3): 276-288.



- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15): 1965-1978.
- Hill, J.K., C.D. Thomas y B. Huntley. 1999. Climate and habitat availability determine 20th century changes in a butterfly's range margin (February).
- Horsch, B. 2003. Modelling the spatial distribution of montane and subalpine forests in the central alps using digital elevation models. *Ecological Modelling* 168: 267-282.
- Hsu, R.C.C., W.L.M. Tamis, N.G.R. Raesde Snoo, J.H.D. Wolf, G. Oostermeijer y S.H. Lin. 2012. Simulating climate change impacts on forests and associated vascular epiphytes in a subtropical island of East Asia. *Diversity and Distributions* 18: 334-347.
- Hutchinson, M.F. 2004. ANUSPLIN Version 4.3. Fenner School of Environment and Society, Australian National University. Australia.
- Jarvis, H. y N. Stuart. 2001. A Comparison among strategies for interpolating maximum and minimum daily air temperatures. Part II : The interaction between number of guiding variables and the type of interpolation method. *American Meteorological Society*, pp. 1075-1084.
- Kienast, F., J. Bolliger y N. E. Zimmermann. 2012. Species distribution modeling (SDM) with GLM, GAM and CART. En: *Advanced Landscape Ecology- Lecture notes*, pp. 1-16.
- Kirkpatrick, M. y N.H. Barton. 1997. Evolution of a species' range. *The American Naturalist* 150(1): 1-23.
- Koh, L.P., R.R. Dunn, N.S. Sodhi, R.K. Colwell, H.C. Proctor y V.S. Smith. 2004. Species coextinctions and the biodiversity crisis. *Science* 305: 1632-1634.
- Kollas, C., C.F. Randin, Y. Vitasse y C. Körner. 2014. How accurately can minimum temperatures at the cold limits of tree species be extrapolated from weather station data?. *Agric For Met* 184: 257-266.
- Körner, Ch. y J. Paulsen. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal Biogeography* 31: 713-732.
- Kross, A., H. McNairn, D. Lapen, M. Sunohara y C. Champagne. 2015. Assessment of RapidEye vegetation indices for estimation of leaf area index and biomass in corn and soybean crops. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 34: 235-248.
- Lande, R. 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution. *Ecology* 63: 607-615.
- Lavandeira, C.C., K.R. Johnson y P. Wilf. 2002. Impact of the terminal cretaceous event on plant insect associations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 2061-2066.
- Leibold, M.A. 1995. The niche concept revisited mechanistic models and community context. *Ecology* 76(5): 1371-1382.
- Lillesand, T.M., R.W. Kiefer y J.W. Chipman. 2003. *Remote sensing and image interpretation* (5a ed.). Wiley.
- Lira-Noriega, A. y J.D. Manthey. 2014. Relationship of genetic diversity and niche centrality: a survey and analysis. *Evolution* 68: 1082-1093.
- Lobo, J.M., A. Jiménez-Valverde y R. Real. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17(2): 145-151.
- Martínez-Meyer, E., Díaz-Porras, D., Peterson, A. T., & Yáñez-Arenas, C. 2013. Ecological niche structure and rangewide abundance patterns of species. *Biology Letters*, 9(1), 20120637.
- McCullagh, P. y J.A. Nelder. 1989. *Generalized linear models*. Chapman & Hall/CRC. Londres.
- McVicar, T.R., T.G. Van Niel, L. Li, M.F. Hutchinson, X. Mu y Z. Liu. 2007. Spatially distributing monthly reference evapotranspiration and pan evaporation considering topographic influences. *Journal of Hydrology* 338(3-4): 196-220.

- Metternicht, G., L. Hurni y R. Gogu. 2005. Remote sensing of landslides: An analysis of the potential contribution to geo-spatial systems for hazard assessment in mountainous environments. *Remote Sensing of Environment* 98(2-3): 284-303.
- Morales, M., J. Otero, T. van der Hammen, A. Torres, C. Cadena, C. Pedraza, N. Rodríguez, C. Franco, J.C. Betancourth, E. Olaya, E. Posada y L. Cárdenas. 2007. Atlas de páramos de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. 208 p.
- Nabout, J.C., G. Oliveira, G. Magalhaes, M.R. Magalhaes y L.C. Terribile. 2011. Global climate change and the production of Pequi fruits (*Carycar brasiliense*) in the Brazilian Cerrado. *Nat. Conservation* 9: 55-60.
- Nagaraju, S.K., R. Gudasalamani, N. Barve, J. Ghazoul y G.K. Narayana-gowda. 2013. Do ecological niche model predictions reflect the adaptive landscape of species?: A test using *Myristica malabarica* Lam., an endemic tree in the western Ghats, India. *PLoS ONE* 8(11).
- Paulsen, J. y C. Körner. 2014. A climate-based model to predict potential treeline position around the globe. *Alpine Botany* 124: 1-12.
- Pearce, J. y S. Ferrier. 2000. An evaluation of alternative algorithms for fitting species distribution models using logistic regression. *Ecological Modelling* 128(2-3): 127-147.
- Phillips, S.J., R.P. Anderson y R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190(3-4): 231-259.
- Phillips, S. y M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- Radosavljevic, A. y R.P. Anderson. 2014. Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography* 41(4): 629-643.
- Rangel-Ch, O. 2000. Colombia diversidad biótica III. La región de vida paramuna de Colombia. Instituto Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C., Colombia.
- Rangel, T.F. y R.D. Loyola. 2012. Labeling ecological niche models. *Natureza & conservacao* 10(2): 1-8.
- Reed, H.R. 2004. Relationship between population size and fitness. *Conservation Biology* 19: 563-568.
- Rivera, D. y C. Rodríguez. 2011. Guía divulgativa de criterios para la delimitación de páramos de Colombia. 2011. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial e Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Sáenz-Romero, C., G.E. Rehfeldt, N.L. Crookston, P. Duval y J. Beaulieu. 2009. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Michoacán state, México. Impacts on the vegetation. *Revista Fitotecnia Mexicana* 35(4): 333-345.
- Sáenz-Romero, C., G.E. Rehfeldt, N.L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu y B.A. Richardson. 2009. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102(3-4): 595-623.
- Santaella, W. 2013. Modelos espaciales de la dinámica de la vegetación en escenarios de cambio climático en el «Timberline» selva nublada - páramo de la vertiente norte de la Sierra Nevada de Mérida (Venezuela); escenario B1 y situación constante. *Revista de Teledetección* 39: 63-82. ISSN: 1988-8740.



Sarmiento, C. y J. Cortés. 2013. Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia.

Sarmiento, C., C. Cadena, M. Sarmiento, J. Zapata y O. León. 2013. Aportes a la conservación estratégica de los páramos de Colombia: actualización de la cartografía de los complejos de páramos a escala 1:100.000. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia.

Schuster, C., T. Schmidt, C. Conrad, B. Kleinschmit y M. Förster. 2015. Grassland habitat mapping by intra-annual time series analysis – Comparison of RapidEye and TerraSAR-X satellite data. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 34: 25-34.

Sexton, J.P., P.J. McIntyre, A.L. Angert y K.J. Rice. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 415-436.

Smith, P.A. 1994. Autocorrelation in logistic regression modelling of species distributions. *Global. Ecol. Biogeogr. Lett.* 4(2): 47-61.

Sousa, C.H.R., C.G. Souza, L. Zanella y L.M.T. De Carvalho. 2012. Analysis of Rapideye's Red edge band for image segmentation and classification. *Proceedings of the 4th GEO-BIA*, Rio de Janeiro, Brazil, 7-9.

Suárez del Moral, P., y Chacón-Moreno, E. 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.

Thuiller, W. 2003. BIOMOD - optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9(10): 1353-1362.

Thuiller, W., M.B. Araújo y S. Lavorel. 2003. Generalized models vs. classification tree analysis: Predicting spatial distributions of plant species at different scales. *Journal of Vegetation Science* 14(5): 669.

Thuiller, A.W., D. Georges, R. Engler, M.D. Georges y C.W. Thuiller. 2012. Package "biomod2".

Torres, N.M., P. De Marco Jr., T. Santos, L. Silveira, A.T. Jácomo y J.A.F. Diniz-Filho. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Diver. Distrib.* 18: 615-627.

Travis, J.M.J., R.W. Brooker y C. Dytham. 2005. The interplay of positive and negative species interactions across an environmental gradient: insights from an individual-based simulation model. *Biol. Lett.* 1: 5-8.

Wright, I.J., P.B. Reich, M. Westoby, D.D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers y R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428(6985): 821-827.

Yañez-Arenas, C., R. Guevara, E. Martínez-Meyer, S. Mandujano y J.M. Lobo. 2014. Predicting species abundances from occurrence data: effects of sample size and bias. *Ecological Modelling* 294: 36-41.

Zimmermann, N.E. y F. Kienast. 1999. Predictive mapping of alpine grasslands in Switzerland: species versus community approach. *Journal of Vegetation Science* 10: 469-482.





