

Citar como:

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.

LOS PARAMOS ANDINOS COMO REGION NATURAL CARACTERISTICAS BIOGEOGRAFICAS GENERALES Y AFINIDADES CON OTRAS REGIONES ANDINAS

MAXIMINA MONASTERIO
Facultad de Ciencias
Universidad de Los Andes
Mérida, Venezuela

Introducción

El Páramo Andino como área geográfica se localiza en el Norte de la Cordillera de Los Andes, extendiéndose por cuatro países de Sudamérica tropical: Norte del Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela; ocupando en los tres últimos países toda la extensión de las altas Cordilleras Andinas por arriba de los 3.000 a 3.500 m. En cambio en el Perú sólo se encuentra en la porción Norte de la Cordillera Oriental (Figura 1). Su rango latitudinal abarca desde los 8° S en el Perú (Troll 1968) hasta los 11°N en el macizo de Santa Marta en Colombia, máxima avanzada latitudinal de la Región Paramera, observándose desde sus cumbres el mar Caribe (Monasterio 1971).

No conocemos si había una denominación indígena de la Región actualmente llamada Páramo en Ecuador, Colombia y Venezuela. Al llegar los españoles (llamados *conquistadores* en el mundo Ibérico e *invasores* en el mundo Andino) a las altas tierras andinas después de atravesar selvas y sabanas en las tierras bajas, se vieron impactados por la analogía de la vegetación, los paisajes y el clima altiandino con los páramos y las parameras existentes en las altillanuras de la Península Ibérica. Ello motivó la denominación de páramo que se arraigó en el acervo popular y ha persistido hasta nuestros días.

Otra situación diametralmente opuesta ocurrió en las cordilleras del Perú, Bolivia, Norte de Chile y Argentina. Allí los Andes con climas más secos eran asiento de Altas Civilizaciones, un denso poblamiento humano con economías agropastoriles que implicaban grandes concentraciones de rebaños autóctonos, caracterizaban a esta Región llamada Puna en lengua Quechua (Tierras altas de la Cordillera). La denominación indígena de Puna fuertemente arraigada y de gran significado como región geográfica, ecológica y cultural ha perdurado hasta ahora.

El Páramo por el contrario, región de más escaso y tardío poblamiento durante la época precolombina, no heredó la huella etimológica de las lenguas indígenas a excepción del norte del Perú donde el Páramo se llama Jalea, pero por la menor importancia de esta región con respecto a la Puna y su escasa densidad de poblamiento humano no se ha impuesto su nombre como extensión a los otros países con páramo sino por el contrario se utiliza también la denominación de Páramo para la Jalea peruana.

Páramo es una de las palabras más antiguas de las lenguas ibéricas (Entwistle, 1969) se encuentra en una inscripción Leonesa perteneciente a los habitantes de las altas llanuras del Noroeste de la Península que data del siglo II DC. Según Entwistle: "La transferencia de páramo de las mesetas Ibéricas a los Andes es natural, estos últimos se ven azotados por la

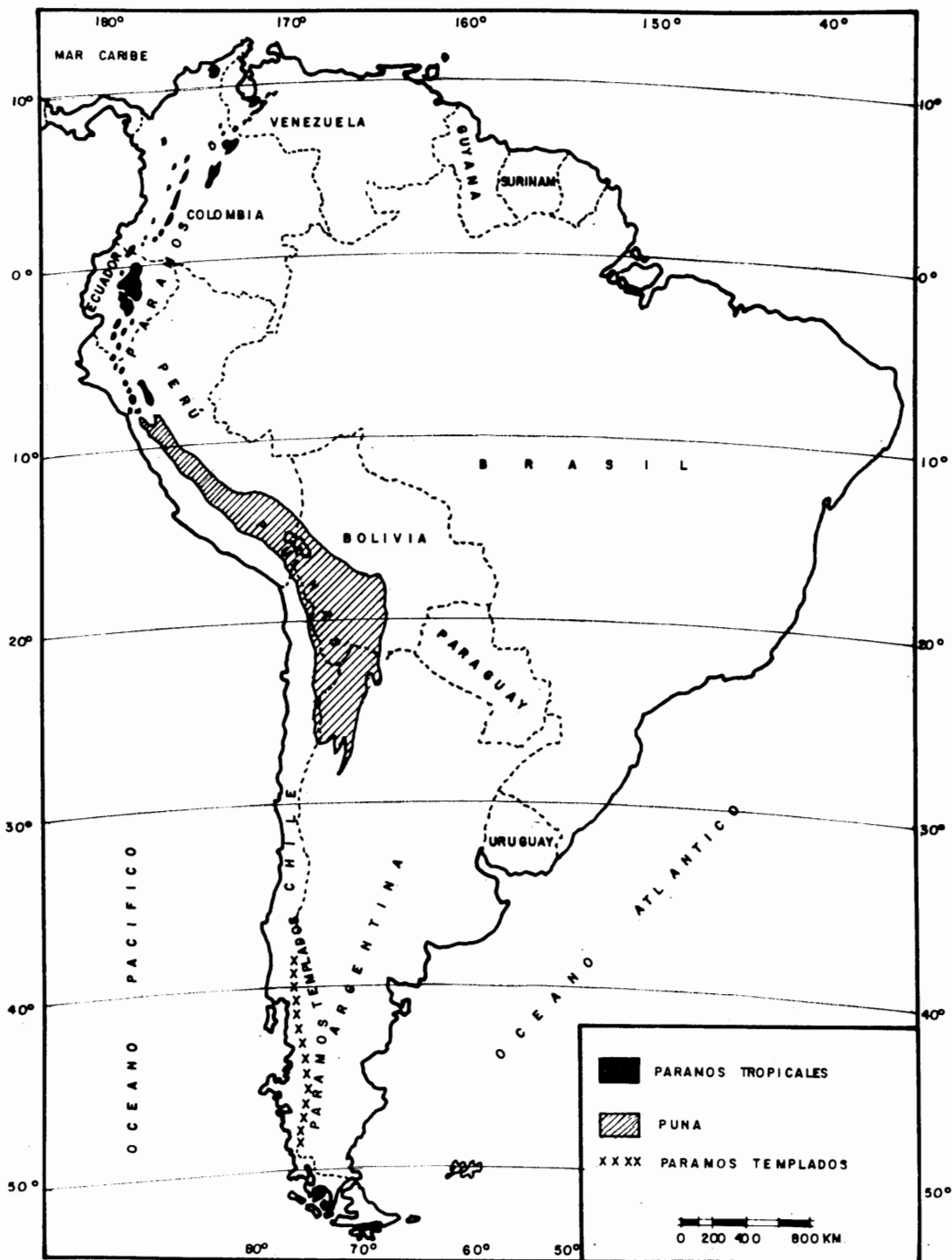


FIGURA 1: Mapa esquemático de Sudamérica que muestra la distribución "insular" de los Páramos en los Andes Ecuatoriales (11°N-8°S), y de la Puna geográficamente continua (8°S-27°S). Los Páramos templados se encuentran en el extremo Sur del eje andino (40°-50°).

nieve y la lluvia de modo que páramo adquiere también el sentido de llovizna". Según el Diccionario Etimológico Corominas: Paramus* es voz prerromana oriunda del Noroeste de la Península, la terminación -AMUS podría corresponder a una derivación celta pero no a una procedencia ibérica. Este hecho es apoyado por la toponimia frecuente de PARAME en la Región Celta francesa (Bretagne).

El Páramo Andino como región natural

Intentaremos seguidamente definir sucintamente el Páramo Andino como región natural. Latitudinalmente toda su área se encuentra en una situación tropical, casi ecuatorial. La mayor superficie de páramos se localiza aproximadamente entre los 8°N (Colombia y Venezuela) y los 2°S (Ecuador), a lo largo de las Cordilleras Orientales, Centrales y Occidentales. Prolongaciones hacia el Norte se encuentran en el Macizo Isla de Santa Marta (11°N) y hacia el Sur en la Cordillera Oriental del Perú, la Jalca, que llega hasta los 8°S. La situación casi ecuatorial del Páramo Andino lo diferencia de la Puna (que se extiende hasta 27°S, Cabrera 1968), ello tiene implicaciones ecológicas fundamentales, condicionando en los páramos ritmos ambientales cercanos a los patrones ecuatoriales: fotoperiodismo tendiente a lo constante, isoterminia notable a lo largo del año; con ciclos climáticos preponderantemente diurnos, repetitivos a través del tiempo. Aunque existen páramos que tienden a una repartición homogénea en los aportes hídricos en otros son las precipitaciones con sus patrones estacionales las que introducen los impulsos de cambios más importantes en este ambiente, particularmente la estacionalidad anual hídrica o aún las variaciones en el recurso agua a través de fluctuaciones que operan en ciclos temporales de mayor período, lo cual será discutido en los capítulos 3, 8 y 9 de este volumen.

El rango altitudinal que ocupa esta región natural sitúa en general su límite inferior arriba de los 3.000 m (lo que corresponde en la mayoría de los casos al límite superior continuo de los

Bosques y Selvas Andinas. Esta cota altitudinal inferior de la Región Paramera está sujeta a variaciones locales de acuerdo a las distintas cordilleras, vertientes y laderas, en función de variables ambientales tales como: precipitación, exposición, pendiente, insolación-nubosidad; y también en relación con la masa relativa de los distintos sectores cordilleranos. Cuatrecasas (1968) sitúa el límite inferior entre 3.200 y 3.800 m para Colombia, sin embargo en los páramos de Venezuela este límite se encuentra principalmente entre 3.000 y 3.400 m (localmente pueden incluso presentarse páramos a 2.500 m, Páramos de Las Coloradas, Quirorá, El Molino, en la Cordillera de Mérida). Su límite superior se halla en el entorno de las líneas de nieves perpetuas, 4.500 a 4.800 m, según las distintas cordilleras andinas en función del estado de evolución de sus glaciares. El límite altitudinal inferior, aunque puede ser variable según las áreas, corresponde aproximadamente a una temperatura media anual de 10°C (Cuatrecasas, 1968; Monasterio y Reyes, Capítulo 3).

Desde el punto de vista hídrico hasta hace poco se generalizaba que los páramos eran áreas permanentemente húmedas y nubladas. Esta visión de los páramos es en cierto modo válida si la comparamos con la Región de Puna, más seca y de cielo despejado y alta insolación. Sin embargo, un análisis un poco más profundo de la información climática de los páramos nos hace ver que existe una gran variabilidad ambiental al nivel de clima regional, así como de meso y microclimas. Existen páramos permanentemente húmedos y de gran nubosidad, fundamentalmente en Colombia y Ecuador, con más de 2.000 mm de precipitación anual; estos países andinos fueron tradicionalmente los más explorados. En Venezuela coexiste un amplio rango de condiciones hídricas de páramo desde los permanentemente húmedos con 1.800 mm de precipitación repartidos a lo largo del año, hasta

(*) Paramus significa: campo desierto, raso y descubierto a todos los vientos; que no se cultiva ni tiene habitación alguna; cualquier lugar sumamente frío y desamparado etc. (Corominas 1954).

páramos secos con 650 mm distribuídos en una sola estación de lluvias. Estos páramos secos convergen a climas de Puna tanto por sus valores de precipitación como por la distribución netamente concentrada de las lluvias en una sola época del año. Los patrones climáticos de la Puna fueron analizados por Cabrera (1968), Winterhalder y Brooke Thomas (1978). Debemos señalar que esta notable frontera entre clima de páramo y puna, donde convergen la Puna más húmeda con los Páramos más secos, se produce entre las áreas más distantes de estas dos regiones naturales (en Venezuela en localidades situadas a 8°N, en Perú en localidades situadas entre 14° - 20°S. Este carácter puneño de algunos páramos en Venezuela parece haber sido de fundamental importancia en los patrones de distribución del poblamiento humano altimontano en la Venezuela prehispánica, como analizaremos en el Capítulo 6.

Para interpretar y tratar de definir esta región natural es necesario referirnos brevemente a su origen y evolución Plio-Pleistocena y Holocena, dejando sentado que estos temas serán tratados por Schubert en el Capítulo 2 y por Salgado Labouriau en el Capítulo 5.

El levantamiento final de Los Andes y los episodios glaciales durante el Plio-Pleistoceno fueron la base de la estructuración y modelado de los habitats que configuran el Páramo Andino, estos hechos han sido documentados muy claramente por van der Hammen (1974) para los Andes del Norte de Sudamérica, y para situaciones ecuatoriales homólogas en las altas montañas del Este de Africa por Livingstone (1967 y 1975). Estos episodios Plio-Pleistocenos que se prolongaron en parte en el Holoceno, produjeron un nuevo tipo de ecología en Sudamérica (Monasterio 1971): la Alta Montaña Tropical, caracterizada por su régimen isotérmico equivalente en ritmo al de los pisos bajos del trópico pero diferente de ellos por sus condiciones de bajas temperaturas, estructurándose así habitats criotérmicos tropicales y ecuatoriales.

A los drásticos eventos glaciales (ciclos de glaciación-deglaciación encadenados) se sucedieron en la Alta Montaña Tropical climas periglaciales

que controlan en el presente la ecología de las diversas zonas altimontanas (Monasterio, Capítulos 4 y 7; Schubert, Capítulo 2). En la región de los páramos, si establecemos una zonificación altitudinal a partir de la línea de nieves perpetuas o zona nival, vemos que por debajo de esta línea el clima periglacial es activo, determinando una fuerte morfogénesis sobre el substrato. En los páramos de Venezuela la actividad periglacial presente se evidencia hasta los 3.600 m, por debajo de esta cota los rasgos periglaciales son fundamentalmente heredados, la actividad periglacial actual es escasa. Las huellas morfológicas heredadas nos evidencian las oscilaciones climáticas recientes de esta región altimontana (Schubert, Capítulo 2; Monasterio y Reyes, Capítulo 3).

El rango altitudinal que ocupan los páramos andinos desde su límite inferior (arriba de los 3.000 m) hasta la línea de nieves perpetuas corresponde por lo tanto a una sucesión que tradicionalmente se llama de *pisos o franjas* altitudinales que han sufrido tanto un impacto diferencial de los eventos glaciales como del grado de *stress* del clima periglacial pasado o presente, que actuaron con distinta intensidad a lo largo de un gradiente altitudinal. Los páramos más bajos caracterizados por climas fríos, 10-7°C de temperatura media anual y un número relativamente pequeño de días con heladas al año, estuvieron sometidos a un clima periglacial en el pasado reciente. A medida que ascendemos en localidades con 5-3°C de media anual se presentan las condiciones de clima periglacial activo. Los climas periglaciales intensos se hacen sentir por arriba de los 4.000-4.300 m, lo que corresponde aproximadamente a 2°C de temperatura media anual, extendiéndose hasta la línea de nieves perpetuas con 0°C, ecotono entre clima periglacial y clima nival, Figura 2 y 3.

En Troll (1968) puede encontrarse una discusión detallada de la zonificación en los Altos Andes Tropicales, donde se analizan comparativamente los pisos altitudinales en las regiones de Páramo y Puna.

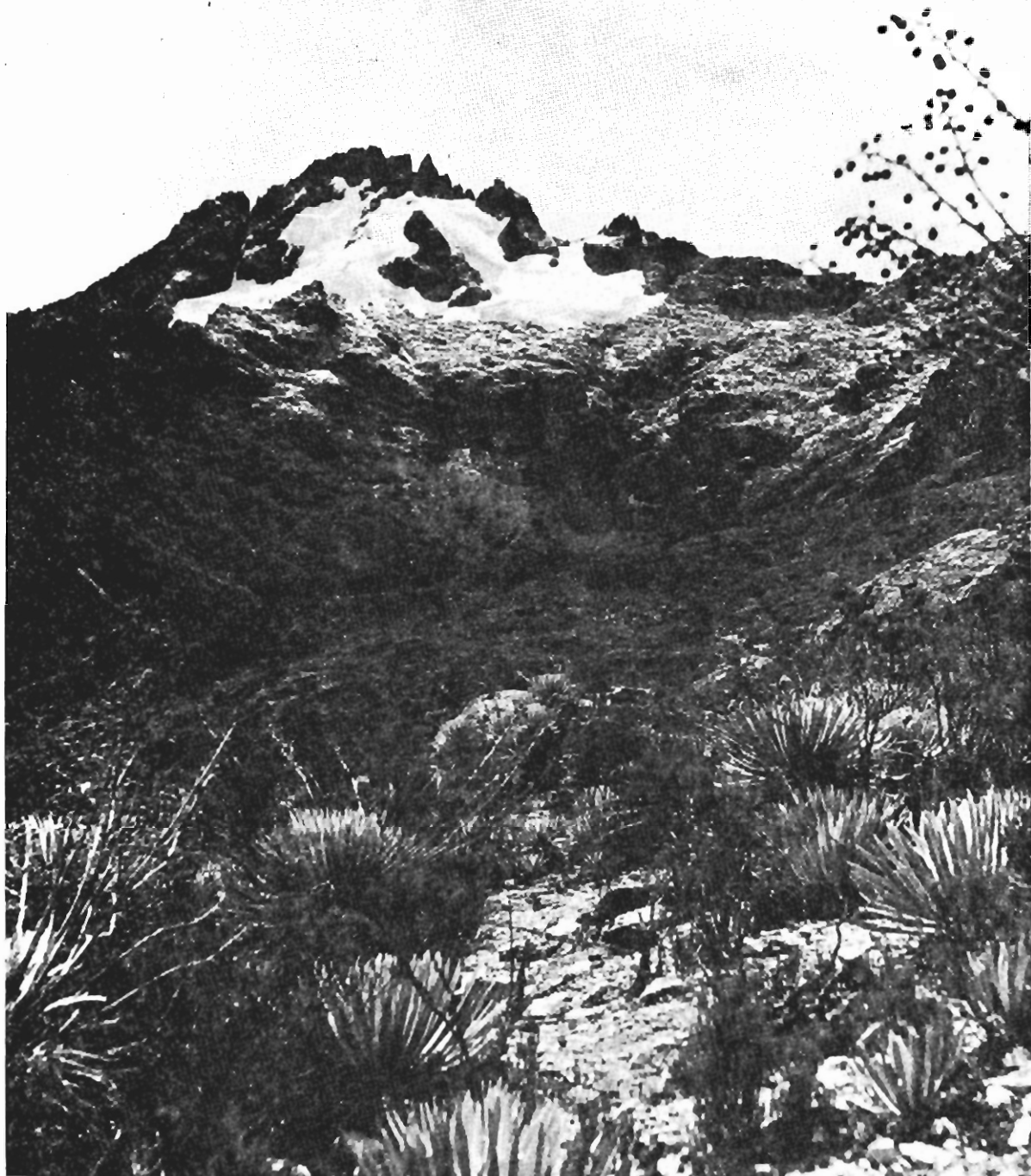


FIGURA 2: Pico Bolívar (5.007 m) en la Sierra Nevada de Mérida, El casquete nival desciende hasta 4.800 m; en primer plano: Rosetal de *Espeletia moritziana*, (Fotografía: Mario Fariñas).

Vegetación y Flora.

No pretendemos hacer una revisión exhaustiva de los numerosos autores que han contribuido al conocimiento de la flora de los páramos ya que ello, como ya señalamos en el prefacio, está fuera de la orientación de este volumen, enfocado fundamentalmente al análisis de aspectos relacionados con la historia y evolución del ambiente y los ecosistemas (capítulos 2 y 5) base para comprender las estrategias de poblamiento en los Altos Andes (tema tratado en los capítulos 6, 4 y 10 con respecto a las poblaciones humanas y de plantas). La diversidad de recursos ambientales (capítulo 3) y los ritmos determinantes del clima y microclima (capítulos 8 y 9) son un marco de referencia para explicar mejor los patrones de poblamiento. Haremos por lo tanto un breve análisis que permita caracterizar la flora y la vegetación del páramo a la escala de región natural.

Las primeras descripciones sobre la vegetación y la flora de los Páramos Andinos son debidas a Humboldt (1817) y a Goebel (1891) este último autor especialmente para los páramos de Venezuela. Posteriormente, descripciones detalladas de la vegetación y la flora fueron realizadas por Weberbauer (1911, 1945) para la Jalca peruana y por Diels (1934, 1937) para los páramos de Ecuador. A partir de 1934 se inicia la serie de trabajos florísticos y biogeográficos de Cuatrecasas (1934-1978) que constituyen hasta ahora el mayor aporte al conocimiento de la flora paramera. Debemos mencionar asimismo el trabajo de Smith y Koeck (1935) sobre *Espeletia*.

En Venezuela la flora de los páramos ha sido estudiada principalmente por Aristeguieta (1964), Vareschi (1970) y Smith (1971) y es en base a la labor de estos autores que se basa la clasificación florística de las formaciones y comunidades vegetales analizadas en este volumen (Capítulos 4 y 10).

Desde el punto de vista fitogeográfico Cabrera (1957) incluye a esta región dentro del Dominio Andino, constituyendo dentro de él un área específica y bien delimitada: la Provincia del

Páramo. El Dominio Andino, incluido por Cabrera en la Región Neotropical, se caracteriza por la ausencia de familias endémicas pero tiene en cambio muchos endemismos genéricos. Las familias más importantes: *Compositae*, *Graminae*, *Cyperaceae*, *Cruciferae*, etc., son cosmopolitas. Otras son predominantemente del hemisferio Norte como las *Geraniaceae*, *Valerianaceae*, etc., pero con áreas reducidas en el Hemisferio Austral. Otra familia que en el páramo toma formas características las *Bromeliaceae*, es exclusiva del trópico americano. No existen en el Dominio Andino familias originarias de la Región Antártica e incluso los géneros de origen antártico son muy escasos.

Las familias más importantes están representadas bien por géneros cosmopolitas, como *Poa*, *Festuca*, *Stipa*, *Gnaphalium* y *Senecio*, bien por géneros templado-boreales y géneros endémicos que mencionaremos posteriormente. Sólo un pequeño grupo puede considerarse antártico: *Acaena* (*Rosaceae*), *Azorella* (*Umbeliferae*), etc. A nivel específico, según Cabrera, la mayoría de las especies del Dominio Andino son formas de origen tropical adaptadas poco a poco a las condiciones de alta montaña a medida que se elevaba la Cordillera de los Andes. Cabrera caracteriza sucintamente la Provincia del Páramo: "predominancia de gramíneas cespitosas de los géneros *Deyeuxia* (*Calamagrostis*) y *Festuca* y entre las dicotiledóneas: *Espeletia*, *Werneria*, *Loricaria*, etc."

Para Cuatrecasas (1958) la flora básica de los páramos es de origen americano tropical, habiéndose diferenciado las principales estirpes de abajo hacia arriba siguiendo las rutas del gradiente altitudinal. Las *Espeletias* "caulirrósculas" tienen sus ancestros en las formas arbóreas que se hallan en los bosques andinos. Existen también taxones de origen austral como *Gentiana*, *Halenia* (*Gentianaceae*), *Draba* (*Cruciferae*), *Arenaria* (*Caryophyllaceae*), etc., y de origen boreal, tales como *Azorella* (*Umbeliferae*), *Acaena* (*Rosaceae*), *Ortosanthus* (*Iridaceae*), *Muehlenbeckia* (*Polygonaceae*), etc., pero tienen menor importancia en la flora y la vegetación.

Cuatrecasas (1958) divide al Páramo desde el punto de vista de la vegetación y la flora en 3 subpisos:

1. El Subpáramo, dominado por arbustos cuyos géneros principales pertenecen a la familia de las *Compuestas* (*Bacharis*, *Senecio*, *Loricaria*, *Gynoxis*, *Stevia*, *Eupatorium*, *Diplostephium* etc.); *Gutiferae* (*Hypericum*); *Ericaceae* (*Gualtheria*, *Befaria*, *Pernetia*, *Vaccinium*, etc.). Muchos de los géneros más importantes se han radiado y diversificado en el área, como *Bacharis* y *Diplostephium* (Cuatrecasas 1967 y 1968).
2. El Páramo propiamente dicho, caracterizado principalmente por gramíneas fasciculadas de los géneros *Calamagrostis* y *Festuca* y las formas "caulirrosulas" de innumerables *Espeletias*. Es un piso de grandes endemismos genéricos y específicos, destacándose la gran diversificación de *Espeletia*.
3. El Superpáramo; se encuentra por encima de los 4.500 m y llega hasta la línea de nieves perpetuas, sometido a heladas recurrentes y frecuentes nevadas. En el Superpáramo, citando a Cuatrecasas, se encuentran muchos endemismos localizados en razón de que este piso tiene un fuerte carácter insular ocupando sólo casquetes aislados. Las especies más características del Superpáramo son de la sección *Culcitium* del género *Senecio*, plantas cubiertas de "densa lana blanca" como *Senecio canescens*, *S. cuyensis*, *S. santanderensis*.

Debemos hacer notar que en los páramos de Venezuela no existe una franja equivalente al Superpáramo de Colombia, ni la sección *Culcitium* tiene representantes tan típicos morfológicamente, sobre los 4.500 m. En Venezuela las *Espeletias* arborescentes que sobrepasan los 2 m de altura llegan hasta los 4.600 m (Figura 3) y entre los 4.600 hasta el límite nival, aproximadamente a los 4.800 m en la Sierra Nevada de Mérida, se extiende la formación vegetal del Desierto Periglacial, interdigitado a esa altura con las lenguas remanentes de los glaciares, (Figura 2 y 3) ver también (Capítulo 4).



FIGURA 3: La fotografía muestra la base del Pico Bolívar: *Espeletias* arborescentes (*Espeletia moritziana*) alcanzan en esta área su límite altitudinal superior, 4.600 m. Una franja (4.600-4.800 m) de Desierto Periglacial formado por rosetas acaules (*Draba spp.*, etc.) limita con el glacial del Pico Bolívar. (Foto Mario Fariñas).

Si bien los páramos a lo largo y ancho de su área geográfica comparten muchas similitudes en ambiente, fauna, flora y vegetación, debemos tener presente las diferencias en cada conjunto cordillerano, serranía o aún en cada localidad. El área paramera de Venezuela, a la luz de recientes investigaciones ecológicas, nos hace ver las diferencias existentes con respecto a la zonación vertical y a la distribución horizontal de los páramos según las áreas geográficas. La zonación vertical de Cuatrecasas que representa la situación de los páramos de Colombia no es extrapolable en su conjunto a los páramos de Venezuela, ello nos ha llevado a otra división vertical del área paramera en la cual sólo hemos

delimitado 2 zonas altitudinales: el Piso Andino y el Piso Altiandino, los cuales serán analizados en el Capítulo 4. Por lo tanto la agrupación del área geográfica Páramo en una única Región Natural se basa en la consideración a pequeña escala de sus fuertes similitudes y convergencias a través de su área, modeladas en una historia y evolución similar Plio-Pleistocena y contemporánea. Ello si bien puede justificar la agrupación del conjunto de páramos en una sola Región Natural, hace necesario establecer en investigaciones futuras una subregionalización de esta gran área en base a sus diversidades específicas sectoriales.

Evolución de la Flora y de los Ecosistemas.

Los estudios paleobotánicos de van der Hammen (1972, 1974, etc.) han documentado que durante el Pleistoceno hubo oscilaciones drásticas en las fajas de vegetación de los altos Andes de Colombia. Durante los períodos glaciales las temperaturas bajaron provocando un corrimiento de las fajas de vegetación que en algunas áreas llegó a un descenso vertical de 1.500 m. Esta valiosa información paleobotánica ha servido de base para interpretar los cambios pleistocenos ocurridos en la flora de los altos Andes tropicales. Así Simpson (1975) considera que en los páramos la colonización de la flora fue impulsada durante los períodos glaciales y ocurrió según un modelo insular, como ya fuera postulado previamente por Vuilleumier (1970) para las aves del Páramo. En épocas glaciales, según Simpson, la migración directa fue posible por el descenso de los pisos de vegetación; en cambio los períodos interglaciales fueron épocas de aislamiento y diferenciación.

Monasterio (1977) analiza las implicaciones evolutivas y ecológicas del poblamiento vegetal en la región de los páramos. Partimos de la base que la flora de los páramos ha tenido un doble origen, por un lado están los elementos extratropicales ya citados, tanto australes como boreales, preadaptados a las bajas temperaturas pero no a la isotermia anual ni a la falta de una definida estación de crecimiento. Por otra

parte están los elementos de origen tropical, que habiéndose originado en los pisos mesotérmicos de la media montaña tropical debieron colonizar las alturas, adaptándose a las bajas temperaturas, pero pre-adaptados a los climas de ritmo diurno (Figura 4). Es en esta flora donde se encuentran las más notables adaptaciones morfofuncionales. Cabe señalar asimismo que la flora de origen neotropical se vuelve dominante precisamente en los habitats más extremos del Altiandino (Páramos Desérticos), colonizados y estructurados por las rosetas monocaules y gigantes de *Espeletia spp* (Capítulo 4).

Es de fundamental importancia para interpretar el poblamiento altimontano analizar la gama de formas de vida y su correspondiente dinámica de crecimiento y arquitectura, elementos básicos para la estructuración de la vegetación de los páramos andinos, y como asiento de nichos faunísticos, como lo señala Vuilleumier y Ewert (1978) para las aves. Cuatro formas de vida fundamentales constituyen las estrategias de poblamiento que dominan fisonómicamente las formaciones vegetales del páramo: 1. Los arbustos, especialmente exitosos en los páramos más bajos altitudinalmente (*Hypericum*, *Bacharis*, *Senecio*, *Pernetia*, etc.) 2. Las gramíneas perennes en macolla, con géneros como *Calamagrostis*, *Cortaderia*, *Agrostis*, *Festuca*, etc. 3. Las rosetas leñosas acaules o caulescentes, que constituyen las formas típicas de los páramos, sobre todo en Colombia y Venezuela, con géneros como *Espeletia*, *Puya*, *Lomaria*, *Lupinus*; 4. Los árboles, con muy pocas especies, de géneros como *Polylepis*, *Aragoa*, *Espeletia* y *Alnus*. Las combinaciones de estas formas originan diversas formaciones vegetales: *arbustales*, *rosetales*, *pajonales*, *estepas*, *praderas*, *desiertos*, *bosques*. Cada una integrada por diversas asociaciones florísticas y caracterizadas por condiciones particulares del habitat que las distinguen netamente por sus estrategias de funcionamiento, crecimiento y reproducción de tipos fisonómicos similares de la zona extratropical. En el Capítulo 4 se analizará el conjunto de formaciones y sus asociaciones respectivas en los páramos de Venezuela.



FIGURA 4: Las formas en roseta monocaule son elementos integrantes de los bosques andinos que limitan con el páramo. (Fotografía de Mario Fariñas en la Sierra Nevada de Mérida).

Si consideramos la cobertura vegetal de los páramos desde Perú hasta Venezuela, pueden establecerse diferencias fundamentales. La Jalca peruana y los Páramos de Ecuador están dominados fundamentalmente por gramíneas en macolla; la mayor parte de la biomasa de estos páramos es *pasto* estructurado en base a taxones que al nivel genérico son de origen extratropical, según Weberbauer (1945), probablemente templado-boreal, como *Calamagrostis*, *Festuca* y *Agrostis*. En Colombia la situación es intermedia, las dos formas fundamentales de la cobertura vegetal son gramíneas en macolla y rosetas acaulas y caulescentes. En Venezuela, si bien se presenta esta misma combinación dual, las formas en roseta cobran mucha mayor importancia, especialmente los Rosetales de *Espeletia* que se hacen dominantes en los páramos más secos del

piso Andino o en los térmicamente extremos del Altiandino. El dualismo pasto-roseta tiene implicaciones en el uso de la tierra influyendo notablemente en su potencialidad agropastoril. Debemos señalar que los páramos del Ecuador son regiones volcánicas, el volcanismo está presente pero en menor grado en Colombia y ausente por completo en los Andes de Venezuela, elemento clave en la evolución de los suelos altiandinos y su disponibilidad de nutrientes, factores que influyen notablemente las formas que estructuran la vegetación.

El conjunto taxonómico *Espeletia* (actualmente *Espeletinae*, Cuatrecasas 1976, 1978) encuentra en la Cordillera de Mérida (Venezuela) un área de irradiación-fragmentación-expansión donde todavía continúa la colonización de ciertos habitats. La cordillera de Mérida como uno de

los centros de diversificación y expansión ya fue señalada por Smith y Koch (1935) y analizada posteriormente en las investigaciones recientes y detalladas de Cuatrecasas (1978). *Espeletia* es en esta área el taxon de mayor éxito ecológico en el poblamiento de los ambientes más extremos desde el punto de vista térmico e hídrico y también en los habitats con climas más fluctuantes. La diversidad de arquitecturas, patrones de crecimiento, estrategias reproductivas ha permitido al género *Espeletia* colonizar una amplia gama de habitats y estructurar una serie numerosa de asociaciones y formaciones vegetales. Su potencialidad ecológica como un taxon exitoso se evidencia por su presencia en los habitats periglaciales más extensos de numerosas serranías (Figura 3).

El conjunto *Espeletia* en los Altos Andes de Venezuela ocupa un rango altitudinal de más de 2.000 m (desde 2.400 a 4.600 m). Su límite inferior corresponde actualmente a formaciones de pre-páramo, arbustales y bosques bajos de *Espeletia neerifolia*, coincidiendo la cota de 2.400 m con el límite de la zona periglacial pasada (ver Schubert Capítulo 2). El límite superior de *Espeletia* a 4.600 m coincide con la antigua línea de las nieves perpetuas en tiempos relativamente recientes Jahn (1931), Schubert (Capítulo 2); el rápido retroceso de los glaciares ha corrido esta línea actualmente casi a 4.800 m, por lo tanto es probable que *Espeletia* siga en los páramos de Venezuela ascendiendo a medida que los glaciares retroceden y el clima periglacial en las altas cumbres se hace menos extremo (Figura 2).

Enfocar la evolución en el tiempo de los sistemas ecológicos es vital para el análisis de la Alta Montaña Tropical; sólo utilizando una perspectiva evolutiva se puede obtener una comprensión satisfactoria. Ecosistemas estructurados bajo cambios drásticos, muchas veces catastróficos, en el pasado reciente, y sujetos en el presente a oscilaciones polianuales que condicionan e intercalan ciclos de mayor "stress" (ver Monasterio, 1971) ponen a las poblaciones de los Altos Andes al borde de la pérdida del equilibrio, como lo enfatizara recientemente van der Hammen (1978). Este medio paramero aparece

como dual, por un lado de constancia, dada por climas diarios repetitivos a través del tiempo, y por otro de cambios de cielo más largo que las estaciones anuales en las áreas extratropicales, cambios fundamentalmente originados en las oscilaciones cíclicas en el recurso agua. La evolución y adaptación implica entonces en las poblaciones "exitosas" la presencia de "stocks" genéticos que involucren adaptaciones no sólo a los climas diarios, sino adaptaciones que les permitan enfrentar variaciones a través del tiempo y por lo tanto capacidad para asimilar probablemente los cambios futuros.

Esta perspectiva evolutiva en ecología, señalada por Livingstone (1975) en relación con el Africa ecuatorial altimontana, debè ser un alerta para la comprensión de los ecosistemas de los trópicos periglaciales que han evolucionado hasta el presente sujetos a cambios ambientales de distinta intensidad y frecuencia. Livingstone puntualiza que debe aclararse la idea de muchos biogeógrafos de que los cinturones o pisos de vegetación en las montañas representan comunidades estables en las cuales las especies que las integran tienen una asociación obligatoria una con otra. Los registros de polen indican que éste no es en general el caso, sino que hay una tendencia para los taxa de los pisos montanos a tener un comportamiento individual, lo cual es importante considerar cuando se señalan los desplazamientos verticales de la vegetación durante los eventos glaciales. En el Altiandino de Venezuela es interesante señalar que el ascenso de la frontera de colonización vertical hacia las altas cumbres se ha realizado y se realiza en base a comunidades estructuradas por una sola especie. Estas comunidades monoespecíficas del Altiandino presentan soluciones propias al poblamiento de los diversos habitats periglaciales en el límite superior del páramo. Sus ajustes con el medio se hacen a nivel poblacional, presentando patrones demográficos altamente atípicos (Monasterio, 1971).

Insularidad geográfica y diversidad ecológica.

Los Andes Septentrionales están formados por unidades estructurales independientes: Cor-

dillera Occidental, Central y Oriental y su avanzada máxima latitudinal: el macizo de Santa Marta. Entre estas Cordilleras los grandes valles o lagos que las separan e interconectan a distintos niveles altitudinales constituyen barreras importantes para las poblaciones adaptadas a las condiciones eriotérmicas. Dentro de cada unidad estructural o cordillera también una serie de pasos interrumpen la continuidad cordillerana. Tales hechos hicieron que se establecieran comparaciones con un patrón de distribución insular de sus altas cumbres (Chardon, 1938; Murillo, 1951, quien lo compara con un archipiélago biológico). Vuilleumier (1970) superpuso al patrón insular de los Andes Septentrionales la distribución de las aves del páramo, tratando de probar si había una correlación entre el ambiente insular geográfico y el poblamiento y colonización de las aves parameras. Con los datos analizados por Vuilleumier en 1970, la colonización insular de las aves de páramo constituía un modelo altamente probable y fue además muy estimulante para plantear problemas al nivel de las poblaciones vegetales. Sin embargo el trabajo más intensivo y detallado de este autor, Vuilleumier (1978, 1979) lo llevó a postular y trabajar otras hipótesis alternativas para explicar el poblamiento de las aves en los ambientes de páramo.

Según Vuilleumier se pueden postular tres vías alternativas para interpretar la historia geográfica y evolutiva de las aves altoandinas: 1) la competencia, 2) la insularidad, 3) la especiación. Un modelo de colonización insular no es suficientemente explicativo para interpretar la distribución y evolución de las aves altoandinas y por ello postula diversos procesos que podrían haber actuado en conjunto: competencia, insularidad y especiación pleistocena, produciendo efectos a corto, mediano y largo plazo respectivamente. Ello podría explicar con más probabilidad la evolución y distribución actual de las aves altoandinas, sin embargo según este autor al actuar en forma integrada los 3 procesos mencionados es difícil deslindar los efectos de cada uno.

El patrón geográfico insular de los páramos es un elemento ambiental sin duda fundamental

en la distribución de las poblaciones de plantas, animales y en la colonización y poblamiento humano. La discontinuidad de los páramos tiene que ser considerada para analizar el aislamiento y los patrones de evolución. Sin embargo la diversidad de biotopos en los Andes septentrionales, las múltiples ecologías contrastantes que se encuentran en mosaicos situados lado a lado, son variables a tener en cuenta cuando se quiere interpretar la distribución actual o pasada de las poblaciones de los Altos Andes. La evolución de los biotopos en el pasado y su configuración actual son elementos de fundamental importancia. La diversidad ambiental presente en los habitats actuales del Altiano nos debe llevar a valorar y darle énfasis a la *distancia ecológica* entre ellos.

Relaciones de los páramos con otros ambientes similares.

Por sus características eriotérmicas en condiciones casi ecuatoriales los Páramos Andinos se encuentran fuertemente emparentados desde el punto de vista ambiental con las Altas Montañas tropicales y ecuatoriales de otros continentes e islas oceánicas: Pisos Afroalpinos, Alta Montaña de Nueva Guinea, Hawai, América Central, etc. En estas áreas altimontanas han evolucionado biotas que presentan similitudes morfológicas y funcionales, produciéndose estrategias adaptativas altamente convergentes, como puede verse analizando los trabajos de Hedberg (1964), Coe (1967), Maberley (1973, 1974), Keek (1936), Weber (1959). Las rosetas gigantes monocaules han evolucionado paralelamente y en general a partir de diferentes taxones. Así en los Andes a partir de *Espeletia*, *Puya*, *Blechnum*, *Lupinus*, en el ambiente Afroalpino se originaron de *Lobelia*, *Senecio* etc. En Hawai de *Argyroxiphium*, en Nueva Guinea de *Cyathea*, *Blechnum* y en la Cordillera de Talamanca (Costa Rica) de *Puya* y *Blechnum*.

El ambiente tropical seco de la Puna en los Andes Centrales, si bien presenta menor grado de convergencia ecológica que los ambientes anteriormente citados, dado también por su situa-

eión menos ecuatorial dentro del trópico, es sin embargo la región de mayor contacto espacial con el páramo a lo largo de las Cordilleras Andinas. Flora, fauna, vegetación, ambiente y poblamiento humano tienen estrechos puntos de contacto (Cabrera 1968, Vuilleumier 1978, Wagner 1978, Monasterio 1980c). Páramos y Punas pueden ordenarse a lo largo de gradientes a varios niveles: latitudinal, climático, y de su poblamiento. Por último los páramos templados

andinos (Figura 1), definidos por Mann (1966) como Páramos Fríos, situados a más de 40° de Latitud Sur, presentan notables convergencias con los páramos ecuatoriales más húmedos, ya que su situación oceánica y de gran humedad condicionan ambientes donde se opacan los ritmos estacionales de las zonas templadas convergiendo su ecología con la de los climas a ritmos diarios.

BIBLIOGRAFIA

- ARISTEGUIETA, L. 1964. *Flora de Venezuela. Compositae*. Vol. X, 1 y 2 Edición Especial Instituto Botánico, 941 pág. Caracas.
- CABRERA, A. L. 1957. La Vegetación de La Puna Argentina. *Rev. Invest. Agric.* 11: 317-412.
- CABRERA, A. L. 1968. Ecología Vegetal de La Puna. En C. Troll, (Ed.): *Geo-Ecología de las Regiones Montañosas de las Américas Tropicales*. Proceeding of the Unesco México Symposium: 91-116.
- COE, M. J. 1967. *The Ecology of the Alpine Zone of Mount Kenya*, Junk, The Hague.
- CUATRECASAS, J. 1934. Observaciones Geobotánicas en Colombia. *Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat. Ser. Bot.* 27: 114 pág.
- CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la Vegetación Natural de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 10: 221-268.
- CUATRECASAS, J. 1967. Revisión de las especies colombianas del género *Baccharis*. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 13: 5-102.
- CUATRECASAS, J. 1968. Páramo Vegetation and its Life Forms. In Troll, C. (Ed.): *Geo-Ecology of the Mountains Regions of the Tropical Americas*. Proceedings of the UNESCO México Symposium: 163-186.
- CUATRECASAS, J. 1976. A new subtribe in the *Heliantheae* (Compositae): *Espeletiinae*. *Phytologia*, 35: 43-61.
- CUATRECASAS, J. 1978. Comparación Fitogeográfica de los Páramos entre las varias cordilleras desde Costa Rica al Perú. Seminario Internacional sobre Medio Ambiente Páramo.
- COROMINAS, J. 1954. Diccionario Crítico Etimológico de la Lengua Castellana. Editorial Gredos, Madrid.
- CHARDON, C. E. 1938. Apuntaciones sobre el origen de la vida en los Andes. *Bol. Soc. Cienc. Nat.* 5: 1-47.
- DIELS, L. 1934. Die Paramos der äquatorialen Hochanden. *Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss., Physik.-Math. Kl.*, 57-68.
- DIELS, L. 1937. *Beiträge zur Kenntnis der Vegetation und Flora von Ecuador*. Bibl. Bot. 116. Stuttgart.
- ENTWISTLE, W. J. 1969. *Las Lenguas de España: Castellano, Catalán, Vasco y Gallego-Portugués*, Ediciones ITSMO, Madrid.
- GOEBEL, K. 1891. Die Vegetation der venezolanischen Paramos. In Goebel, K: *Pflanzenbiologische Schilderungen*, Tl. 2, Marburg.
- HEDBERG, O. 1964. Features of Afroalpine Plant Ecology. *Acta Phytogeográfica Suecica*. 49: 1-114.
- HUMBOLDT, A. von. 1817. De Distributione Geographica Plantarum secundum coeli temperiem et altitudinem montium. Prolegomena. Paris.
- JAHN, A. 1931. El deshielo de la Sierra Nevada de Mérida y sus causas. *Cultura Venezolana*, 110: 5-15.
- KECK, D. D. 1936. The Silverswords of Hawaii. Carnegie Institution of Washington. *News Service Bulletin*, V: 75-78.
- LIVINGSTONE, D. A. 1967. Postglacial Vegetation of the Ruwenzori Mountains in Equatorial Africa. *Ecological Monographs*, 37: 25-52.
- LIVINGSTONE, D. A. 1975. Late Quaternary Climatic Change in Africa. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: 249-280.
- MABBERLEY, D. J. 1973. Evolution in the giant Grounsels. *Kew Bull.* 28: 61-96.
- MABBERLEY, D. J. 1974. Pachycauly, vessel-elements, islands and the evolution of arborecence in "herbaceous" families. *New Phytol.* 73: 977-984.
- MANN, G. F. 1966. *Bases Ecológicas de la Explotación Agropecuaria en la América Latina*. OEA.
- MONASTERIO, M. 1971. La Alta Montaña de América Tropical. Estudios Ecológicos en los Ecosistemas de Páramo. Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. 15 pág. multi.
- MONASTERIO M. 1977. Evolución de la vegetación en los altos Andes tropicales. IV Simposium Internacional de Ecología Tropical, Panamá.

- MONASTERIO, M. 1980a. Las formaciones vegetales de los Páramos de Venezuela. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, M. 1980b. Poblamiento Humano y Uso de la Tierra en los Altos Andes de Venezuela. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, M. 1980c. El Páramo de Mucubají dentro del cuadro general de los Páramos Venezolanos. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, M. y REYES S. 1980. Diversidad Ambiental y Variación de la Vegetación en los Páramos de Los Andes Venezolanos. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- MURILLO, L. M. 1951. Colombia. Un archipiélago biológico. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 8: 168-202.
- SALGADO-LABOURIAU, M. 1980. Paleoeología de los Páramos Venezolanos. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- SCHUBERT, C. 1980. Aspectos geológicos de los Andes Venezolanos: Historia, Breve síntesis, El Cuaternario y Bibliografía. En M. Monasterio (Ed.): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Ediciones de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- SMITH, A. C. and KOCH, M. F. 1935. The Genus *Espeletia*: A Study in Phylogenetic Taxonomy. *Brittonia*, 1, 479-530.
- SMITH, L. B. 1971. Flora de Venezuela. *Bromeliaceae*. Vol. XII. Edición Especial Instituto Botánico, 361 pág. Caracas.
- SIMPSON, B. B. 1975. Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology*, 1, 273-294.
- TROLL, C. 1968. The Cordilleras of the Tropical Americas. Aspects of Climate, Phytogeographical and Agrarian Ecology. In C. Troll (Ed.): *Geo-Ecology of the Mountains Regions of the Tropical Americas*. Proceedings of the UNESCO México Symposium: 13-56.
- VAN DER HAMMEN, T. 1972. Historia de la vegetación y el medio ambiente del norte sudamericano. Mem. de Symp. I. Congr. Lat. Am. de Bot., México, 3-9 de diciembre.
- VAN DER HAMMEN, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography*, 1, 3-26.
- VAN DER HAMMEN, T. 1978. Historia y Tolerancia de Ecosistemas Paramunos. Seminario Internacional sobre Medio Ambiente Páramo. 5-12 noviembre, Mérida, Venezuela.
- VARESCHI, W. 1970. *Flora de los Páramos de Venezuela*. Ediciones del Rectorado, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, 429 pág.
- VUILLEUMIER, F. 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America. *Am. Nat.* 104, 373-388.
- VUILLEUMIER, F. 1978. Insular biogeography in continental regions. III. The northern Andes of South America, a reappraisal (Manuscrito, 43 págs.).
- VUILLEUMIER, F. 1979. Comparación y Evolución de las Comunidades de Páramo y Puna. Mem. del Seminario Internacional sobre Medio Ambiente Páramo (en prensa).
- VUILLEUMIER, F. y EWERT, D. N. 1978. The Distribution of Birds in Venezuelan Páramos. *Bull. American Museum of Natural History*, 162: 49-90.
- WAGNER, E. 1978. Los Andes Venezolanos. Arqueología y Ecología Cultural. Ibero-Amerikanisches Institut, Preubischer Kulturbesitz, Berlín.
- WEBER, H. 1959. *Los Páramos de Costa Rica y su Concatenación fitogeográfica con los Andes Suramericanos*. Instituto Geográfico de Costa Rica.
- WEBERBAUER, 1911. Die Pflanzenwelt der Peruanischen Anden. Die Vegetation der Erde 12. Leipzig.
- WEBERBAUER, A. 1945. *El Mundo Vegetal de los Andes Peruanos*. Ministerio de Agricultura, Lima.
- WINTERHALDER, B. P. and THOMAS, R. B. 1978. Geocology of Southern Highland Peru. Institute of Arctic and Alpine Research, University of Colorado.