




Transición bosque altoandino – páramo: composición, estructura y fisonomía de la vegetación en la Cordillera Central de Colombia

High Andean Forest – paramo treeline: composition, structure, and physiognomy of the vegetation in the Cordillera Central of Colombia

Vanessa Correa ¹, María José Sanín ^{1,2}, Dino Tuberquia ¹

- Recibido: 26/Abr/2022
- Aceptado: 31/May/2022
- Publicación en línea: 11/Oct/2022

Citación: Correa V, Sanín MJ, Tuberquia D. 2023. Transición bosque altoandino – páramo: composición, estructura y fisonomía de la vegetación en la Cordillera Central de Colombia. *Caldasia* 45(1):174–186. doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v45n1.102305>

ABSTRACT

In the paramune regions from the northern Andes, the high Andean-paramo transition belt is diverse, variable, and understudied. The objective of this paper was to analyze 1) the composition, 2) the structure and 3) the physiognomy of the vegetation from this transition belt in the Belmira-Santa Inés paramo based on the Páramos Delimitation Methodology of Colombia. A total of 176 species were recorded according to the predictions there was no clear pattern in the richness distribution, diversity, and I.V.I. along the transition. At the composition level, a high turnover of species and families between sites and transition belts stands out, for which a species inventory is here provided. Thirteen life forms are typified being the tree, shrub, and herb life form the most abundant. The distribution of heights verified the tendency to decrease in the vertical gradient of the forest towards the upslope. Finally, the characterization of the physiognomic units described in this study shows that to delimitate the transition, besides the tall rosette–shrubland and the shrubland typologies, it is necessary to include the bromeliad forest and scandent forest units, since all together they represent a complex mosaic of plant communities that are scattered throughout the forest-paramo transition.

Keywords: Floristic composition, high mountain, treeline, tropical Andes, upper forest limit.

¹ Grupo de Investigación Biología CES, Universidad CES, Calle 10 A, No. 22-04, Medellín, Antioquia, Colombia, vcorrae@uces.edu.co

² Arizona State University West Campus, School of Mathematical and Natural Sciences, Glendale, Arizona.

* Autor para correspondencia.



RESUMEN

En las regiones paramunas del norte de los Andes, la franja de transición entre el bosque altoandino y el páramo es diversa, variable y poco estudiada. Se plantea como objetivo analizar 1) la composición, 2) estructura y 3) fisonomía de la vegetación de la transición, en el páramo de Belmira-Santa Inés, basados en la metodología para la delimitación de Páramos en Colombia. Se registraron 176 especies, que de acuerdo con las predicciones no muestran un patrón de distribución de la riqueza, diversidad e I.V.I de las especies a lo largo de la transición. Se destaca el alto recambio de especies y familias entre sitios del cual se aporta un listado de especies asociadas. Trece formas de vida fueron tipificadas siendo los hábitos árbol, arbusto y hierba los más abundantes. La distribución de las alturas verificó la tendencia a la disminución en el intervalo vertical del bosque conforme se asciende en la transición. El resultado de la caracterización de las unidades fisonómicas descritas muestra que, para delimitar la transición, además de las tipologías rosetal – arbustal alto y arbustal, se deben considerar las unidades fisonómicas bosque de bromelias y bosque de escandentes, ya que en su conjunto representan el complejo mosaico de comunidades vegetales que se intercalan en la transición bosque-páramo.

Palabras clave: Alta montaña, Andes tropicales, composición florística, ecotono, límite superior del bosque.

INTRODUCCIÓN

En el norte de los Andes, la línea superior de bosque ha sido comprendida como la transición entre los bosques montanos enanos, denominados también como subpáramo, bosque paramero o ceja andina y la vegetación abierta dominada por gramíneas (Ramírez *et al.* 2009, González *et al.* 2011, Llambí 2015). Se reconoce como el límite superior de esta transición, a la zona donde pequeñas islas de arbustos se encuentran insertas en diferentes comunidades del páramo abierto, mientras que, en el límite inferior, ocurre una transición más o menos gradual entre el bosque paramero y el bosque altoandino, conocido también como selva nublada o de niebla (Llambí 2015).

La elevación y la conformación de esa transición pueden variar en función de la heterogeneidad espaciotemporal andina (Llambí 2015). Las causas y los mecanismos de la posición altitudinal de la transición aún no son claros; sin embargo, a escala global, en algunos casos la temperatura parece jugar un rol importante (Körner y Paulsen 2004, Mainali 2020), mientras que, a escala regional, operan diferentes combinaciones de los factores bióticos, abióticos y antropogénicos (Bader 2007, Bader 2008, Cierjacks 2007, Rodríguez *et al.* 2011, Mainali 2020). Por lo anterior, se considera que esta franja es particularmente sensible a los cambios climáticos, al presentar un potencial de colonización o avance del bosque sobre el páramo según sea la

plasticidad fisiológica de los elementos del bosque (Bader 2007, Arzac *et al.* 2011).

La coexistencia de elementos del bosque altoandino y el páramo en esta transición, con árboles y arbustos que se entremezclan, da lugar a una alta heterogeneidad en la composición, la estructura y la fisonomía de la vegetación, por lo que se considera la transición como una franja en extremo diversa (Rangel-Ch 2000, Ramírez *et al.* 2009, Llambí 2015, Sarmiento y León 2015). Esta zona presenta un mosaico complejo de comunidades (González *et al.* 2011, Llambí 2015, Sarmiento y León 2015), que incluye ecotonos de amplitud variable con una disminución progresiva o abrupta de la altura máxima del componente leñoso, desde el bosque hacia el páramo (Bader 2007, González *et al.* 2011, Rodríguez *et al.* 2011, Llambí 2015).

De los países de esta región, en términos absolutos, Colombia concentra la mayor superficie de páramos (Hofstede *et al.* 2003, Cortés-Duque y Sarmiento 2013, Llambí y Cuesta 2014). A pesar de que en los Andes del norte, el páramo es considerado como la provincia tropical más diversa en la Tierra, con alrededor de un 60 % de especies endémicas (Anthelme y Peyre 2019), su transición con el bosque ha recibido poca atención (Sarmiento y León 2015), por lo que es imperante mejorar el conocimiento a la escala local, en especial sobre los páramos de las cordilleras Occidental y Central de Colombia en los que se han publicado

significativamente menos trabajos respecto a la Cordillera Oriental (Hofstede 2014, VegParamo.com 2015).

Este trabajo tiene como objetivo principal contribuir al conocimiento y comprensión de la franja transicional entre el bosque alto andino y el páramo, en una fracción del complejo paramuno Belmira-Santa Inés ubicado al extremo norte de la Cordillera Central de Colombia en el departamento de Antioquia. Es así como a partir de un análisis de la vegetación se caracterizó: 1) la composición florística, 2) la estructura y 3) la fisonomía de la vegetación a lo largo de la franja de ecotonía.

Se presume la ocurrencia de una riqueza alta de especies, aportada por familias representativas de la alta montaña como Orchidaceae, Ericaceae y Asteraceae con algunas especies que se comparten a lo largo del ecotono y otras exclusivas de la franja superior o inferior de la transición. Así mismo, se busca completar un listado de especies del área de estudio. Con respecto a la estructura vertical de la vegetación el propósito es elucidar cuáles especies y formas de vida participan en el patrón de disminución en altura de la vegetación hacia el páramo que es característico de este sistema. Por último, con respecto a la fisonomía, se esclarecen a escala del paisaje las unidades fisonómicas que conforman la transición del páramo de Belmira-Santa Inés.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El Páramo de Belmira-Santa Inés se encuentra al norte de la Cordillera Central de los Andes colombianos. Este complejo alcanza hasta 3369 m de altitud (Callejas Posada y Idárraga Piedrahíta 2011) y abarca cerca de 10 621 ha (Resolución 0497 de 2016). De acuerdo con el sistema de clasificación de zonas de vida de Holdridge, este páramo corresponde al bosque pluvial Montano (bp-M) (Morales *et al.* 2007, Callejas Posada e Idárraga Piedrahíta 2011).

Los sitios muestreados fueron ubicados en la porción sureste del complejo paramuno, en jurisdicción del municipio de Belmira, en los sectores de El Morro y Sabanas, entre los 2860 y 3200 m de altitud. A partir de exploraciones previas, se identificaron sitios donde la vegetación fuera continua entre el bosque altoandino y el páramo abierto, y donde la topografía y distancia al campamento base permitieran establecer los sitios de muestreo. Para conocer

la historia de uso del suelo en la región se realizaron entrevistas informales a guardabosques, guías, cargueros y habitantes de áreas adyacentes al páramo.

Una vez seleccionados los sitios, se establecieron cinco estaciones (E) en la franja de transición (Fig. 1a). El número de unidades muestrales en el sector de El Morro (cuatro estaciones) fue mayor que en Sabanas (una estación) dado que el páramo en este sector es más extenso, la transición tiene una mayor continuidad y las condiciones topográficas son más favorables.

Para determinar la presencia de la zona de transición entre el bosque altoandino y el páramo, se consideró la metodología para la delimitación de páramos en Colombia (Sarmiento y León 2015), teniendo en cuenta el patrón de distribución de las comunidades vegetales que han sido ampliamente utilizadas en la zonificación de las franjas de alta montaña (Hofstede *et al.* 2003, Keating 1999, Rangel-Ch 2000). Una vez identificada la franja ecotonal, a lo largo de cada estación, se establecieron tres transectos (T), superior, medio e inferior (Fig. 1b). Para efectos de este trabajo, los transectos fueron ubicados de la siguiente forma: superior (T1), toda área adyacente o cercana al borde del páramo abierto, donde aún es evidente la presencia de *Calamagrostis effusa* (Kunth) Steud.; inferior (T3), por encima de la línea del bosque de robles *Quercus humboldtii* Bonpl., o donde hubiese agrupaciones de bromelias o escandentes como elemento dominante; y medio (T2), entre T1 y T3 donde hubiese un cambio evidente en la fisonomía de la cobertura vegetal entre dichos transectos (Fig. 1c). El anexo 1 describe los atributos generales relacionados con la localización de las estaciones y los transectos.

Registro de información

Se establecieron quince transectos de 12,5 x 4 m a lo largo de la transición (cinco estaciones, tres transectos por cada estación), entre marzo y diciembre de 2016. Cada transecto, se dividió en cinco subtransectos (ST) de 4 x 2,5 m (Fig. 1d). Para el levantamiento de la información se tomaron datos de cada morfoespecie vascular con un diámetro basal ≥ 2 cm a 30 cm del suelo. Las morfoespecies vasculares que tuvieran un diámetro < 2 cm, de porte herbáceo o escandente o cuya individualización fuera difícil debido a su forma de crecimiento, fueron registradas a partir de porcentajes de cobertura con respecto a cada subtransecto. Debido al alcance de este trabajo y a la complejidad de los sitios del muestreo (alta densidad de la vegetación), al eva-

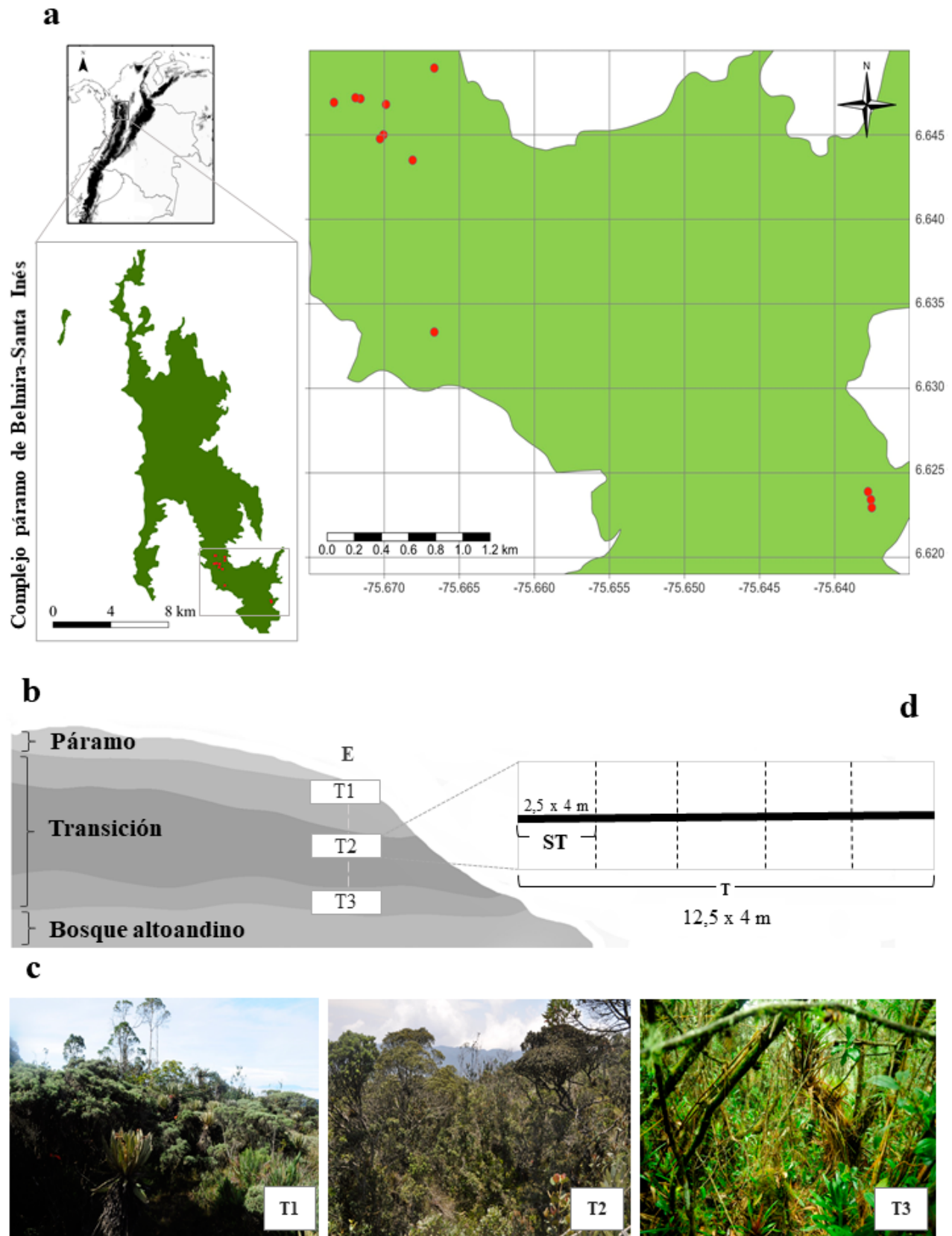


Figura 1. Ubicación del área de estudio y diseño del muestreo. **a** Ubicación del complejo paramuno Belmira-Santa Inés en Antioquia, Colombia. Los puntos rojos denotan las unidades de muestreo, **b** esquema de distribución de los transectos (T) en las estaciones (E), T1: franja superior, T2: franja media, T3: franja inferior, **c** esquema de la unidad de muestreo: ST: subtransecto; **d** aspectos de la fisonomía de la vegetación en los transectos.

luar la estructura de la vegetación de la transición, se tomaron en cuenta únicamente las morfoespecies vasculares no epífitas. Para conocer la composición del área de estudio se tuvieron en cuenta plantas vasculares epífitas y no epífitas. Las formas de crecimiento se registraron de acuerdo con las categorías sugeridas por Álvarez *et al.* (2001).

Toma y análisis de los datos

Composición y riqueza. Se recolectó material vegetal bajo el amparo del Permiso Marco de Recolección 0790 de 2014, otorgado por la ANLA a la Universidad CES. Los especímenes herborizados fueron recolectados bajo la numeración de Vanessa Correa-Agudelo (VCA), y procesados conforme a métodos convencionales de herborización e identificación en el herbario de la Universidad de Antioquia (HUA) con depósito final en las colecciones biológicas de la Universidad CES (CBUCES). La circunscripción taxonómica de familias se basó en el esquema de clasificación APG IV y la nomenclatura de especies siguió las bases de datos del Missouri Botanical Garden (Tropicos.org c2020) y World Flora Online (WFO c2021).

Para analizar las diferencias en composición entre las franjas, se obtuvo la riqueza específica y se estimó el índice de diversidad de Shannon (Rangel y Velázquez 1997) para cada transecto. Los datos de especies y familias fueron evaluados de manera cuantitativa a partir de diagramas de Venn, mostrando los elementos florísticos compartidos y exclusivos entre las franjas alta (T1), media (T2) y baja (T3) de la transición, utilizando el programa Venny 2.1 (Oliveros c2007-2015). La similitud de la composición florística entre sitios se evaluó mediante el índice de Bray-Curtis bajo las recomendaciones de Shahbaba (2011), y Sarmiento y León (2015) con la librería *vegan* para R (RStudio Versión 1.0.143).

Estructura. Para caracterizar la organización de la vegetación en la transición, se evaluaron características de la estructura vertical a partir de la distribución de las formas de vida presentes desde el suelo hasta el dosel. A partir del registro de las alturas y del índice de valor de importancia (I.V.I.) (Alvis Gordo 2009) para cada especie a lo largo de la superficie de la transición se evaluó la estructura horizontal.

Fisonomía. Para caracterizar el paisaje de la transición, se identificaron visualmente las unidades fisonómicas de la vegetación. Para tipificar el arreglo vertical y horizontal de la vegetación se realizaron perfiles de vegetación de las diferentes franjas (número de estratos, altura y cobertura) según Villarreal *et al.* (2004).

RESULTADOS

Composición y riqueza

A lo largo de la transición se registraron 176 especies, distribuidas en 53 familias y 109 géneros (Anexo 2). Las familias con más géneros y especies fueron Orchidaceae (once géneros y 27 especies), Ericaceae (once géneros y 16 especies), Asteraceae (diez géneros y trece especies), Melastomataceae (siete géneros y 17 especies) y Bromeliaceae (cinco géneros y ocho especies). Los géneros con más especies fueron *Miconia* (nueve spp), *Stelis* (seis spp), *Palicourea* (cinco spp) y *Pleurothallis* (cinco spp). Las coberturas vegetales entre estaciones no mostraron un patrón claro en la distribución de la riqueza y diversidad de especies (Anexo 3).

El 47 % de las familias registradas se ubica en el intervalo (Anexo 4). La intersección entre T1 y T3 comparten únicamente la familia Podocarpaceae. Las familias exclusivas de la franja superior de la transición (T1) fueron Cyatheaceae, Eriocaulaceae, Gleicheniaceae y Lycopodiaceae; de la franja inferior (T3) Campanulaceae, Culcitaceae, Piperaceae y Staphyleaceae; mientras que Orobanchaceae fue la única familia exclusiva en la franja media (T2). A nivel de especies, en el intervalo se comparte el 27 % de las especies registradas.

Los sitios muestreados exhibieron baja similitud entre sí (Fig. 2), sin embargo, es notable que las agrupaciones formadas corresponden a la descripción fisonómica del transecto y el tipo de cobertura. Las coberturas con mayor resolución en los agrupamientos fueron rosetal-arbustal alto y bosque de bromelias.

Estructura

Las trece formas de crecimiento tipificadas tuvieron una distribución amplia de los hábitos descritos en todo el intervalo muestreado. Las tres franjas comparten ocho de los trece hábitos tipificados, y las formas de vida arbusto, árbol y hierba terrestre, fueron las más abundantes en todo el muestreo (Anexo 5a).

En la distribución de las alturas se verificó la tendencia a la disminución en el gradiente vertical del bosque conforme se asciende en la transición. Las alturas máximas para las franjas inferior, media y superior fueron respectivamente 16 m (Promedio=16,0 m), 8 m (Promedio=4,2 m) y 10 m (Promedio=2,6 m), con algunos registros atípicos (Anexo 5b).

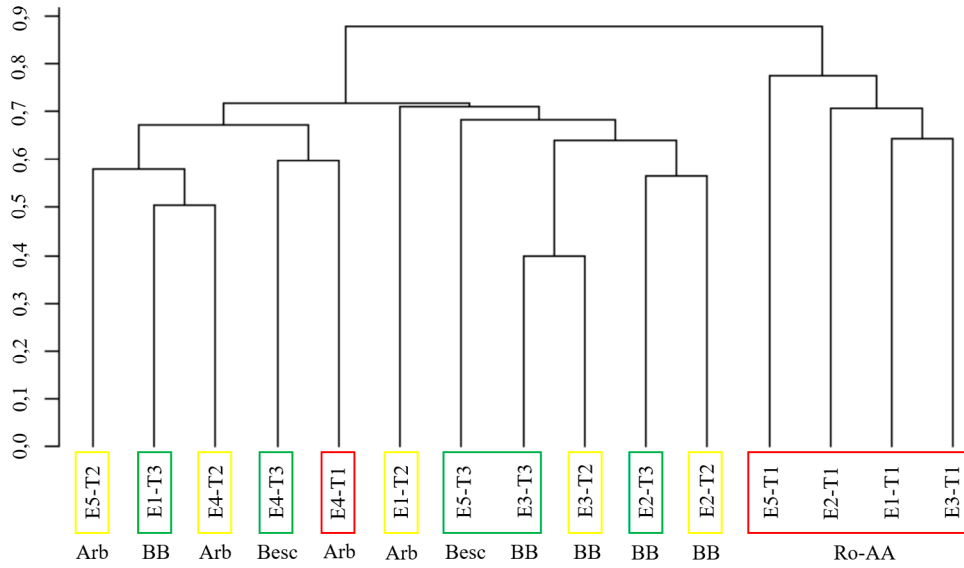


Figura 2. Conglomerado de similitud de especies con el índice de Bray-Curtis. A: arbustal; Ro-AA: rosetal arbustal alto; BB: bosque de bromelias; Besc: bosque de escandentes; E: Estación; T: Transecto. En rojo: franja superior (T1); en amarillo: franja media (T2); en verde: franja inferior (T3).

El Índice de Valor de Importancia de las especies (I.V.I.), no mostró un patrón o tendencia entre los sitios (**Anexo 6**); no obstante, las especies más importantes a lo largo de la transición fueron en su orden: *Espeletia occidentalis* A.C.Sm.

y *Diplostephium rosmarinifolium* (Benth.) Wedd para T1; *Ilex* sp. 3, *D. rosmarinifolium* y *Clusia elliptica* Kunth para T2; *Clethra rugosa* Steyererm, *Hedyosmum cumbalense* H. Karst. y *Weinmannia rollottii* Killip para T3.

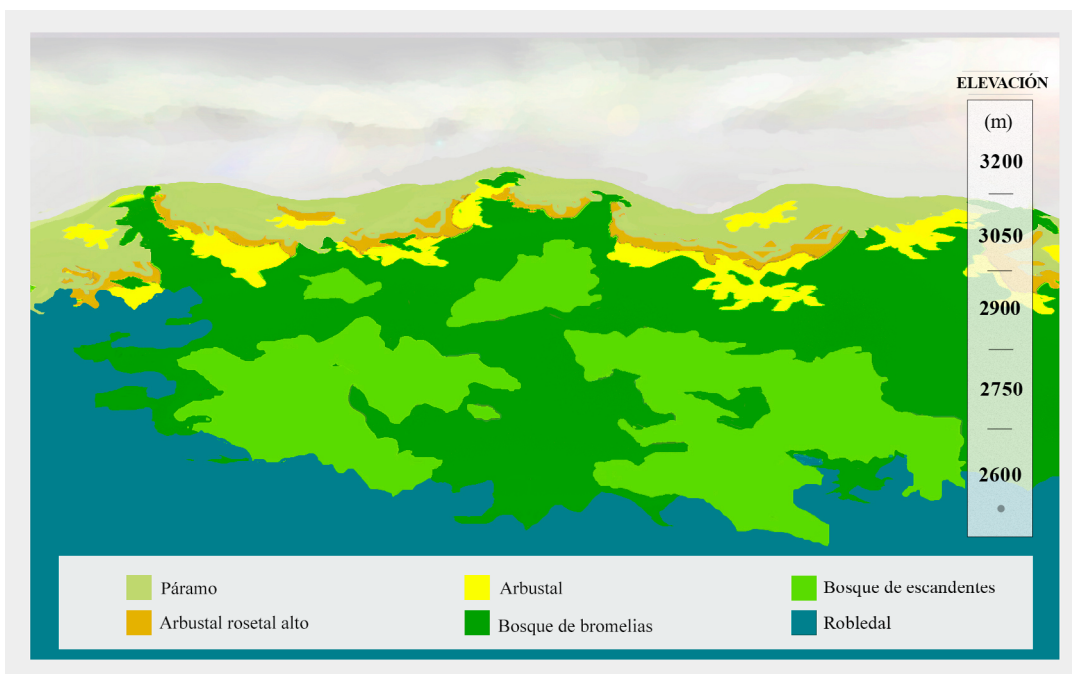


Figura 3. Zonificación de las tipologías vegetales a la escala del paisaje en el Páramo de Belmira-Santa Inés.

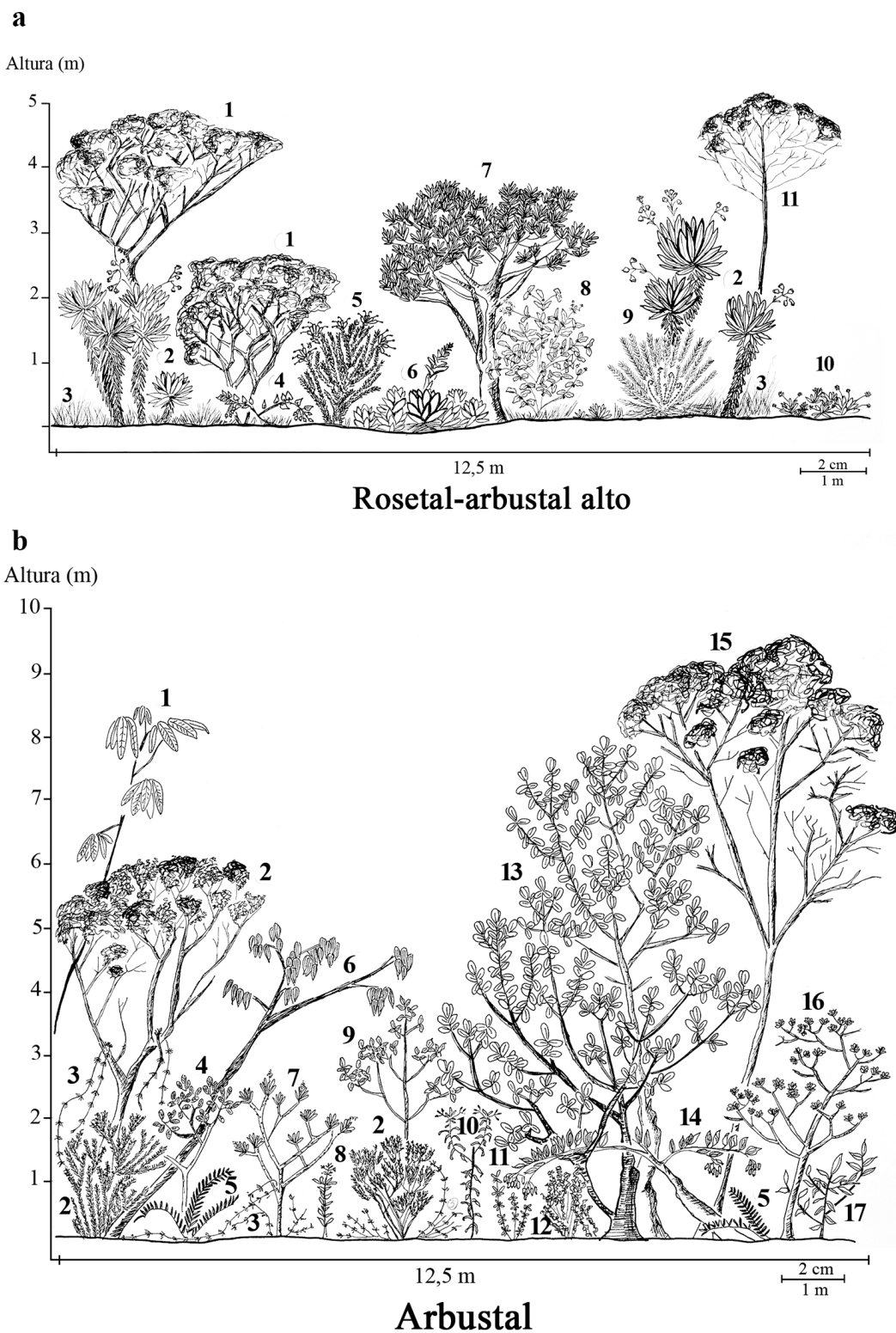


Figura 4. Perfil fisonómico de la transición bosque altoandino-páramo. **a** Rosetal-arbustal alto. (1) *Diplostegium rosmarinifolium*, (2) *Espeletia occidentalis*, (3) *Calamagrostis effusa*, (4) *Gaultheria erecta*, (5) *Bejaria resinosa*, (6) *Guzmania lychnis*, (7) *Drimys granadensis*, (8) *Weinmannia elliptica*, (9) *Blechnum auratum*, (10) *Paepalanthus ensifolius*, (11) *Miconia tinifolia*. **b**. Arbustal. (1) *Sciodaphyllum trianae*, (2) *Diplostegium rosmarinifolium*, (3) *Chusquea scandens*, (4) *Persea ruizii*, (5) *Blechnum stipitellatum*, (6) *Miconia mutisiana*, (7) *Monnina aestuans*, (8) *Palicourea garciae*, (9) *Weinmannia rollottii*, (10) *Ocotea sericea*, (11) *Berberis medellinensis*, (12) *Brachyotum strigosum*, (13) *Clusia* sp., (14) *Psammissia* sp., (15) *Axinaea floribunda*, (16) *Hesperomeles ferruginea*, (17) *Cybianthus magnus*.

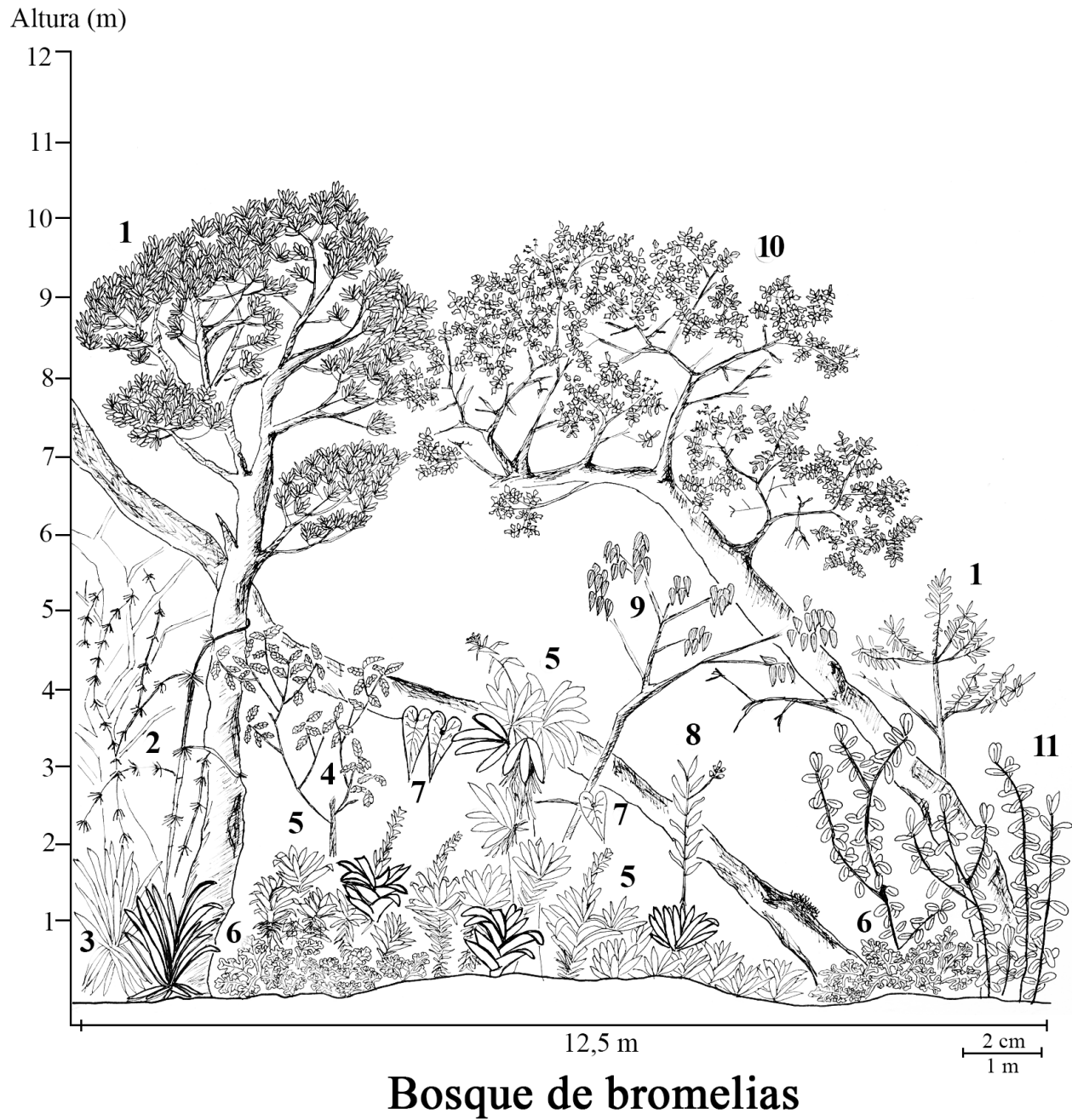


Figura 5. Perfil fisonómico del bosque de bromelias de la transición bosque altoandino-páramo. (1) *Drimys granadensis*, (2) *Chusquea scandens*, (3) *Chusquea acuminatissima*, (4) *Clethra rugosa*, (5) *Guzmania confinis*, (6) *Hymenophyllum crassipetiolatum*, (7) *Anthurium oxybelium*, (8) *Ocotea sericea*, (9) *Miconia mutisiana*, (10) *Weinmannia multijuga*, (11) *Clusia elliptica*.

Fisonomía

Se identificaron cuatro patrones de cobertura o tipologías vegetales (**Anexo 7**) entremezclados de la siguiente forma (**Fig. 3**):

Rosetal-arbustal alto (**Fig. 4a**)

Tipología ubicada al borde del páramo abierto. Puede considerarse abrupta o casi abrupta, puesto que el cambio en la fisonomía y estructura de la vegetación es evidente entre el páramo abierto y el borde de la vegetación cerrada. El límite inferior colinda con arbustales u otras formaciones vegetales y puede o no estar en la transición (**Fig. 3**). Las formas de vida predominantes son arbustos de hasta 5 m de altura, representados por especies como *D. rosmarinifolium* y *Weinmannia elliptica* Kunth. Estos arbustos pueden estar entremezclados con árboles como *Miconia tinifolia* Naudin, que sobresalen de la vegetación alcanzando hasta 10 m de altura. En esta franja se entremezclan formaciones de hierbas sufrutices como *E. occidentalis*, la cual se combina con helechos terrestres tipo *Blechnum auratum* (Fée) R.M. Tryon y Stolze, hierbas terrestres como *Calamagrostis effusa* (Kunth) Steud. y escandentes herbáceas tipo *Chusquea* spp. En sitios muy húmedos puede haber agrupaciones de *Guzmania lychnis* L.B.Sm.

Arbustal (**Fig. 4b**)

Formaciones cerradas o semi-abiertas de árboles y arbustos de hasta 10 m de altura, ubicadas en la franja alta y media de la transición (**Fig. 3**). La vegetación de esta tipología puede ser o no achaparrada. Predominan especies heliófilas, donde arbustos como *D. rosmarinifolium* alcanzan mayor altura que en el rosetal-arbustal alto. Las formas de vida dominantes son los arbustos tipo *Clusia* spp., *Hesperomeles ferruginea* Lindl., *Persea ruizii* J.F.Macbr., y *W. rollottii*. Los árboles están representados por especies como *Axinaea floribunda* (Naudin) Triana, *Clusia* spp., *Drimys granadensis* L. f., y *Sciodaphyllum trianae* Planch. & Linden ex Marchal. Otros hábitos dominantes son las hierbas terrestres como *Chusquea acuminatissima* (Munro) L.G. Clark, y helechos terrestres como *Blechnum stipitellatum* (Sodirol) C. Chr. Es común encontrar arbustos escandentes, como algunas especies de la familia Ericaceae.

Bosques de bromelias (**Fig. 5**)

Formaciones arbustivas y arbóreas dominadas en el sotobosque por la hierba terrestre y epífita *Guzmania confinis* L.B.Sm. Esta tipología se puede encontrar a lo largo del gradiente (**Fig. 3**), en lugares donde la topografía genera

microclimas de alta humedad, por ejemplo, en cuencas, nacimientos y depresiones. El componente leñoso es cerrado y tiene mayor diámetro que los arbustales. La vegetación puede alcanzar hasta 12 m de altura. Dentro de las especies leñosas que se pueden encontrar están *Clethra rugosa*, *Clusia* spp., *Drimys granadensis* L. f., *Miconia mutisiana* Markgr. y *Weinmannia multijuga* Killip & A.C.Sm. Además de las asociaciones de *G. confinis*, estos lugares se caracterizan por la proliferación de hierbas epífitas tipo Araceae y Orchidaceae, y hierbas escandentes como *Chusquea* spp. También hay mayor presencia de escandentes leñosas y helechos terrestres como *B. stipitellatum* e *Hymenophyllum crassipetiolatum* Stolze.

Bosque de escandentes (**Fig. 6**)

Sitios conformados principalmente por árboles y escandentes leñosas tipo *Clusia* spp., que pueden alcanzar hasta 16 m de altura. La vegetación es cerrada y entremezclada, además estos sitios son muy húmedos y presentan baja luminosidad, lo que posibilita la proliferación de especies esciófilas. Esta tipología predomina en el límite inferior de la transición (**Fig. 3**), aunque también hay arbustos como *Myrcianthes myrsinoides* (Kunth) Grifo, *Palicourea* spp. y *Piper montanum* C. DC., estos se encuentran en menor proporción que en las otras coberturas vegetales. Son elementos comunes las hierbas epífitas como *Columnnea peruviana* Zahlbr. y *Racinaea tetrantha* (Ruiz & Pav.) M.A. y los helechos epífitos y terrestres como *H. crassipetiolatum*.

DISCUSIÓN

Los resultados muestran un recambio en la composición, estructura y fisonomía de las comunidades vegetales en la transición. La construcción de esta franja va más allá de la secuencia esperada de pérdida de altura en el estrato vertical y el recambio de hábitos arbóreos que dan paso a arbustales y rosetales con el acercamiento al páramo abierto (**Anexo 5**). A lo largo de la transición existen mosaicos idiosincráticos que hacen de la transición una franja altamente variable y heterogénea (**Fig. 3**).

Composición y riqueza

Los datos de composición y riqueza obtenidos a partir de este estudio representan una oportunidad para poner en el mapa de los páramos andinos, a las especies que ensamblan la transición bosque – páramo de complejos paramunos que han sido típicamente catalogados como azonales por estar a una menor elevación en comparación de otros

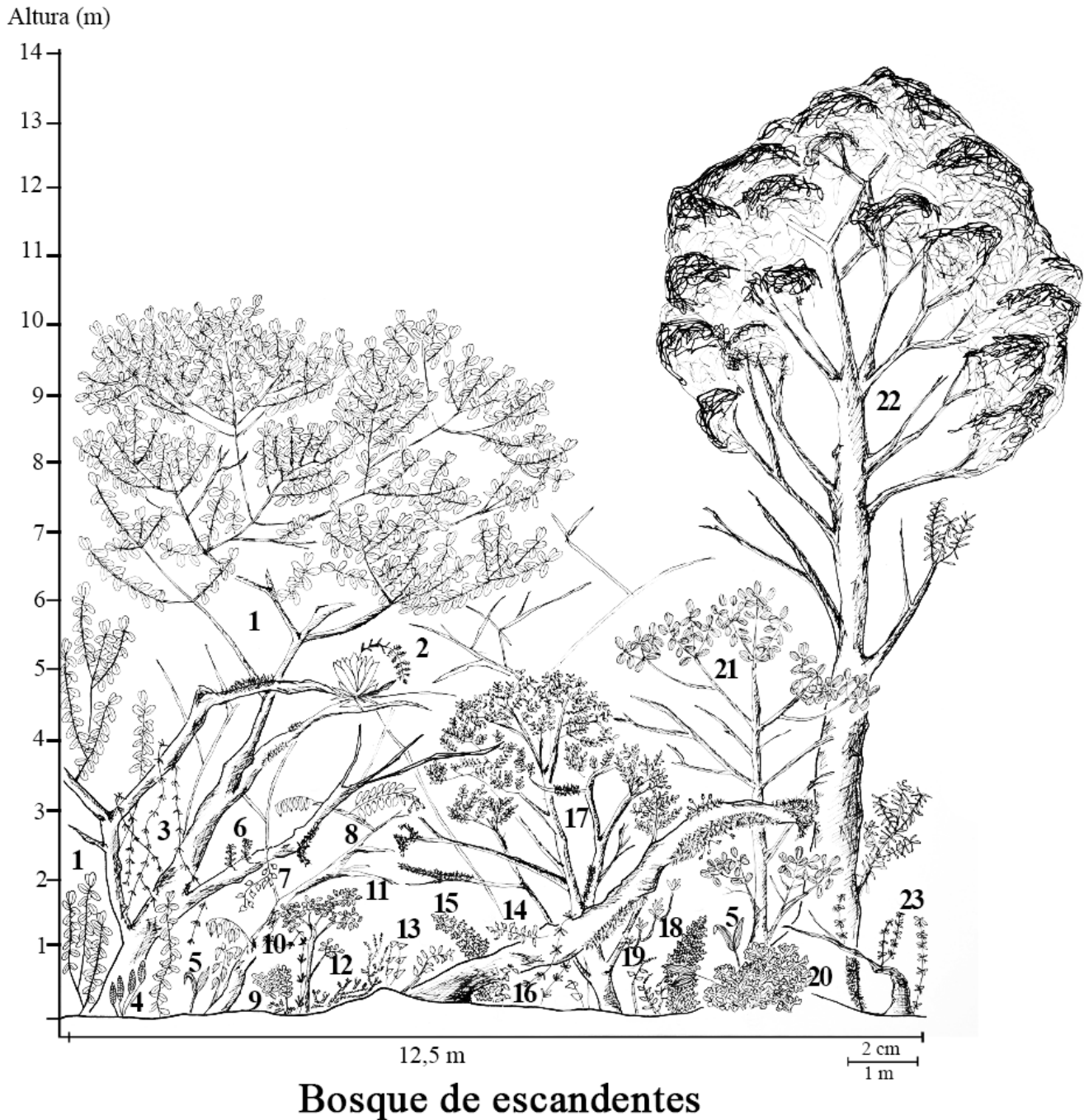


Figura 6. Perfil fisonómico del bosque de escandentes de la transición bosque altoandino-páramo. (1) *Clusia* sp., (2) *Racinaea tetrantha*, (3) *Chusquea scandens*, (4) *Elaphoglossum antioquianum*, (5) *Sphaeradenia laucheana*, (6) *Fernandezia crystallina*, (7) *Valeriana laurifolia*, (8) *Macleania rupestris*, (9) *Mycopteris taxifolia*, (10) *Oligactis garcia-barrigae*, (11) *Turpinia occidentalis*, (12) *Diphasium jussiaei*, (13) *Acronia* sp., (14) *Columnnea peruviana*, (15) *Culcita conifolia*, (16) *Palicourea* sp., (17) *Myrcianthes myrsinoides*, (18) *Epidendrum macrostachyum*, (19) *Peperomia montana*, (20) *Hymenophyllum crassipetiolatum*, (21) *Meriania* sp., (22) *Podocarpus oleifolius*, (23) *Berberis medellinensis*.

páramos de la región. A pesar de no haber encontrado patrones de diversidad y riqueza a lo largo de la transición (Anexo 3), se entiende que en esta zona se concentra una gran riqueza de especies lo que es congruente con otros estudios (Rangel-Ch 2000, Ramírez *et al.* 2009, Llambí *et al.* 2013, Sarmiento y León 2015), puesto que hay una confluencia de elementos florísticos tanto del bosque como del páramo (Llambí 2015, Sarmiento y León 2015). En este caso, las familias Orchidaceae, Ericaceae, Asteraceae, Melastomataceae y Bromeliaceae engrosan la diversidad en la transición tanto a nivel de especies como de géneros, lo que es concordante con otros estudios realizados en páramos (Rangel-Ch 2000, Bader 2007, Rodríguez *et al.* 2011, Alzate-Guarín y Murillo-Serna 2016).

Los resultados evidencian un alto recambio de las especies a lo largo de la transición debido a que el índice de similitud entre los transectos es bajo (Fig. 2) y al no encontrar una tendencia en el I.V.I. de las especies (Anexo 6). Por otra parte, era de esperarse una disminución de la diversidad en la transición a mayores elevaciones dadas las difíciles condiciones ambientales que deben enfrentar las plantas, tales como el aumento en la radiación UV, la disminución de los niveles de oxígeno, las bajas temperaturas, etc., no obstante, nuestros resultados a nivel de diversidad y de riqueza específica no muestran este patrón (Anexo 3). En este caso, al no evidenciar un patrón en diversidad florística a lo largo de la transición, y sumado a la ausencia de géneros exclusivos o claramente dominantes, se dificulta fijar un límite entre el ecosistema bosque altoandino y el inicio de la transición hacia el páramo a partir de atributos puramente florísticos, tales como especies diagnósticas.

Estructura

Los resultados muestran una amplia distribución de las formas de vida a lo largo de la transición. Sin embargo, los arbustos, árboles y hierbas terrestres son los hábitos numéricamente más abundantes (Anexo 5a), lo cual permite describir la estratificación vertical de la transición con un estrato conformado por plantas herbáceas, otro formado por arbustos que van hasta los 5 m de alto, y otro estrato arbóreo que conforma el dosel de la vegetación que está por encima de los 10 m de alto (Anexo 5b).

En cuanto a la estructura horizontal se encontró una disminución progresiva del tamaño de los árboles, que, a pesar de dar paso a elementos de porte más bajo como arbustos y formas herbáceas, muestran elementos que sobresalen en

el paisaje del límite superior a manera de un patrón no sigmoidal (Anexo 5b). Al clasificar visualmente los patrones, a partir de la altura de la vegetación y la estructura vertical como parámetros, y basados en las descripciones propuestas por Bader *et al.* (2007a), se considera que la forma del límite superior de la transición en el páramo de Belmira-Santa Inés es abrupta y medio abrupta (Anexo 8), ya que al borde del páramo se pueden encontrar elementos leñosos que alcanzan hasta 12 m de altura.

En general, las transiciones de los Andes tropicales han sido descritas como abruptas (Bader 2007a, Ramírez *et al.* 2009, Rodríguez *et al.* 2011), y aunque se han registrado límites abruptos que se dan naturalmente en varias partes del mundo debido a las interacciones dadas por una retroalimentación positiva entre las especies vegetales y su ambiente (Bader 2007, Bader 2007a), con frecuencia han sido interpretadas como el resultado del uso antrópico de la tierra (Miehe y Miehe 1994, Wille *et al.* 2002, Bader 2007). Este parece ser el caso de la transición del páramo de Belmira-Santa Inés, puesto que, según habitantes de la región, allí hubo actividad ganadera, quemadas para inducir el rebrote de pastos para ganado, cultivo de papa y extracción minera de azufre.

Fisonomía

De las cuatro unidades fisonómicas identificadas, sólo el rosetal-arbustal alto y el arbustal, han sido descritos como tipologías en otras transiciones bosque-páramo (Rangel-Ch 2000, Llambí *et al.* 2014, 2015). En este caso, además de las dos tipologías mencionadas, se identifican como unidades de la transición al bosque de bromelias (Fig. 5) y al bosque de escandentes (Fig. 6), como componentes necesarios para entender el ensamblaje de la transición en el páramo de Belmira-Santa Inés (Fig. 3). En un sentido estricto, según las características de las tipologías de la vegetación descritas en este trabajo, el rosetal – arbustal alto (Fig. 4a) y el arbustal (Fig. 4b) se reconocen por conformar el subpáramo o bosque paramero, mientras que los bosques de bromelias y de escandentes parecen conformar el límite superior del bosque altoandino, dando lugar al inicio de la transición hacia el páramo.

Al considerar las cuatro tipologías vegetales como parte de la transición bosque altoandino – páramo, es posible una visión integral de las continuidades y discontinuidades del ecosistema paramuno, que en el caso de la Cordillera Central y Occidental de los Andes colombianos, es difícil de di-

ferenciar, ya que puede haber continuidad entre el bosque andino y altoandino hasta el páramo (Van der Hammen 1998). Por ejemplo, en algunas localidades del sitio de estudio, es común encontrar elementos arbóreos del bosque altoandino como *Q. humboldtii* formando la línea superior del borde del bosque (Anexo 8d).

En síntesis, la transición en el páramo Belmira- Santa Inés debe considerarse como una franja que varía en amplitud, donde la vegetación propia de bosques y páramos se entremezcla y no muestra una línea de quiebre, sino que integra diferentes comunidades de los tipos rosetal-arbustal alto, el arbustal, el bosque de bromelias y el bosque de escandentes (Fig. 4). Estos tipos fisonómicos a su vez reiteran la importancia de comprender el ecosistema paramuno no sólo como áreas abiertas de pajonal, si no que invita a reconocer toda la transición hacia el páramo, especialmente en sitios que se encuentran a menores elevaciones donde se observa cómo el bosque altoandino se entremezcla con el páramo y se comporta de manera anárquica y versátil rompiendo los esquemas clásicos de delimitación de ecosistemas y comunidades.

PARTICIPACIÓN DE LOS AUTORES

VC: concepción del diseño, toma y análisis de datos, escritura del manuscrito. MJS: concepción del diseño, análisis de datos, escritura del manuscrito. DT: concepción del diseño, toma y análisis de datos, escritura del manuscrito.

AGRADECIMIENTOS

A los profesores Juliana Cardona y Pablo Guzmán, a María Helena Häensch por la financiación; a los ayudantes en campo: Camilo Agudelo, Camilo Flórez, Pablo Gallego, Nora Londoño, Elisa Lotero, Samuel Monsalve, Yeison Montoya, Ana Ospina, David Taborda, Wendy Valencia, Susana Vega, Jader Zapata y Pedro Pablo Zapata; al personal del HUA: Felipe Cardona, Jonathan Castro, Esteban Domínguez, Pablo Gallego, Álvaro Idárraga, Jaider Jiménez, Alejandro Ospina, Wilson Rodríguez, Javier Francisco Roldán; a Paulo Pulgarín por sus valiosos comentarios; a Luis Daniel Llambí y Fabien Anthelme por las discusiones esclarecedoras; por último, a los revisores y al equipo editorial de *Caldasia*, quienes hicieron de este trabajo una versión publicable.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores no tienen conflicto de intereses.

LITERATURA CITADA

- Álvarez E, Cogollo Á, Rincón H, Benítez D, Parra JD, Rodríguez W, Idárraga Á, Velásquez C, Jiménez E. 2001. Propuesta metodológica de Parcelas Normalizadas para los Inventarios de Vegetación. Medellín, Colombia: Programa de biodiversidad. Convenio ISA – JAUM.
- Alvis Gordo JF. 2009. Análisis estructural de un bosque natural localizado en zona rural del municipio de Popayán. *Rev. Bio. Agro.* 7(1):115-122.
- Alzate-Guarín F, Murillo-Serna JS. 2016. Angiosperm flora on the páramos of northwestern Colombia: diversity and affinities. *Phytokeys* 70:41-52. doi: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.70.8609>
- Anthelme F, Peyre G. 2019. Biogeography of South American highlands. En: Goldstein MI, DellaSala DA, editores. Reference Module Earth Systems and Environmental Sciences, Encyclopedia of the World's Biomes. Amsterdam, Países Bajos: Elsevier. p. 518-529. doi: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.11811-1>
- Arzac A, Chacón-Moreno E, Llambí LD, Dulhoste R. 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.
- Bader MY. 2007. Tropical alpine treelines: how ecological processes control vegetation patterning and dynamics [Thesis]. [Wageningen]: Wageningen University.
- Bader MY, Rietkerk M, Bregt AK. 2007a. Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 39(3):353-364. doi: [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(06-055\)\[BADER\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(06-055)[BADER]2.0.CO;2)
- Bader MY, van Geloof I, Rietkerk M. 2007b. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecol.* 191(1):33-45. doi: <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9212-6>
- Bader MY, Ruijten JJA. 2008. A topography-based model of forest cover at the alpine tree line in the tropical Andes. *J. Biogeogr.* 35(4):711-723. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01818.x>
- Callejas Posada R, Idárraga c A, editores. 2011. Flora de Antioquia: catálogo de las plantas vasculares. Vol. I. Series Biodiversidad y Recursos Naturales, Universidad de Antioquia, Missouri Botanical Garden y Oficina de planeación departamental de la gobernación de Antioquia. Bogotá D.C. Colombia: D'Vinni.
- Cierjacks A. 2007. Environmental and Human Influences on tropical treeline formation: Insights from the regeneration ecology of *Polylepis* spp. in the Páramo de Papallacta, Ecuador [Thesis]. [Halle]: Halle-Wittenberg University.

- Cortés-Duque J, Sarmiento C, editores. 2013. *Visión socioecosistémica de los páramos y la alta montaña colombiana: memorias del proceso de definición de criterios para la delimitación de páramos*. Bogotá, D.C. Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- González AW, Llambí LD, Smith JK, Gámez LE. 2011. Dinámica sucesional del componente arbóreo en la zona de transición bosque-páramo en los Andes Tropicales. *Ecotrópicos* 24(1):60-79.
- Hofstede R, Segarra P, Mena PV, editores. 2003. *Los Páramos del Mundo*. Quito. Ecuador: Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia.
- Hofstede R, Calles J, López V, Polanco R, Torres F, Ulloa J, Vásquez A, Cerra M. 2014. Los páramos andinos ¿Qué sabemos? Estado de conocimiento sobre el impacto del cambio climático en el ecosistema páramo. Quito, Ecuador: IUCN.
- Keating PL. 1999. Changes in paramo vegetation along an elevation gradient in southern Ecuador. *J. Torrey. Bot. Soc.* 126(2):159-175. doi: <https://doi.org/10.2307/2997292>
- Körner C, Paulsen J. 2004. A world-wide study of high-altitude treeline temperatures. *J. Biogeogr.* 31(5):713-732. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01043.x>
- Llambí LD, Ramírez L, Schwarzkopf T. 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, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*. Quito: CONDESAN. p. 487-502.
- Llambí LD, Cuesta F. 2014. La diversidad de los páramos andinos en el espacio y en el tiempo. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*. Quito: CONDESAN. p. 8-39.
- Llambí LD, Fariñas M, Smith J, Castañeda S, Briceño B. 2014. Diversidad de la vegetación en dos páramos de Venezuela: un enfoque multi-escala con fines de conservación. En: Cuesta F, Sevink J, Llambí LD, De Bièvre B, Posner J, editores. *Avances en investigación para la conservación de los páramos andinos*. Quito: CONDESAN. p. 42-68.
- Llambí LD. 2015. Estructura, diversidad y dinámica de la vegetación en el ecotono bosque-páramo: revisión de la evidencia en la Cordillera de Mérida. *Acta. Biol. Colomb.* 20(3):5-19. doi: <https://doi.org/10.15446/abc.v20n3.46721>
- Mainali K, Shrestha BB, Sharma RK, Adhikari A, Gurarie E, Singer M, Parmesan C. 2020. Contrasting responses to climate change at Himalayan treelines revealed by population demographics of two dominant species. *Ecol. Evol.* 10(3):1209-1222. doi: <https://doi.org/10.1002/ece3.5968>
- Miehe G, Miehe S. 1994. Zur oberen Waldgrenze in tropischen Gebirge. *Phytocoenologia* 24(1-4):53-110. doi: <https://doi.org/10.1127/phyto/24/1994/53>
- Morales M, Otero J, Van Der Hammen T, Torres A, Cadena C, Pedraza C, Rodríguez N, Franco C, Betancourth JC, Olaya E, Posada E, Cárdenas L. 2007. *Atlas de páramos de Colombia*. Bogotá D.C. Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Oliveros JC. 2007-2015. Venny. An interactive tool for comparing lists with Venn's diagrams. [Revisada en: 9 Jul 2020]. <http://bioinfo.gp.cnb.csic.es/tools/venny/index.html>
- Ramírez L, Llambí LD, Schwarzkopf T, Gámez LE, Márquez NJ. 2009. Estructura de la vegetación en la zona de transición bosque-páramo en la Sierra Nevada de Mérida: Implicaciones para analizar la dinámica del límite forestal. *Ecotrópicos* 22(2):83-98.
- Rangel-Ch JO, editor. 2000. *Colombia Diversidad Biótica III: La región de vida paramuna*. Bogotá D.C. Colombia: Universidad Nacional de Colombia.
- Rodríguez E, Schwarzkopf T, Gámez LE, Dugarte W, Dulhoste R. 2011. Estructura del dosel y distribución de especies leñosas en el límite superior del bosque en los Andes venezolanos. *Ecotrópicos* 24(1):47-59.
- Sarmiento C, León O, editores. 2015. *Transición bosque-páramo. Bases conceptuales y métodos para su identificación en los Andes colombianos*. Bogotá D.C. Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Shahbaba B. 2011. *Biostatistics with R: an introduction to statistics through biological data*. New York: Springer.
- Tropicos.org. 2020. Missouri Botanical Garden. [Revisada en: 25 Jun 2021]. <http://www.tropicos.org>
- Van Der Hammen T. 1998. Páramos. En: Chaves, ME, Arango N, editores. *Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997-Colombia*. Bogotá D.C., Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. PNUMA. Ministerio del Medio Ambiente.
- VegParamo.com. 2015. The Flora and Vegetation database for Andean Paramo. [Revisada en: 25 Jun 2021]. <http://www.vegparamo.com/>
- Villarreal H, Álvarez M, Córdoba S, Escobar F, Fagua G, Gast F, Mendoza H, Ospina M, Umaña AM. 2004. *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. Bogotá D.C., Colombia: Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Wille M, Hooghiemstra H, Hofstede R, Fehse J, Sevink J. 2002. Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador base on pollen and vegetation analysis. *J. Trop. Ecol.* 18(3):409-440. doi: <https://doi.org/10.1017/S0266467402002286>
- WFO. 2021. World Flora Online. [Revisada en: 16 Jun 2021]. <http://www.worldfloraonline.org>