

CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE LA VEGETACIÓN ALTOANDINA: RIQUEZA FLORÍSTICA Y CLAVE PARA LA IDENTIFICACIÓN DE PLANTAS VASCULARES EN CUMBRES DE MONITOREO DE LA RED GLORIA-ANDES EN VENEZUELA

CONTRIBUTION TO KNOWLEDGE OF THE HIGH ANDEAN VEGETATION:
FLORISTIC RICHNESS AND KEY FOR THE IDENTIFICATION OF VASCULAR
PLANTS IN MONITORING SUMMITS OF THE GLORIA-ANDES NETWORK
IN VENEZUELA

por

GÁMEZ LUIS E.¹, LLAMBÍ LUIS D.²⁻³, RAMÍREZ LIREY², PELAYO ROXIBELL C.²,
TORRES J. ELOY², MÁRQUEZ NELSON², AZÓCAR CARMEN², MURIEL PRISCILLA⁴
y CUESTA FRANCISCO⁵

- 1 Laboratorio de Dendrología. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela. Lgamez@ula.ve
- 2 Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela. Idllambi@gmail.com; lireyaysen@gmail.com; roxipel@gmail.com; elhoy72@gmail.com; lmarquezgil@gmail.com; amana2181@gmail.com
- 3 Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecoregión Andina (CONDESAN), Germán Alemán E12-123, Quito, Ecuador.
- 4 Laboratorio de Ecofisiología, Escuela de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador. priscilla.muriel@gmail.com
- 5 Grupo de Investigación en Biodiversidad, Medio Ambiente y Salud-BIOMAS, Universidad de las Américas, Quito, Ecuador. fxcuestacamacho@gmail.com

RESUMEN

Los ecosistemas de los páramos enfrentan una creciente amenaza producto del cambio climático. La red GLORIA-Andes constituye un esfuerzo a escala continental para documentar los cambios en la vegetación en cumbres a lo largo de la Cordillera de los Andes. En Venezuela se establecieron siete cumbres de monitoreo entre los 3800 m y los 4600 m de elevación en dos sitios de la Cordillera de Mérida: "Gavidia-Sierra Nevada" y "Culata-Piedras Blancas". En este trabajo presentamos una lista completa de la flora presente en las cumbres, describimos la riqueza taxonomómica, biogeográfica y de formas de vida observada y presentamos una clave para la identificación de todas las plantas vasculares. En los levantamientos durante la línea base (2012-2014) y el primer remuestreo (2017-2019), reportamos un total de 127 especies de plantas vasculares, incluyendo dos subespecies y dos híbridos, pertenecientes a 35 familias; siendo las mejores representadas Asteraceae con 36 (dos híbridos), Poaceae (20), Rosaceae (10) y Brassicaceae (6 y dos subespecies). Los géneros con mayor cantidad de especies fueron *Lachemilla* (7), *Espeletia* (6), *Draba* (5 especies y dos subespecies) y *Calamagrostis* (5). Con referencia a su origen fitogeográfico se observó una mayor riqueza de géneros Neotropicales (31,65%), Ampliamente Templados (31,65%) y Holárticos (12,66%). Aun así, observamos un alto nivel de endemismo a nivel específico, con 80 especies endémicas de los páramos de Sur América y 30 restringidas a Venezuela. Para la elaboración de la clave, se utilizó en lo posible rasgos vegetativos de fácil observación, minimizando el uso de caracteres reproductivos, de modo de facilitar la identificación en campo.

PALABRAS CLAVES: flora, páramo, superpáramo, monitoreo, Andes, cambio climático.

ABSTRACT

Páramos ecosystems are facing an increasing threat as a result of global climate change. The GLORIA-Andes network is a continental scale effort to document changes in vegetation along the Cordillera of the Andes. In Venezuela, seven permanent monitoring summits have been established between 3800 m and 4600 m in elevation in two sites of the Cordillera de Mérida: "Gavidia-Sierra Nevada" and "Culata-Piedras Blancas". In this work we present the complete list of the flora present in these summits, describe the taxonomic, biogeographic and growth form richness observed and present an identification key all the vascular plants registered. In the sampling for the base-line (2012-2014) and the first re-sampling (2017-2019), we found a total of 127 vascular plant species, including two sub-species and two hybrids, belonging to 35 families; the best represented were Asteraceae with 36 (two hybrids), Poaceae (20), Rosaceae (10) and Brassicaceae (6 and two sub-species). The genera with the highest number of species were *Lachemilla* (7), *Espeletia* (6), *Draba* (5 species and two sub-species) and *Calamagrostis* (5). Regarding their biogeographic origin, the groups with the largest number of genera were the Neotropical (31,65%), Wide Temperate (31,65%) and Holartic (12,66%). Even so, we found high species level endemism, including 80 species endemic to the South American páramos and 30 restricted to Venezuela. For the construction of the species key, vegetative traits were used as much as possible, minimizing the use of reproductive characteristics, facilitating identification in the field.

KEY WORDS: flora, páramo, superpáramo, monitoring, Andes, climate change.

INTRODUCCIÓN

La flora paramuna es considerada como una de las más diversas dentro de las regiones frías del planeta (Madriñan *et al.* 2013). De hecho, Rangel-Ch. (2018a) reporta un total de 6145 especies de plantas con flores, pertenecientes a 137 familias, en toda el área biogeográfica del páramo (desde Costa Rica hasta Perú). El mismo autor reporta para Venezuela 1084 especies de plantas vasculares, pertenecientes a 107 familias, siendo las mejor representadas Asteraceae, Orchidaceae, Poaceae, Melastomataceae, Solanaceae, Bromeliaceae, Cyperaceae y Rosaceae (Morillo *et al.* 2010a). La flora del páramo se originó hace unos 2,5 a 3 millones de años (hacia finales del Plioceno e inicios del Pleistoceno), enriqueciéndose progresivamente con elementos florísticos de tierras frías provenientes del hemisferio norte (Holárticos), del extremo sur del continente (Austral-antárticos) y con la colonización y especiación local a partir de elementos tropicales provenientes de pisos más bajos (Sklenár *et al.* 2011). A su vez, los ciclos glaciares e interglaciares del Pleistoceno, durante las llamadas eras del hielo, generaron procesos de conexión y desconexión de las islas de páramo en los últimos dos millones de años, promoviendo alternativamente la especiación local y el intercambio de estas nuevas especies entre los diferentes complejos de páramo (van der Hammen y Cleef 1986, Flantua y Hooghiemstra 2018). La flora de los páramos incluye además una sorprendente diversidad de formas de crecimiento (Hedberg y Hedberg 1979, Ramsay y Oxley 1997, Arzac *et al.* 2019), que van desde pequeñas hierbas (postradas y erectas) gramínoideas (en macolla, dispersas o cespitosas), rosetas sin tallo, plantas en cojín, arbustos y las espectaculares rosetas caulescentes gigantes conocidas como frailejones del complejo Espeletia (Mavárez 2019).

En los Andes venezolanos, el ecosistema páramo se ubica en dos pisos altitudinales: el andino y el altoandino, que difieren tanto en sus características ambientales como en su composición y diversidad florística, conformando una gran variedad de paisajes y ecosistemas ricos en especies vegetales, muchas de ellas endémicas (Monasterio 1980; Cuesta *et al.* 2020). Estos páramos, son en general menos húmedos y más estacionales, si se los compara con los ambientes que predominan en los páramos colombianos y ecuatorianos (Parsons 1982), lo que genera condiciones bioclimáticas más afines en algunos aspectos a las jalcas y punas de los Andes centrales (Cuesta *et al.* 2017). Además, presentan variaciones locales que dependen de los patrones de precipitación, la disponibilidad de la humedad, la topografía y los suelos, generando una alta variabilidad en la composición y estructura de las comunidades vegetales, incluso entre localidades cercanas (Fariñas y Monasterio 1980, Torres *et al.* 2012, Llambí *et al.* 2014).

El páramo altoandino (Monasterio 1979, Monasterio y Reyes 1980) o superpáramo (Cuatrecasas 1958) se encuentra sobre los 4000-4200 m de elevación hasta el límite de los glaciares (dónde están presentes); en estas zonas más altas de los páramos de Venezuela, predominan los paisajes de erosión glacial y periglacial (Schubert 1979, Pérez 1987), donde las especies vegetales se han adaptado a las noches muy frías con temperaturas congelantes durante todo el año, a suelos jóvenes pobres en nutrientes, con pendientes con alto estrés mecánico y condiciones de sequía estacional, entre los meses de Diciembre y Marzo (Monasterio 1979, 1980, Sarmiento y Monasterio 1991). Así, observamos en muchos casos una vegetación discontinua, donde las plantas más grandes y longevas (eg. rosetas gigantes, cojines y arbustos), son capaces de modificar las condiciones ambientales del hábitat en su vecindad

inmediata, actuando como plantas nodrizas y generando “islas” o micro-ecosistemas con condiciones de humedad, temperatura y fertilidad del suelo más favorables para el crecimiento de otras especies más pequeñas que crecen bajo su influencia (Cáceres *et al.* 2015, Hupp *et al.* 2017, Mora *et al.* 2019).

Aun cuando una superficie muy significativa de los 2.405 Km² de los páramos de Venezuela está dentro de áreas protegidas (c. 80%), esta vegetación única en el planeta enfrenta una serie de amenazas producto del cambio del uso de la tierra y el cambio climático global (Monasterio y Molinillo 2003, Sarmiento y Llambí 2011, Llambí y Cuesta 2014, Mavárez *et al.* 2018, Hosfstede y Llambí 2020). Sin embargo, existe muy poca información basada en estudios empíricos en campo sobre la dinámica de la vegetación de la alta montaña tropical en escenarios de cambio climático. En este contexto, la Academia de Ciencias de Austria lanzó a partir del año 2001, una iniciativa mundial para el monitoreo de largo plazo de la temperatura y la dinámica de la vegetación en cumbres de las grandes cadenas montañosas del planeta: “Global Observation Research Initiative in Alpine Environments” (GLORIA), que cuenta con más de 115 sitios de monitoreo continuo en seis continentes (Pauli *et al.* 2012). Un aspecto clave de la red GLORIA es la propuesta de una metodología estandarizada con un protocolo común y muy detallado de trabajo, a fin de poder comparar los resultados de una región a otra. En el caso de Sudamérica, la Red Andina de Monitoreo de la Biodiversidad en Alta Montaña (GLORIA-Andes), fue creada en base al trabajo coordinado de una serie de instituciones académicas de la región, CONDESAN y la Secretaría General de la Comunidad Andina (SGCAN), teniendo como misión el estudio comparativo de los impactos del cambio climático en la biodiversidad de la alta montaña de la región

andina, a través de la observación a largo plazo (Cuesta *et al.* 2012). Esto, ha permitido seleccionar e instalar más de 70 cumbres a lo largo de la Cordillera Andina, a lo largo de un gradiente latitudinal de más de 5000 Km de extensión desde Venezuela hasta la Patagonia Argentina.

La red GLORIA-Andes está activa en Venezuela desde el año 2012, con dos sitios de monitoreo y siete cumbres ubicadas entre los 3800 y los 4600 m de elevación (FIGURA 1). Además del seguimiento de la composición y estructura de la vegetación de acuerdo a los protocolos de la red (Pauli *et al.* 2015), se han realizado una serie de estudios complementarios, que incluyen el levantamiento de la composición y abundancia de especies de musgos y líquenes, la fenología de las plantas vasculares y sus interacciones con polinizadores, el análisis de estrategias adaptativas morfológicas y anatómicas de la mayoría de las especies herbáceas, y análisis de algunas propiedades de los suelos como el contenido total de materia orgánica. En el presente trabajo presentamos una clave para la identificación de las especies de plantas vasculares presentes, como una herramienta botánica que permita diferenciar las especies en todas las cumbres establecidas; adicionalmente, se presenta una lista completa de la flora presente en las cumbres y se describe la riqueza taxonómica, biogeográfica y de formas de vida observada.

METODOLOGÍA

El presente trabajo está enmarcado dentro de la Red GLORIA-Andes y se ha desarrollado en los Andes venezolanos, desde el año 2012 hasta el presente. El protocolo se basa en el establecimiento de parcelas permanentes de monitoreo que permitan obtener datos estandarizados sobre el comportamiento de las especies vegetales alpinas a escala global y comprender su

respuesta al cambio climático (Pauli *et al.* 2015). El protocolo de la red GLORIA establece una serie de criterios para la selección y el establecimiento de las cumbres de monitoreo, destacando que cada sitio de monitoreo debe presentar un gradiente altitudinal, donde se establecen 3 o 4 cimas. A su vez, es importante que en la medida de lo posible no existan alteraciones antrópicas importantes producto del uso de la tierra (p. ej. pastoreo, cultivos, infraestructura) y que todas las cumbres de un mismo sitio estén expuestas a un mismo clima regional, de modo que las diferencias climáticas entre ellas sean debidas fundamentalmente a la altitud.

En Venezuela las cumbres de GLORIA se han establecido en dos sitios (FIGURA 1, CUADRO 1): 1) “La Culata-Piedras Blancas” (VE-CPB) en el Parque Nacional Sierra de La Culata, con tres cumbres de monitoreo entre los 4200 y los 4600 m (instalado en el 2012 y re-muestreado en 2017); y 2) “Gavidia-Sierra Nevada” (VE-GSN) ubicado en el Parque Nacional Sierra Nevada, con cuatro cumbres de monitoreo entre los 3810 m y los

4270 m (instalado en el 2014 y re-muestreado en 2019). Las tres cumbres que conforman el sitio de monitoreo La Culata-Piedras Blancas se encuentran dentro la unidad ecológica de páramo altoandino (o superpáramo), ecosistema característico de la alta montaña tropical en los Andes del Norte (ubicado en los pisos subnival y nival) (Cuesta *et al.* 2017). El páramo altoandino es una formación desértica, con una distribución discontinua de vegetación y grandes superficies de suelo desnudo, características que permiten diferenciarlo del páramo andino, donde se encuentran coberturas vegetales casi continuas (Monasterio 1980). La temperatura en el límite inferior del páramo altoandino es en promedio 2.5 °C, mientras que en límite superior se pueden registrar temperaturas promedio de -2 °C. En el sitio de monitoreo CPB los valores de precipitación son bajos (siendo el sector más seco de los páramos en Venezuela), por encontrarse en una vertiente seca cercana al bolsón semiárido inter-andino de Mucuchíes, con valores promedio anuales de 800 mm. El régimen de precipitación

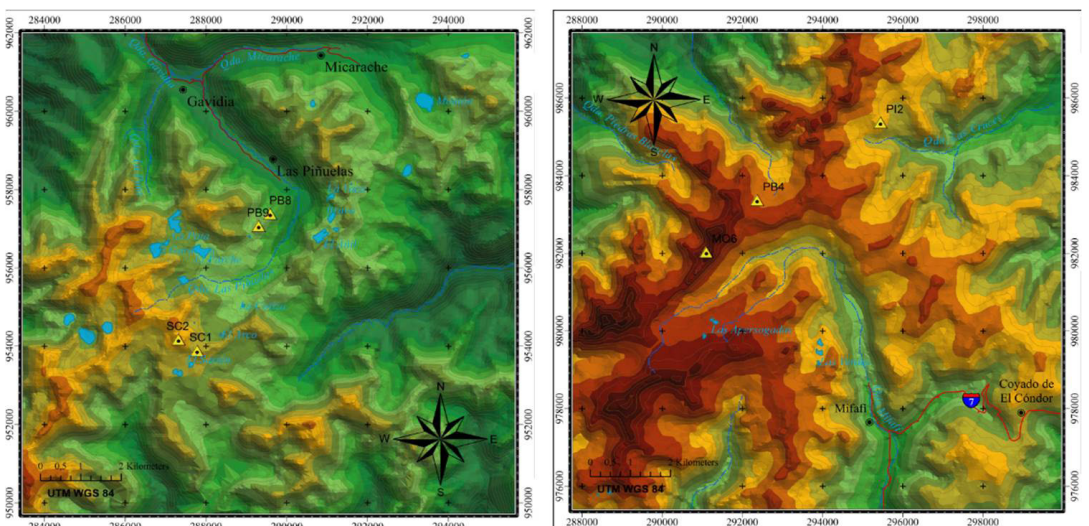


FIGURA 1. Mapas de la ubicación de las cumbres de GLORIA-Andes en Venezuela en: A. el Páramo de Piedras Blancas (Parque Nacional Sierra de La Culata); y B. Páramo de Gavidia (Parque Nacional Sierra Nevada). Se indica el código de cada cumbre (Cuadro 1).

CUADRO 1. Ubicación de las cumbres seleccionadas para el monitoreo a largo plazo de la vegetación en el marco de la red GLO-RIA-Andes en Venezuela. Coordenadas en UTM (Huso 19).

Sitio	Elevación (M Snm)	Código Gloria	Norte	Oeste
Gavidia - Sierra Nevada	3810	VE-GSN-PB8	957382	289576
	3928	VE-GSN-PB9	957069	289290
	4144	VE-GSN-SC1	953884	287766
	4270	VE-GSN-SC2	954171	287305
La Culata - Piedras Blancas	4207	VE-CPB-PI2	985371	295430
	4394	VE-CPB-PB4	983372	292355
	4604	VE-CPB-M06	982032	291089

es unimodal, con una estación seca que se extiende entre los meses de Diciembre y Marzo (Ataroff y Sarmiento 2004).

En el páramo altoandino, Monasterio (1980) distingue dos formaciones vegetales importantes: el páramo desértico (piso subnival) y el desierto periglacial (piso nival). Las cumbres a 4200 m y 4400 m se localizan en la unidad de páramo desértico. En esta, la fisionomía de la vegetación se caracteriza por presentar rosetales altos y abiertos, con un estrato alto formado casi exclusivamente por rosetas gigantes pertenecientes al complejo *Espeletia*. El estrato inferior, que se desarrolla muy cerca del suelo, presenta como formas de vida dominantes plantas en cojín de los géneros *Azorella*, *Arenaria*, *Aciachne*, y rosetas acaules de los géneros *Hypochaeris*, *Calandrinia* y *Draba* entre otras. De igual manera, en el páramo desértico se pueden encontrar grandes superficies de suelo desnudo, con gran cantidad de rocas, derrubios y grava. Los porcentajes de cobertura de suelo desnudo y rocas pueden alcanzar valores entre 50-90%, tendiendo a aumentar con la altitud (Monasterio, 1979). Por su parte, la cumbre de 4600 m está ubicada en el desierto periglacial. Esta formación vegetal consta de un único estrato, que no sobrepasa los 40 cm de altura. En este ecosistema las coberturas de la vegetación (incluyendo for-

mas no vasculares) son normalmente inferiores al 10-5%, siendo las formas de vida dominantes las mismas que ocupan el estrato inferior del páramo desértico, aunque la identidad de algunas de las especies es diferente (Monasterio 1980, Ataroff y Sarmiento 2003, Cuesta *et al.* 2017).

Las cuatro cumbres instaladas en el sitio Gavidia-Sierra Nevada, se ubican en la transición entre de la unidad ecológica de páramo andino y altoandino. El páramo andino se distribuye por encima de los 3000 m, sobre el límite continuo de bosque, con temperaturas promedios por debajo de los 9 °C, con suelos relativamente jóvenes (entisoles e inceptisoles) y altas coberturas de vegetación. Las precipitaciones en estos ambientes pueden ser muy variables, entre los 800 a 1800 mm al año. En nuestro caso, el sitio Gavidia se encuentra en el ramal de la Sierra Nevada, que presenta un patrón unimodal de precipitación con una estación seca bien marcada entre diciembre y marzo y una precipitación anual de c. 1300 mm (Sarmiento *et al.* 2003). La vegetación presenta una alta cobertura y cierta estratificación, encontrándose como elementos característicos rosetas del género *Espeletia*, arbustos y gramíneas en macolla en sectores con altas precipitaciones (Ataroff y Sarmiento 2004). Por otro lado, es importante aclarar que todas las cumbres en ambos sitios de estudio están so-

metidas a pastoreo extensivo de ganado vacuno y equino, pero con cargas animales muy bajas, dada la topografía abrupta que las caracteriza.

Luego de seleccionar los sitios para el establecimiento de las cumbres, se procedió a realizar un inventario florístico completo de estas, en una banda entre el punto más alto de cada cumbre y la isoclima de los 10 m de elevación por debajo de este, siguiendo la metodología estándar de GLORIA (Pauli *et al.* 2015). La cumbre se dividió en cuatro orientaciones cardinales y se realizó el inventario de la flora vascular presente en cada área entre los 0-5 m de elevación y los 5 y 10 m de elevación (áreas cimera, FIGURA 2). En cada una de estas áreas cimera se realizó también

una estimación visual de la cobertura de cada especie y una estimación a lo largo de transectas (de entre 5 y 10 m de longitud), utilizando el método del cuadrado puntual (para un total de 100 puntos por área cimera). A su vez, en cada orientación cardinal se estableció un “clúster” de parcelas de 3x3 m y se definieron parcelas permanentes de 1x1 m en cada esquina. Dentro de cada parcela permanente (16 en total) se estimó la cobertura de todas las plantas vasculares utilizando el método del cuadrado puntual (100 puntos) y una estimación visual.

Paralelo a esto, se realizaron las recolecciones botánicas; estas se ejecutaron fuera de las cumbres para preservar las condiciones natu-

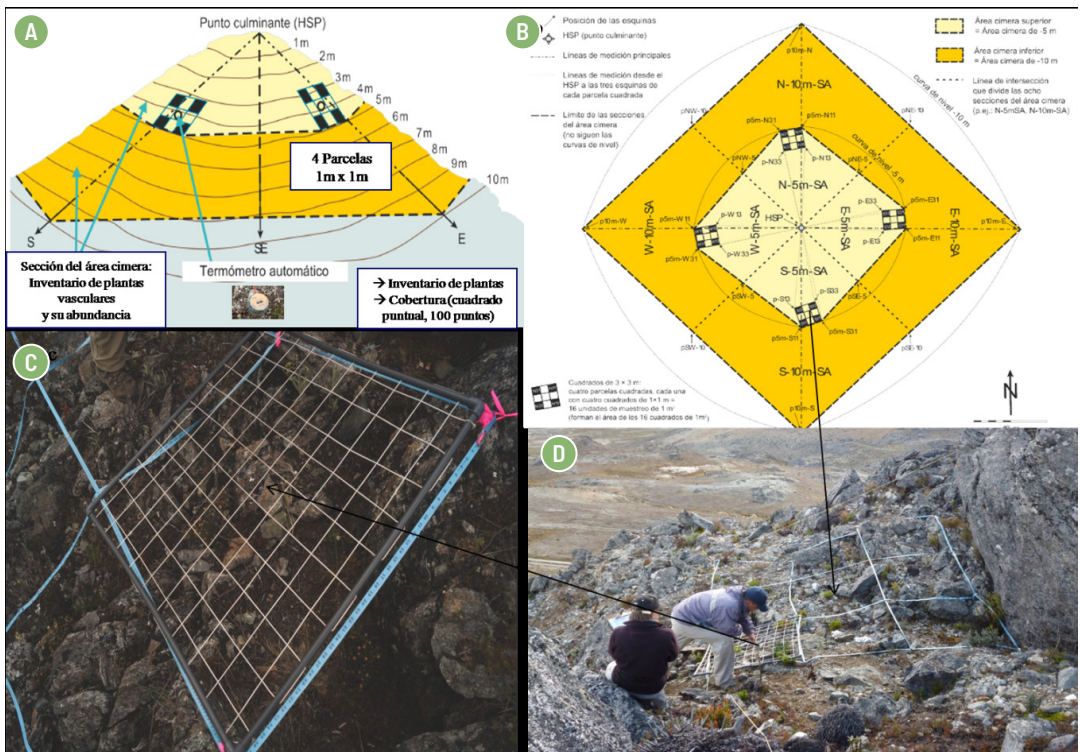


FIGURA 2. A Y B. Esquema de la organización de una cumbre de monitoreo de la red GLORIA-Andes (vista lateral y cenital). C. Vista de una parcela permanente de monitoreo de 1x1 m (indicadas en negro en los esquemas) y de la grilla utilizada para la estimación de las coberturas usando el método del cuadrado puntual (100 puntos). D. Vista de un “clúster” de parcelas permanentes de monitoreo de vegetación de 3x3 m. Las parcelas de muestreo de 1x1 m corresponden a las ubicadas en las cuatro esquinas del clúster. Diagramas modificados de Pauli *et al.* (2015).

rales en cada una. Cada espécimen recolectado fue georeferenciado, fotografiado y etiquetado, para posteriormente procesarse y describirse en el Laboratorio de Dendrología de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales (ULA-Mérida), donde se observaron y registraron los caracteres morfológicos, para realizar las determinaciones correspondientes, a través de material bibliográfico y de herbario. Para ello, se siguió el sistema de clasificación APG IV (2016), verificando el estatus taxonómico de cada especie, mediante la utilización de tres bases de datos: The Plant List (2013), Tropicos (2020) y WFO (2020). Vale indicar, que el material recolectado se depositó en el Herbario MER (Universidad de Los Andes), para establecer una colección completa de referencia (fotográfica y de herbario). A su vez, duplicados del primer muestreo se enviaron al Herbario QCA de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador.

Para revisar el estatus de los distintos grupos taxonómicos de plantas vasculares presentes, se usaron distintas fuentes bibliográficas y de internet, incluyendo los catálogos de las Floras de Venezuela y Colombia (Hokche *et al.* 2008, Bernal *et al.* 2016a, Bernal *et al.* 2016b), así como las publicaciones de Ricardi *et al.* (1997), Estrada (2003), Morillo *et al.* (2010a, 2010b), Diazgranados (2012), Dorr (201), Al-Shehbaz (2018), Mávarez (2019), Sylvester *et al.* (2020), entre otros. Así mismo, se consultaron y visitaron los herbarios VEN, PORT, MER, MERF en Venezuela y el QCA (Ecuador); y a través de la red, las bases de datos de los herbarios de Chicago (<https://plantidtools.fieldmuseum.org/en/rrc>), Nueva York (<http://sweetgum.nybg.org/science/vh/>), París (<https://science.mnhn.fr/all/search>), Missouri (<http://www.tropicos.org/>) y el de la Universidad Nacional de Colombia (<http://www.biovirtual.unal.edu.co/es/colecciones/search/plants/>). Vale mencionar que para el tratamiento fitogeográfico de

los géneros encontrados se siguió el esquema publicado por Sklenár *et al.* (2011).

La descripción del material recolectado se realizó con la ayuda de una lupa de mano (10x) y de un microscopio estereoscópico (Carl Zeiss Stemi SV 6), con la finalidad de observar las características de las plantas a detalle. El material se separó por grupos taxonómicos (APG IV, 2016) y por formas de vida (Muriel *et al.* 2020) para facilitar la elaboración de la clave; esta clasificación es una ampliación de la propuesta de clasificación elaborada por Ramsay y Oxley (1997), que permite englobar e incluir formas de crecimiento de los páramos y las punas, y que corresponden a las siguientes categorías: 1) Rosetas caulescentes, 2) Rosetas basales, 3) Rosetas acaulescentes, 4) Cojines y tapetes, 5) Arbustos erectos, 6) Arbustos prostrados, rastreros y/o trepadores. 7) Hierbas erectas, 8) Hierbas prostradas, rastreras y/o trepadoras, 9) Gramíneas bambusoides, 10) Gramíneas en penacho, 11) Gramíneas cespitosas. 12) Gramíneas dispersas, 13) Suculentas, 14) Árboles, 15) Helechos herbáceos, y 16) Helechos arborescentes (FIGURA 3).

Por último, para la elaboración de la clave dicotómica se utilizaron caracteres resaltantes como lo son los tallos y su pubescencia, los rizomas (en los helechos), látex (presente o ausente), estructuras punzantes, los tipos de hojas, su textura, la filotaxis, el patrón y tipo de venación, las lígulas (gramíneas), pubescencia, tipo de pubescencia y vainas (gramíneas), estípulas y tipo, patrón de ramificación, forma y simetría de la lámina foliar, base, ápice y borde foliar, presencia de glándulas, tamaño de las raquillas y espiguillas (gramíneas), lemas (gramíneas), tipos de inflorescencias (Eudicotiledóneas), características de los capítulos (Asteraceae), entre otros; en lo posible, se usaron caracteres diagnósticos organográficos vegetativos macroscópicos de fácil reconocimiento, y que permitieron desa-



FIGURA 3. Algunas de las formas de vida características del páramo en Venezuela según la clasificación usada por la red GLORIA-Andes (Muriel et al. 2020): A. *Myrosmodes cochleare* (roseta acaulescente). B. *Gentianella nevadensis* (hierba erecta). C. *Draba pulvinata* (arbusto erecto). D. *Luzula racemosa* (gramínea dispersa). E. *Agrostis breviculmis* (gramínea cespitosa). F. *Festuca fragilis* (gramínea en penacho). G. *Jamesonia imbricata* (helecho herbáceo). H. *Galium hypocarpium* (hierba postrada). I. *Echeveria bicolor* (suculenta).

rollar la clave como herramienta de trabajo y aporte al conocimiento de la flora nativa de la alta montaña tropical.

RESULTADOS Y ANÁLISIS

DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y BIOGEOGRÁFICA

En los levantamientos ejecutados en las siete cumbres de la red de monitoreo GLORIA-Andes en Venezuela durante el establecimiento de la línea base (2012-2014) y la primera serie de remuestreos (2017-2019) en los sitios “Gavidia-Sierra Nevada” y “Culata-Piedras Blancas”, se registró un total de 127 especies de plantas vasculares, incluyendo dos subespecies y dos hí-

bridos, pertenecientes a 35 familias, representando el 41,23% para este grupo de plantas en el páramo altoandino de Venezuela (CUADRO 2). Esta elevada riqueza total de especies nos da una idea del valor florístico-ecológico de estas cumbres permanentes de monitoreo como laboratorios al aire libre para el estudio del comportamiento y la respuesta al cambio climático de este diverso conjunto de plantas distribuidas entre los 3800 y los 4600 m. Podemos comparar el número de total de especies registrado con las 308 especies, pertenecientes a 45 familias de plantas vasculares que se encuentran registradas para esta franja de vegetación que corresponde a la más alta del país (sobre los 4000 m de elevación).

CUADRO 2. Lista de especies reportadas en siete cumbres de monitoreo de la red GLORIA-Andes en el páramo Venezolano entre los 3800 y los 4600 m de elevación.

Familia (Géneros/especies)	Especie(s) Reportada(s)
Apiaceae (2/2)	<i>Azorella julianii</i> Mathias & Constance [1844, 2095, 2096]; <i>Niphogeton dissecta</i> (Benth.) F. Macbr. [1935, 1958, 2136].
Asteraceae (18/36 y 2 híbridos)	<i>Baccharis prunifolia</i> Kunth [2061, 2119]; <i>Baccharis tricuneata</i> (L.f.) Pers. [1870, 2046]; <i>Belloa radians</i> (Benth.) Sagást. & M.O. Dillon [2216]; <i>Bidens triplinervia</i> Kunth [1753, 2140]; <i>Blakiella bartsifolia</i> (S.F. Blake) Cuatrec. [2262]; <i>Conyza mimia</i> S.F. Blake [2269] E; <i>Conyza uliginosa</i> (Benth.) Cuatrec. var. <i>uliginosa</i> [1995, 2080, 2174, 2177]; <i>Espeletia batata</i> Cuatrec. [1430, 1931, 2011] E; <i>Espeletia moritziana</i> Sch. Bip. ex Wedd., [1952, 2015] E; <i>Espeletia timotensis</i> Cuatrec. [1431] E; <i>Espeletia moritziana</i> Sch. Bip. ex Wedd., [1952, 2015] E; <i>Espeletia timotensis</i> Cuatrec. [1431] E; <i>Espeletia nana</i> Cuatrec. [1843, 2214] E; <i>Espeletia schultzii</i> Wedd. [1851, 2240] E; <i>Espeletia schultzii</i> Wedd. x <i>Espeletia moritziana</i> (Sch. Bip. ex Wedd.) Cuatrec. [1744] E; <i>Espeletia batata</i> Cuatrec. x <i>Espeletia schultzii</i> Wedd. [1429] E; <i>Espeletia pannosa</i> Standl. [1746, 1953] E; <i>Gnaphalium antennarioides</i> DC. [2267]; <i>Gnaphalium dombeyanum</i> DC. [2275]; <i>Gnaphalium domingense</i> Lam. [1456, 1682]; <i>Gnaphalium meridanum</i> Aristeg. [2247]; <i>Hieracium erianthum</i> Kunth [2271]; <i>Hinterhubera columbica</i> Sch. Bip. [1883, 1938, 2253]; <i>Hinterhubera ericoides</i> Wedd. [1708, 1951] E; <i>Hinterhubera lasquei</i> Wedd. [2230, 2290] E; <i>Hinterhubera imbricata</i> Cuatrec. & Aristeg. [1791, 1811] E; <i>Hypochaeris sessiliflora</i> Kunth [1886, 2261]; <i>Hypochaeris setosa</i> Formánek [2056]; <i>Lasiocephalus longipenicillatus</i> (Sch. Bip. ex Sandwith) Cuatrec. [1877, 2255]; <i>Luciliocline longifolia</i> (Cuatrec. & Aristeg.) M.O. Dillon & Sagást. [1763, 1946, 2283]; <i>Noticastrum marginatum</i> (Kunth) Cuatrec. [1499, 2003, 2062]; <i>Oxylobus glanduliferus</i> (Sch. Bip. ex Benth. & Hook.f.) A. Gray [1739]; <i>Pentalia andicola</i> (Turcz.) Cuatrec. [2258]; <i>Pentalia apiculata</i> (Sch. Bip. ex Wedd.) Cuatrec. [2018, 2032, 2154] E; <i>Pentalia imbricatifolia</i> (Sch. Bip. ex Wedd.) Cuatrec. [1481, 1885, 2017, 2260] E; <i>Pseudognaphalium gaudichaudianum</i> (DC.) Anderb. [2287]; <i>Pseudognaphalium moritzianum</i> (Klatt) V.M. Badillo [2264]; <i>Senecio funkii</i> Sch. Bip. [1432, 1496]; <i>Senecio wedgicalialis</i> Cuatrec. [1466, 1935, 2124, 2234]; <i>Viguiera goebelii</i> (Klatt) H. Rob. [2043, 2146] E.
Brassicaceae (1/6 y 2 subespecies)	<i>Draba arbuscula</i> Hook.f. [2102] E; <i>Draba bellardii</i> S.F. Blake [1928, 2004, 2068] E; <i>Draba chionophila</i> S.F. Blake [1482, 1987, 2016] E; <i>Draba cryophila</i> Cuatrec. [2090, 2256]; <i>Draba lindenii</i> (Hook.) Planch. ex Sprague [1874, 2120] E; <i>Draba pulvinata</i> Turcz. subsp. <i>berryi</i> Al-Shehbaz [2243] E; <i>Draba pulvinata</i> Turcz. subsp. <i>pulvinata</i> [1965, 2257] E.
Bromeliaceae (1/1)	<i>Puya venezuelana</i> L.B.Sm. [1929, 1930, 1985, 2009, 2010].
Campanulaceae (2/2)	<i>Labelia tenera</i> Kunth [1846, 2073]; <i>Siphocampylus sceptrum</i> Decne. ex Linden [1780] E.
Caprifoliaceae (1/1)	<i>Valeriana parviflora</i> (Trevir.) Höck [1917, 2091] E.
Caryophyllaceae (2/3)	<i>Arenaria musciformis</i> Triana & Planch. [1754, 2097]; <i>Arenaria venezuelana</i> Briq. [1479, 2147, 2252]; <i>Cerastium cephalanthum</i> S.F. Blake [1477, 2175, 2272].
Crassulaceae (1/1)	<i>Echeveria bicolor</i> (Kunth) E. Walther [1932, 2013, 2014].
Cyperaceae (1/1)	<i>Carex bonplandii</i> Kunth [2031, 2052].
Cystopteridaceae (1/1)	<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh. [2305, 2306].
Dryopteridaceae (2/3)	<i>Elaphoglossum mathewsii</i> (Fée) T. Moore [2057, 2058, 2059]; <i>Elaphoglossum</i> sp. [1775, 2179]; <i>Polystichum orbiculatum</i> (Desv.) J. Rémy & Fée [1804, 2223, 2265].
Ericaceae (2/2)	<i>Gaultheria myrsinoides</i> Kunth [1707, 1742, 1847]; <i>Vaccinium floribundum</i> Kunth [2050, 2125].
Eriocaulaceae (1/1)	<i>Paepalanthus dennisii</i> Moldenke [1680, 1981].
Fabaceae (1/2)	<i>Lupinus jahonii</i> Rose ex Pittier [2067, 2127] E; <i>Lupinus</i> sp. [1881, 2135].
Gentianaceae (2/2)	<i>Gentianella nevadensis</i> (Gilg) Weaver & Rüdberg [1833, 2126, 2286]; <i>Halenia viridis</i> (Griseb.) Gilg [1766, 1869, 1956, 2087] E.
Geraniaceae (1/2)	<i>Geranium chamaense</i> Pittier [1944, 2055, 2274] E; <i>Geranium multiceps</i> Turcz. [2149, 2273] E.



Familia (Géneros/especies)	Especie(s) Reportada(s)
Hypericaceae (1/3)	<i>Hypericum caracasatum</i> Willd. [1788, 2027, 2028]; <i>Hypericum juniperinum</i> Kunth [1684, 2026, 2218, 2263]; <i>Hypericum laricifolium</i> Juss. [1868, 1943, 2241].
Iridaceae (2/2)	<i>Orthosanthus chimboracensis</i> (Kunth) Baker [1713, 2144]; <i>Sisyrinchium tinctorium</i> Kunth [2242, 2278, 2279].
Juncaceae (1/2)	<i>Luzula gigantea</i> Desv. [2239]; <i>Luzula racemosa</i> Desv. [1813, 1889].
Lentibulariaceae (1/1)	<i>Pinguicula elongata</i> Benj. [1772, 2032, 2033].
Lycopodiaceae (1/1)	<i>Lycopodium clavatum</i> L. [1779, 1963].
Malvaceae (1/1)	<i>Acaulimalva purdiaei</i> (A. Gray) Krapov. [1495, 2151, 2303].
Melastomataceae (1/1)	<i>Chaetolepis lindeniana</i> (Naudin) Triana. [2129].
Onagraceae (1/1)	<i>Oenothera epilobiifolia</i> Kunth [1467, 2176, 2211].
Orchidaceae (3/3)	<i>Aa hartwegii</i> Garay [1805, 2228]; <i>Gomphichis traceyae</i> Rolfe [1774, 2030, 2069, 2168]; <i>Myrosmodes cochleare</i> Garay [1506, 2072].
Orobanchaceae (2/3)	<i>Castilleja fissifolia</i> L.f. [1752, 1978, 2150, 2155]; <i>Neobartsia laniflora</i> (Benth.) Uribe-Convers & Tank [1769, 2156]; <i>Neobartsia pedicularoides</i> (Benth.) Uribe-Convers & Tank [1699, 1758, 1986].
Plantaginaceae (1/1)	<i>Plantago linearis</i> Kunth [1709, 2021].
Poaceae (11/20)	<i>Aciachne acicularis</i> Laegaard [1498, 1997, 2293]; <i>Agrostis basalis</i> Luces [1801, 1824, 1878] E; <i>Agrostis breviculmis</i> Hitchc. [1465, 1497, 1896]; <i>Agrostis toluensis</i> Kunth [1702]; <i>Agrostis trichodes</i> (Kunth) Roem. & Schult. [1513, 1895]; <i>Calamagrostis chaseae</i> Luces [2292] E; <i>Calamagrostis effusa</i> (Kunth) Steud. [2024, 2217]; <i>Calamagrostis heterophylla</i> (Wedd.) Pilg. [1998]; <i>Calamagrostis pisinna</i> Swallen [1720, 1890, 1892, 1999]; <i>Calamagrostis pittieri</i> Hack. [1802, 1858, 1893]; <i>Cortaderia hapalotricha</i> (Pilg.) Conert [1717, 1797, 1942, 2251, 2288]; <i>Festuca fragilis</i> (Luces) Briceño [1473, 1872, 2244, 2276]; <i>Nassella mexicana</i> (Hitchc.) R.W. Pohl [1517, 1518, 2066]; <i>Ortachne erectifolia</i> (Swallen) Clayton [2210]; <i>Poa pauciflora</i> Roem. & Schult. [1475, 1776, 2008, 2249]; <i>Poa petrosa</i> Swallen [1476, 1888, 1964] E; <i>Poa trachyphylla</i> Pilg. [2277]; <i>Trisetum foliosum</i> Swallen [1850, 1868, 1967]; <i>Trisetum irazuense</i> (Kuntze) Hitchc. [1800, 1894, 2281]; <i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C. Gmel. [1511, 2291].
Polygonaceae (1/1)	<i>Rumex acetosella</i> L. [2034, 2035].
Polypodiaceae (1/1)	<i>Melpomene moniliformis</i> (Lag. ex Sw.) A.R. Sm. & R.C. Moran [1760, 2284].
Portulacaceae (2/2)	<i>Calandrinia acaulis</i> Kunth [1501]; <i>Mona meridensis</i> (Friedrich) Ö. Nilsson [1839].
Primulaceae (1/1)	<i>Myrsine dependens</i> (Ruiz & Pav.) Spreng. [2308].
Pteridaceae (1/2)	<i>Jamesonia canescens</i> Kunze [2094, 2254]; <i>Jamesonia imbricata</i> (Sw.) Hook. & Grev. [2224].
Rosaceae (4/10)	<i>Acaena cylindristachya</i> Ruiz & Pav. [1936, 2148]; <i>Hesperomeles obtusifolia</i> (DC.) Lindl. [2141, 2225]; <i>Lachemilla equisetiformis</i> (Trevir.) Rothm. [1971]; <i>Lachemilla hirta</i> (L.M.Perry) Rothm. [1505]; <i>Lachemilla moritziana</i> Dammer [1504, 2064, 2212, 2268]; <i>Lachemilla orbiculata</i> (Ruiz & Pav.) Rydb. [2248]; <i>Lachemilla polylepis</i> (Wedd.) Rothm. [2153, 2250]; <i>Lachemilla tanacetifolia</i> Rothm. [1462, 1507, 1761]; <i>Lachemilla verticillata</i> (Fielding & Gardner) Rothm. [1506, 1757, 2270]; <i>Potentilla heterosepala</i> Fritsch [1460, 2266].
Rubiaceae (2/2)	<i>Arcytophyllum nitidum</i> (Kunth) Schldt. [1939, 2122]; <i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. ex Griseb. [1862, 1940, 2213].
	Nota: dentro de cada corchete está el número de colección botánica de Luis E. Gámez (Coordinador botánico del proyecto en Venezuela). Abreviatura E = Endémica.

Esta es una diversidad de especies notable, si consideramos que recientemente en Colombia, Rangel-Ch (2018a) reporta para este piso altitudinal un total de 375 especies y 45 familias de plantas con flores para ese país (en donde la superficie del páramo altoandino o superpáramo es considerablemente mayor).

El grupo taxonómico mejor representado corresponde a las Eudicotiledóneas con 23 familias (66%), seguido de las Monocotiledóneas con siete (20%) y por último están los Helechos y sus aliados con cinco (14%). Dentro de las Eudicotiledóneas el grupo de las Asteridas corresponde al más numeroso con 11 familias, seguido de las Rosidas con ocho, las Superasteridas con tres y las Superrosidas con una (FIGURA 4). Por su parte, las familias con mayor cantidad de especies son Asteraceae (Compositae) con 36 especies y dos híbridos, Poaceae (Gramineae) con 20, Rosaceae con 10, Brassicaceae (Cruciferae) con seis especies y dos subespecies; vale indicar que estas cuatro familias tienen cerca del 60% de las especies encontradas en las siete cumbres establecidas. Resalta que todas las familias salvo las Asteraceae, Poaceae y Rosaceae, están representadas por tres o menos géneros, reafirmando la abundancia de estas en el pára-

mo altoandino (Sklenár *et al.* 2005, Cuesta *et al.* 2017). Esto coincide con lo reportado por Ricardi *et al.* (1997) y Estrada (2003), quienes a pesar de utilizar otro sistema de clasificación de plantas, indican que las Eudicotiledóneas son el grupo con mayor cantidad de familias y que las familias Asteraceae y Poaceae son las que tienen mayor cantidad de especies en este piso ecológico. A su vez vale la pena resaltar que muchas de las especies encontradas desarrollan flores con pétalos o tépalos vistosos, lo cual podría estar asociado con la presencia de síndromes de polinización entomofílicos y ornitofílicos en muchas plantas de los páramos (Pelayo *et al.* 2019).

Con respecto a los géneros, los que presentan mayor cantidad de especies son: *Lachemilla* (7), *Espeletia* (6), *Draba* (5 especies y dos subespecies), *Calamagrostis* (5), *Agrostis*, *Gnaphalium* e *Hinterhubera* (4), representando el 27,9% del total de especies encontradas y donde muchas de ellas tienen una alta importancia en términos de su cobertura en las cimas evaluadas. Entre estos, llama la atención la riqueza de especies de *Lachemilla*, género de origen Neotropical y que es considerado como característico en el páramo altoandino con representantes en muchas asociaciones, llegando a formar en algunos casos tapices (Gaviria 1997); sin embargo, las especies reportadas en las zonas evaluadas no son dominantes en el paisaje y tampoco son elementos comunes y/o frecuentes en términos de abundancia; caso distinto a *Festuca*, *Lasiocephalus* y *Nassella*, que a pesar de estar representados por una sola especie, son elementos característicos en casi todas las cumbres.

Con referencia a su origen fitogeográfico (Sklenár *et al.* 2011), prevalecen los géneros de origen Neotropical (*Aa*, *Jamesonia*, *Lachemilla*, *Pentacalia*, entre otros) y Ampliamente Templados (*Agrostis*, *Arenaria*, *Calamagrostis*, *Hypericum*, *Senecio*, entre otros) con 25 géneros cada

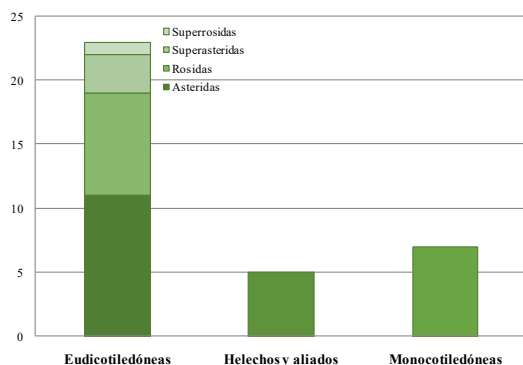


FIGURA 4. Abundancia de los grupos taxonómicos reportados en las siete cumbres de monitoreo de la red GLORIA-Andes en el páramo venezolano.

uno (63,29% entre ambos); seguidos de los de origen Holártico (*Castilleja*, *Cerastium*, *Draba*, *Hypochaeris*, *Lupinus*, entre otros) con 10 géneros (12,66%), Austral Antárticos (*Acaena*, *Azorella*, *Calandrinia*, entre otros) con seis (7,60%) y Amplio Tropicales (*Conyza*, *Elaphoglossum*, *Melpomene*, entre otros) con cinco. Los géneros endémicos de Páramo están representados por *Blakiella*, *Espeletia* e *Hinterhubera*, y los Cosmopolita por *Bidens*, *Lobelia* y *Lycopodium* (FIGURA 5). Esto comprueba, que en estas zonas de alta montaña en los páramos de Venezuela, convergen géneros de distintos orígenes, con una mayor importancia en cuanto al número de géneros de los elementos Neotropicales, Ampliamente Templados y Holárticos, resultando en “islas” de una gran fitodiversidad (Cuesta *et al.* 2020). Con respecto a esto, Ricardi *et al.* (1997) señalan que estas zonas del norte de Sudamérica presentan una influencia marcada de elementos del norte, lo que se refleja en los pocos géneros Austral-Antárticos presentes.

Jiménez-Rivillas *et al.* (2018) utilizaron el endemismo de plantas y animales como base para distinguir y separar distritos dentro de la Provincia Biogeográfica Páramo, reportando un total de 11, donde la Cordillera de Mérida es considerada como el Distrito Venezolano, separado florística-

mente de los páramos de la Cordillera Oriental de Colombia por la depresión del Táchira (Hofstede 2003, Hofstede y Llambí 2020). Este distrito no es continuo, ya que existe un aislamiento geográfico entre zonas relativamente cercanas, generando islas parameras rodeadas de formaciones boscosas, siendo uno de los factores más importantes que explica la notoria diversidad y el alto grado endemismo que caracteriza a estos ambientes de la alta montaña tropical (Sklenár *et al.* 2014, Cuesta *et al.* 2017, 2020). A su vez, este marcado endemismo se hace evidente en la flora de las cumbres estudiadas, con 80 especies restringidas a los páramos de Sur América (62,02%) y 30 especies restringidas a Venezuela. Este alto grado de endemismo, junto con la prevalencia de especies con nichos térmicos estrechos y óptimo de distribución asociados a temperaturas promedio bajas, son algunas de las principales razones que hacen a esta flora de las cumbres de Venezuela especialmente vulnerables a los efectos del cambio climático (Cuesta *et al.* 2020).

La familia Asteraceae es la que presenta el mayor número de especies endémicas con 15 (incluyendo dos híbridos); con respecto a esto, Morillo & Briceño (2000) mencionan que en Venezuela sobre los 3900 m de elevación, más del 95% de las especies endémicas de dicha familia, pertenecen a las tribus Heliantheae, Senecioneae y Astereae. Esto concuerda con lo encontrado en este estudio, ya que todas las especies endémicas registradas en las cumbres pertenecen a esas tribus. Funk *et al.* (1995) señalan que la diversidad de esta familia es muy alta en los Andes de Suramérica, donde muchos de los géneros experimentan procesos de especiación y rápida diversificación. A su vez, esto está relacionado con la gran cantidad de híbridos reportados y la amplia variabilidad de formas de crecimiento presente en las especies de esta familia (Madriñan *et al.* 2013, Diazgranados y Barber 2017, Mavárez

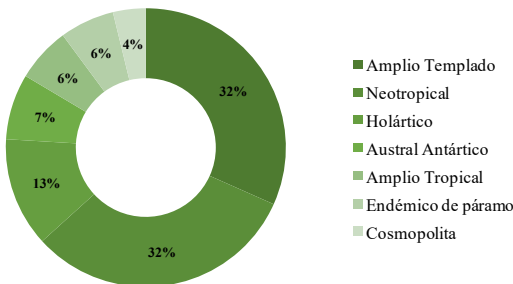


FIGURA 5. Porcentaje del total de géneros presentes incluido en cada grupo de acuerdo a su origen fitogeográfico en las siete cumbres de monitoreo de la red GLORIA-Andes en el páramo venezolano (basado en Sklenár *et al.* 2011).

2019). Otro grupo taxonómico a destacar en la flora de las cumbres estudiadas corresponde al género *Draba* (Brassicaceae), ya que se encontraron cinco especies y dos subespecies endémicas de Venezuela. Al-Shehbaz (2018) señala que el género es de origen Holártico y reporta para el país 11 especies, de las cuales 10 son endémicas, siendo comunes sobre los 4000 m de elevación, adaptándose bastante bien a los ambientes periglaciales y a suelos muy jóvenes, coincidiendo con las condiciones de las cimas estudiadas.

Por su parte, Ricardi *et al.* (1997), Luteyn (1999) y Sklenár *et al.* (2005) indican que la Poaceae es una de las familias más dominantes y con un gran número de especies en los pisos superiores del páramo. Sin embargo, nosotros solo registramos tres especies endémicas: *Agrostis basalis*, *Calamagrostis chaseae* y *Poa petrosa*, siendo esta última frecuente en las siete cumbres evaluadas, donde es un elemento común. Con respecto a las Poaceae endémicas del páramo altoandino de Venezuela, Briceño (2010) reporta siete especies, lo cual demuestra que a pesar de ser la segunda familia con mayor riqueza de especies en los Páramos de Venezuela (Rangel-Ch. 2018b), presenta pocos elementos restringidos al páramo altoandino. Otras familias con representantes endémicos en las cumbres de GLORIA en Venezuela son Campanulaceae (*Siphocampylus sceptrum*), Caprifoliaceae (*Valeriana parviflora*), Fabaceae (*Lupinus jahonii*), Gentianaceae (*Halenia viridis*) y Geraniaceae (*Geranium chamaense* y *G. multiceps*). Sklenár & Balslev (2005), Diazgranados (2012) y Mavárez (2019) señalan que en estas zonas altas de los páramos de Colombia, Ecuador y Venezuela los géneros con mayor cantidad de especies endémicas son *Espeletia*, *Lachemilla*, *Gentianella*, *Valeriana*, *Senecio s.l.* y *Draba*, concordando con lo observado en nuestras cumbres.

Por otro lado, en las cumbres estudiadas solo encontramos dos especies exóticas, *Rumex acetosella* y *Vulpia myuros*, ambas introducidas desde Europa (Luteyn 1999, Briceño 2010; Sarmiento *et al.* 2003). Aunque son elementos de poca cobertura en las cuatro cumbres establecidas en Gavidia, llama la atención la alta importancia relativa de *R. acetosella* en las cumbres de 4200 y 4400 m en el Páramo de Piedras Blancas, donde llega a estar entre las cinco especies más abundantes, alcanzando coberturas promedio de más de 10% en la cumbre de 4400 m. Esto enfatiza la importancia de hacer un seguimiento de la dinámica de estas especies exóticas, así como los factores abióticos y bióticos que regulan su abundancia en el páramo altoandino; en estos ambientes de alta montaña, la disminución de la competencia con especies herbáceas nativas y el efecto positivo de plantas nodrizas como los cojines pudieran ser importantes en promover su expansión desde las zonas originales de introducción en el piso agrícola (Llambí *et al.* 2018, 2020).

De acuerdo a los reportes del GBIF (2020), usando las directrices de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), solo las especies *Puya venezuelana* y *Myrsine dependens* constituyen elementos de Preocupación Menor. Mientras que según el Libro Rojo de la Flora de Venezuela (Huérffano *et al.* 2020), 64 especies presentes en las cumbres se mencionan en alguna categoría de amenaza, reportando como Vulnerable a *Senecio wedgicalis*, aunque las razones para esta categorización no están claras, siendo esta especie una excelente colonizadora de áreas perturbadas (Sarmiento *et al.* 2003). A su vez se reportan como casi amenazadas a *Puya venezuelana* y *Arcytophyllum nitidum*, y como especie de preocupación menor a *Pinguicula elongata*. Entretanto, las otras 60 especies se encuentran dentro de la categoría de datos

insuficientes. Esto último llama la atención, ya que muchas de estas especies han sido estudiadas por diferentes investigadores, generando datos sobre su distribución, incluyendo estudios para los géneros *Baccharis*, *Calamagrostis*, *Draba*, *Festuca*, *Espeletia*, *Hinterhubera*, *Lachemilla* y *Pentacalia* (Aristeguieta 1964, Gaviria 1997, Briçño 2010, Diazgranados 2012, Cuatrecasas 2013, Lapp 2014, Al-Shehbaz 2018, Carrillo *et al.* 2018, Mavárez 2019, Sylvester *et al.* 2019).

FORMAS DE VIDA

Siguiendo el protocolo para la clasificación de los hábitos de crecimiento de la Red GLORIA-Andes (Muriel *et al.* 2020), se registraron 12 formas de vida, demostrando la gran diversidad de estrategias funcionales y planes de crecimiento que presenta la vegetación altiandina en los Andes Tropicales (Ramsay y Oxley 1997, Rada *et al.* 2019). Los hábitos con un mayor número de especies en las siete cimas estudiadas corresponden a las hierbas erectas con 25 especies, los arbustos erectos con 24, las gramíneas en penacho con 18, las rosetas acaulescentes con 16 y las hierbas postradas con 12, representando el 74,4% del total de especies reportadas (FIGURA 6). Asimismo, se encontraron rosetas caulescentes (8), helechos herbáceos (8), gramíneas cespitosas (8), helechos herbáceos (8), gramíneas cespitosas

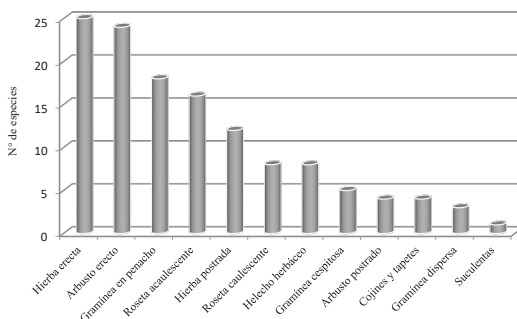


FIGURA 6. Número de especies por forma de vida reportadas en las cumbres evaluadas en el páramo Venezolano (basado en Muriel *et al.* 2020).

(5), arbustos postrados (4), cojines y tapetes (4), gramíneas dispersas (3) y suculentas (1).

Estos hábitos de las plantas vasculares definen la fisionomía del paisaje natural, siendo la elevación y las variables asociadas como la temperatura y la precipitación factores claves para entender estos cambios (Cuesta *et al.* 2017). Los arbustos (postrados y erectos), gramíneas (cespitosas y en penacho) y rosetas caulescentes son las formas de crecimiento dominantes entre los 3800 y 4100 m de elevación (Páramo de Gavidia), correspondiendo a comunidades de arbustal-rosetal de *Hypericum laricifolium* y *Espeletia schultzii* (Monasterio 1980). Por su parte, las hierbas erectas, rosetas gigantes y cojines son las formas de crecimiento dominantes en las comunidades de rosetal del páramo desértico entre los 4200 y 4400 m; estando entre las especies más representativas y abundantes la roseta *Espeletia timotensis*, las hierbas erectas *Castilleja fissifolia* y *Rumex acetosella*, y los cojines de *Azorella julianii*. Finalmente, en la cumbre de mayor elevación (4600 m), ubicada en el páramo de Piedras Blancas, existe una comunidad muy abierta de desierto periglacial, con un alto porcentaje de suelo desnudo, donde las formas de crecimiento más representativas son las gramíneas en penacho (eg. *Festuca fragilis*), las hierbas erectas (eg. *Lasiocephalus longipenicillatus*), las rosetas basales (*Draba chionophila*) y pequeños arbustos como *Pentacalia imbricatifolia*.

Varios autores han evaluado las formas de crecimiento de las plantas en el páramo altoandino venezolano, señalando la importancia en definir la fisionomía de las comunidades vegetales presentes de las plantas en cojín, las rosetas caulescentes gigantes y las rosetas acaulescentes (Vareschi 1970 y 1992, Monasterio 1980, Ricardi *et al.* 1997, Berg 1998, Cegarra 2006). Sin embargo, es interesante que en términos del número de especies los cojines no están entre las formas

de vida con una mayor riqueza en las cumbres estudiadas (*Arenaria musciformis*, *A. venezuelana*, *Azorella julianii* y *Paepalanthus dennisii*). Aun así, es importante resaltar que en el enfoque utilizado por nosotros para la clasificación de formas de vida (Muriel *et al.* 2020), las gramíneas formadoras de tapetes se incluyen en la categoría gramíneas cespitosas (eg. *Aciachne acicularis*). Esto difiere del sistema de Hedberg & Hedberg (1979), quienes consideran a las especies *Aciachne acicularis* y *Calandrinia acaulis* como plantas en cojín, siendo esta última clasificada por nosotros como una roseta acaulescente.

CLAVE DE IDENTIFICACIÓN

La definición de formas de vida o hábitos de crecimiento señalados anteriormente, fue fundamental para la elaboración de la clave dicotómica, permitiendo diferenciar, junto con una serie de otros caracteres más detallados, las 127 especies (incluyendo los híbridos y las subespecies) reportadas en los distintos levantamientos ejecutados entre los años 2012 y 2019, en las siete cimas evaluadas. Para la elaboración de la clave, se utilizó en lo posible rasgos vegetativos resaltantes y de fácil observación, minimizando el uso de caracteres reproductivos, de modo de facilitar la identificación en campo de las plantas encontradas, incluso en ausencia de estructuras reproductivas. Para el manejo de esta clave, es necesario contar con un instrumento de medición graduado en mm y cm, porque se usan rasgos cuantitativos como el tamaño de las plantas, hojas, lígulas, lemas y espiguillas (en las gramíneas), que permiten la diferenciación de varias especies.

A continuación se presenta la clave de las especies reportadas en el proyecto Gloria-Andes (Venezuela):

1a.- Plantas que se reproducen a través de esporas; esporangios originados en el envés, márgenes o en estróbilos erectos en los ápices de las hojas.....(2)

- 1b.- Plantas que se reproducen a través de semillas; esporas originadas de estructuras especializadas (flores) que originan heterósporas desde las anteras y el ovario(9)
- 2a.- Hojas simples, enteras hasta pinnatisectas(3)
- 2b.- Hojas compuestas(6)
- 3a.- Tallos erectos, muchas veces dicotómico; hojas sésiles*Lycopodium clavatum*
- 3b.- Tallos rastreros (rizomas), pocas veces erectos, nunca dicotómicos; hojas pecioladas(4)
- 4a.- Hojas fértiles y estériles monomorfas
.....*Melpomene moniliformis*
- 4b.- Hojas fértiles y estériles dimorfas(5)
- 5a.- Frondes recubiertos completamente por escamas*Elaphoglossum mathewsii*
- 5b.- Frondes recubiertos por escamas solo en el peciolo y en la cara abaxial*Elaphoglossum* sp.
- 6a.- Frondes mayores a 50 cm de largo
.....*Polystichum orbiculatum*
- 6b.- Frondes menores a 40 cm de largo(7)
- 7a.- Rizomas con escamas translúcidas; soros con indusios abultados*Cystopteris fragilis*
- 7b.- Rizomas con pelos gruesos a manera de cerdas; indusios ausentes(8)
- 8a.- Hojas conspicuamente recubiertas por pelos blancos y alargados, dificultando ver la epidermis de éstas*Jamesonia canescens*
- 8b.- Hojas cubiertas por pocos pelos, exponiendo claramente la epidermis, observándose verdes*Jamesonia imbricata*
- 9a.- Plantas sin cambium intrafascicular; haces vasculares dispersos; láminas en su mayoría con la venación paralelódrroma(10)
- 9b.- Plantas en su mayoría con cambium intrafascicular; haces vasculares comúnmente en forma de anillo; láminas con venación pinnada, actinódroma, acródrroma, craspedódroma, broquidódroma e hidódroma(37)
- 10a.- Láminas fuertemente cortantes y/o ásperas al tacto(11)

- 10b.- Láminas no cortantes y/o ásperas al tacto, en varios casos lisas hasta algo ásperas(14)
- 11a.- Gramíneas en penacho, mayores a 15 cm de alto(12)
- 11b.- Gramíneas cespitosas, menores a 12 cm de alto(13)
- 12a.- Láminas conduplicadas, aciculares, 0,3-0,45 cm de ancho*Ortachne erectifolia*
- 12b.- Láminas convolutas, aplanadas, 0,5-0,75 cm de ancho*Cortaderia hapalotricha*
- 13a.- Culmos 3-12 cm de largo; lígulas membranáceas, laciniadas*Agrostis breviculmis*
- 13b.- Culmos 1-4 cm de largo; lígulas endurecidas, escábridas*Aciachne acicularis*
- 14a.- Plantas en rosetas, formando cojines compactos*Paepalanthus dennisii*
- 14b.- Plantas no arrosietadas, menos formando cojines compactos(15)
- 15a.- Plantas menores a 20 cm de alto(16)
- 15b.- Plantas mayores a 30 cm de alto(23)
- 16a.- Vainas pilosas(17)
- 16b.- Vainas glabras(19)
- 17a.- Hojas basales aplanadas y algo cortantes; lemas con el ápice marcadamente bilobulado
.....*Calamagrostis pittieri*
- 17b.- Hojas basales subcilíndricas a cilíndricas, involutas a convolutas; lemas con el ápice levemente bifurcado (de aristas exertas) hasta 4-dentado(18)
- 18a.- Lígulas hialinas y agudas
.....*Calamagrostis chaseae*
- 18b.- Lígulas membranáceas y truncadas
.....*Calamagrostis heterophylla*
- 19a.- Lígulas membranáceas, normalmente mayores a 2 mm de largo(20)
- 19b.- Lígulas laceradas, hialinas hasta denticuladas, normalmente menores a 2 mm de largo(21)
- 20a.- Espiguillas 2-3,2 mm de largo; hojas filiformes*Agrostis tolucensis*
- 20b.- Espiguillas 3-6 mm de largo; hojas aplanadas hasta involutas, nunca filiformes*Poa petrosa*
- 21a.- Láminas aplanadas, 1-5 mm de ancho
.....*Calamagrostis pisinna*
- 21b.- Láminas involutas, filiformes, 0,3-0,5 mm de ancho(22)
- 22a.- Espiguillas 1-1,5 mm de largo
.....*Agrostis trichodes*
- 22b.- Espiguillas 7-20 mm de largo
.....*Vulpia myuros*
- 23a.- Hojas dispuestas en dos filas, alternándose en forma de abanico, con vainas abiertas, algunas veces auriculadas(24)
- 23b.- Hojas dispuestas en 2-3 filas, dísticas, dísticas-espinaladas hasta trísticas, con vainas cerradas o abiertas, frecuentemente liguladas o auriculadas(25)
- 24a.- Escapos alados, de menor tamaño a igual longitud de las láminas; tépalos amarillos
.....*Sisyrinchium tinctorium*
- 24b.- Escapos no alados, de mayor tamaño que las láminas; tépalos azulados hasta blanquecinos
.....*Orthrosanthus chimboracensis*
- 25a.- Láminas con los márgenes conspicuamente pilosos; frutos dehiscentes(26)
- 25b.- Láminas con los márgenes glabros a inconspicuamente pilosos; frutos indehiscentes(27)
- 26a.- Hojas basales de 45-60 cm de largo, aplanadas; inflorescencias panículas abiertas
.....*Luzula gigantea*
- 26b.- Hojas basales 30-50 cm de largo, caniculadas a levemente aplanadas; inflorescencias racimos espiciformes*Luzula racemosa*
- 27a.- Culmos triangulares y sólidos; hojas trísticas
.....*Carex bonplandii*
- 27b.- Culmos teretes hasta aplanados; hojas dísticas(28)
- 28a.- Lígulas entre 0,5-1 mm de largo
.....*Nassella mexicana*
- 28b.- Lígulas entre 1-15 mm de largo(29)
- 29a.- Espiguillas mayores a 30 mm de largo
.....*Festuca fragilis*
- 29b.- Espiguillas 3-9 mm de largo(30)

- 30a.- Espiguillas de un solo flósculo(31)
- 30b.- Espiguillas de dos o más flósculos(34)
- 31a.- Raquillas glabras; espiguillas de 2-3,15 mm de largo*Agrostis basalis*
- 31b.- Raquillas pilosas; espiguillas mayores a 3,5 mm de largo(32)
- 32a.- Inflorescencias panículas alargadas, fusiformes hasta algo elípticas, con ramificaciones cerradas con respecto al eje principal*Calamagrostis chaseae*
- 32b.- Inflorescencias panículas abiertas, piramidales y con ramificaciones abiertas y verticiladas(33)
- 33a.- Prolongación de la raquilla desde $\frac{3}{4}$ hasta el ápice de la lema; lígulas coriáceas y ciliadas*Calamagrostis effusa*
- 33b.- Prolongación de la raquilla hasta la mitad de la lema; lígulas membranáceas, pilósulas*Calamagrostis pittieri*
- 34a.- Lemas con arista dorsal(35)
- 34b.- Lemas sin arista dorsal(36)
- 35a.- Vainas con el ápice largamente extendido a manera de lígula*Trisetum foliosum*
- 35b.- Vainas con el ápice no extendido a manera de lígula*Trisetum irazuense*
- 36a.- Vainas comprimidas con una quilla prominente, ligeramente alada; láminas conduplicadas, rígidamente erectas*Poa trachypylla*
- 36b.- Vainas sin quillas y menos aladas; láminas involutas a moderadamente conduplicadas, flexibles a erectas*Poa pauciflora*
- 37a.- Plantas en rosetas (leñosas o no) hasta arbustos(38)
- 37b.- Plantas herbáceas postradas y/o erectas(89)
- 38a.- Látex presente(39)
- 38b.- Látex ausente(41)
- 39a.- Arbustos mayores a 0,5 m de alto, con los tallos jóvenes rojizos*Siphocampylus sceptrum*
- 39b.- Plantas arrosietadas, dispuestas en forma radiada con las hojas postradas en el suelo(40)
- 40a.- Hojas 3-6 cm de largo, elíptico-lanceoladas; brácteas involucrales subiguales*Hypochaeris setosa*
- 40b.- Hojas 5,5-10 cm de largo, linear-lanceoladas; brácteas involucrales externas de menor tamaño*Hypochaeris sessiliflora*
- 41a.- Hojas compuestas simplemente pinnadas hasta digitadas(42)
- 41b.- Hojas simples(44)
- 42a.- Plantas acaulescentes; folíolos aserrados; frutos aquenios rojizos*Acaena cylindristachya*
- 42b.- Arbustos con tallos distinguibles; folíolos enteros; frutos legumbres(43)
- 43a.- Folíolos 8-10; tallos y hojas densamente pilosos*Lupinus jahnii*
- 43b.- Folíolos 8-12; tallos y hojas pilósulos*Lupinus* sp.
- 44a.- Plantas con estructuras punzantes (armadas)(45)
- 44b.- Plantas sin estructuras punzantes (inermes)(46)
- 45a.- Hojas con el margen espinoso; fruto cápsula con las semillas aladas*Puya venezuelana*
- 45b.- Hojas con el margen aserrado; fruto pomo con las semillas no aladas*Hesperomeles obtusifolia*
- 46a.- Plantas con tallos (sobre o bajo el suelo)...(47)
- 46b.- Plantas sin tallos (acaulescentes)(78)
- 47a.- Flores solitarias hasta dispuestas en racimos o glómérulos(48)
- 47b.- Flores dispuestas en capítulos (Compositae)(61)
- 48a.- Hojas palmatisectas; pétalos ausentes*Lachemilla polylepis*
- 48b.- Hojas enteras; pétalos presentes(49)
- 49a.- Pétalos unidos, blancos, crema, lila hasta violeta(50)
- 49b.- Pétalos libres, amarillos hasta pardo-amarillentos(54)
- 50a.- Láminas con puntos glandulares oscuros; hojas con apariencia de opuestas por tener los en-

- trenudos muy cortos*Myrsine dependens*
- 50b.- Láminas sin puntos oscuros; hojas claramente alternas u opuestas(51)
- 51a.- Hojas enteras con estípulas interpeciolares*Arcytophyllum nitidum*
- 51b.- Hojas aserradas sin estípulas(52)
- 52a.- Arbustos con muchas ramas erectas; estambres tres; fruto aquenio*Valeriana parviflora*
- 52b.- Arbustos con pocas ramas laterales; estambres 5; fruto baya(53)
- 53a.- Ovario súpero; anteras coronadas por cuatro apéndices*Gaultheria myrsinoides*
- 53b.- Ovario ínfero; anteras no coronadas por apéndices*Vaccinium floribundum*
- 54a.- Arbustos mayores a 50 cm de alto(55)
- 54b.- Arbustos entre 5-40 (-50) cm de alto.....(59)
- 55a.- Hojas alternas*Draba lindenii*
- 55b.- Hojas opuestas(56)
- 56a.- Hojas sin puntos glandulares; flores rosadas*Chaetolepis lindeniana*
- 56b.- Hojas con puntos glandulares; flores amarillas(57)
- 57a.- Láminas levemente obovadas, con 2-3 venas ascendentes*Hypericum caracasenum*
- 57b.- Láminas lineales, aciculares hasta elípticas-oblongas, con solo la vena media fácil de observar(58)
- 58a.- Tallos jóvenes tetragonales; hojas imbricadas, 1,2-1,6 mm de ancho*Hypericum juniperinum*
- 58b.- Tallos jóvenes cilíndricos; hojas patentes, 0,6-1,8 mm de ancho*Hypericum laricifolium*
- 59a.- Láminas con la cara inferior cubierta esparsamente por pelos ramificados; vena media no prominente; inflorescencias generalmente con brácteas*Draba arbuscula*
- 59b.- Láminas con la cara inferior cubierta densamente por pelos estrellados y simples; vena media prominente; inflorescencias generalmente sin brácteas(60)
- 60a.- Láminas foliares conspicuamente ciliadas; frutos pilosos ...*Draba pulvinata* subsp. *pulvinata*
- 60b.- Láminas foliares no ciliadas; frutos glabrescentes*Draba pulvinata* subsp. *berryi*
- 61a.- Caulirosulas no ramificadas, con las hojas densamente pilosas en ambas caras(62)
- 61b.- Arbustos erectos y/o postrados, ramificados, con las hojas no cubiertas densamente por pelos(69)
- 62a.- Hojas maduras 6-16 cm de largo(63)
- 62b.- Hojas maduras 30-60 cm de largo(65)
- 63a.- Sinflorescencias de 3-5 cabezuelas*Espeletia batata* x *Espeletia schultzii*
- 63b.- Sinflorescencias de una cabezuela(64)
- 64a.- Vainas foliares glabras; rosetas de 15-20 cm de diámetro*Espeletia nana*
- 64b.- Vainas foliares densamente pilosas; rosetas de 18-25 cm de diámetro*Espeletia batata*
- 65a.- Sinflorescencias dicasios, con varias ramificaciones, hojas y brácteas opuestas*Espeletia schultzii*
- 65b.- Sinflorescencias monocasios, con ramificaciones, hojas y brácteas alternas espiraladas. (66)
- 66a.- Hojas con indumento seríceo, dándoles una tonalidad brillante; sinflorescencias corimbiformes*Espeletia pannosa*
- 66b.- Hojas lanosas, no brillantes; sinflorescencias racemiformes(67)
- 67a.- Caulirosulas normalmente altas (más de 1,5 m); láminas foliares 1,5-4,3 cm de ancho*Espeletia timotensis*
- 67b.- Caulirosulas cortas, usualmente sésiles (menores a 1,5 m); láminas foliares 0,7-1,8 cm de ancho(68)
- 68a.- Sinflorescencias con 2-3 capítulos; flores radiales con brácteas ámbar, llamativas..... *Espeletia schultzii* x *Espeletia moritziana*
- 68b.- Sinflorescencias con solo un capítulo; flores radiales sin brácteas llamativas*Espeletia moritziana*
- 69a.- Hojas claramente pecioladas*Viguiera goebelii*
- 69b.- Hojas sésiles a subsésiles(70)

- 70a.- Arbustos prostrados con las hojas lobuladas en el ápice*Baccharis tricuneata*
- 70b.- Arbustos erectos con las hojas enteras en el ápice(71)
- 71a.- Hojas imbricadas, adpresas al tallo(72)
- 71b.- Hojas no superpuestas, patentes con respecto al tallo(73)
- 72a.- Láminas 3-5 mm de largo, con el borde dentado; cipselas 2-2,2 mm de largo*Hinterhubera imbricata*
- 72b.- Láminas 4,2-6 mm de largo, con el borde entero; cipselas 1,5-2 mm de largo*Pentacalia imbricatifolia*
- 73a.- Arbustos mayores a 1 m de alto, con los entrenudos distinguibles(74)
- 73b.- Arbustos menores a 1 m de alto, con los entrenudos difíciles de distinguir(76)
- 74a.- Hojas claramente pecioladas, aserradas desde la mitad de la lámina hasta el ápice; pappus amarillento*Baccharis prunifolia*
- 74b.- Hojas subsésiles, enteras; pappus blancuzco(75)
- 75a.- Láminas glabras y brillantes en la cara superior, agudas hasta obtusas en el ápice; cabezuelas homógamas*Pentacalia andicola*
- 75b.- Láminas tomentosas y poco brillantes en la cara superior, agudas y mucronadas en el ápice; cabezuelas heterógamas*Pentacalia apiculata*
- 76a.- Corola de las flores femeninas trilobuladas*Hinterhubera columbica*
- 76b.- Corola de las flores femeninas pentalobuladas(77)
- 77a.- Láminas foliares con indumento aracnoideo; ápice de las hojas obtuso; capítulos con 110-130 flores*Hinterhubera laseguei*
- 77b.- Láminas foliares sin indumento aracnoideo; ápice de las hojas agudo; capítulos con 120-140 flores*Hinterhubera ericoides*
- 78a.- Hojas densamente cubiertas por pelos blancos, dificultando distinguir la epidermis(79)
- 78b.- Hojas glabras a glabrescentes, cuando pilosas con la epidermis distinguible(80)
- 79a.- Hojas sésiles, oblongas, redondeadas en el ápice; involucro uniseriado*Belloa radians*
- 79b.- Hojas subsésiles, oblongo-lanceoladas, con el ápice agudo; involucro 3-4 seriado*Luciliocline longifolia*
- 80a.- Hojas rojizas a moradas, cubiertas completamente por pelos glandulares, pegajosas al tacto*Pinguicula elongata*
- 80b.- Hojas verdes, grisáceas, blancuzcas hasta rojizas, no pegajosas al tacto(81)
- 81a.- Láminas con el borde aserrado hasta crenado(82)
- 81b.- Láminas con el borde entero(84)
- 82a.- Hojas de contorno redondeado; estípulas laterales; flores blancas, solitarias*Acaulimalva purdiaei*
- 82b.- Hojas oblongas, lanceoladas, hasta oblongo-lanceoladas; estípulas ausentes; flores amarillas, dispuestas en racimos(83)
- 83a.- Hojas sésiles, glabrescentes; racimos con brácteas; sépalos amarillentos*Draba bellardii*
- 83b.- Hojas pecioladas, con pocos pelos simples; racimos ebracteados; sépalos verdes*Draba cryophila*
- 84a.- Sistema radicular homorrizo; hojas con venación paralelinervia(85)
- 84b.- Sistema radicular alorrizo; hojas con venación hifódroma(87)
- 85a.- Hojas bastante carnosas; inflorescencia cónica, de 5-6 cm sobre el suelo*Myrosmodus cochleare*
- 85b.- Hojas gruesas a levemente carnosas; inflorescencias espigas angostas, 30-40 cm sobre el suelo(86)
- 86a.- Inflorescencia originada de un lado de la roseta; pecíolos diferenciados; raíces pilosas*Aa hartwegii*
- 86b.- Inflorescencia originada del centro de la roseta; pecíolos no diferenciados; raíces glabras*Gomphichis traceyae*

- 87a.- Raíces napiformes; tallos cubiertos densamente por las hojas secas; inflorescencias en racimos compuestos por numerosas flores amarillas y llamativas*Draba chionophila*
- 87b.- Raíces no abultadas; tallos libres de hojas persistentes; flores solitarias o dispuestas en espigas poco llamativas(88)
- 88a.- Hojas erectas, pecioladas, pubescentes; pétalos unidos*Plantago linearis*
- 88b.- Hojas postradas sobre el suelo, sésiles, glabras; pétalos libres*Calandrinia acaulis*
- 89a.- Plantas herbáceas formando cojines densos(90)
- 89b.- Plantas herbáceas erectas y/o postradas(92)
- 90a.- Láminas dentadas desde la mitad de la lámina hasta el ápice, mayores a 3 mm de ancho*Azorella julianii*
- 90b.- Láminas enteras, menores a 2 mm de ancho(91)
- 91a.- Hojas con el ápice agudo; sépalos ovoides-oblongos, con el ápice acuminado hasta agudo*Arenaria musciformis*
- 91b.- Hojas con el ápice mucronado; sépalos ovoides, con el ápice mucronado*Arenaria venezuelana*
- 92a.- Hojas compuestas(93)
- 92b.- Hojas simples(95)
- 93a.- Foliolos densamente pilosos; estípulas adnatas al pecíolo*Potentilla heterosepala*
- 93b.- Foliolos con pocos pelos; estípulas ausentes(94)
- 94a.- Pecíolos envainadores; ápice de los folíolos mucronados; inflorescencia umbela*Niphogeton dissecta*
- 94b.- Pecíolos no envainadores; ápice de los folíolos acuminados hasta obtusos; inflorescencias capítulos*Bidens triplinervia*
- 95a.- Hojas suculentas*Echeveria bicolor*
- 95b.- Hojas no suculentas(96)
- 96a.- Tallos jóvenes y hojas (en ambas caras) recubiertos por pelos blancos y/o grisáceos, impidiendo muchas veces ver la epidermis(97)
- 96b.- Tallos jóvenes y hojas (en ambas caras) no recubiertos por pelos blancos y/o grisáceos, dejando ver la epidermis(101)
- 97a.- Láminas con el borde o ápice aserrado o crenado(98)
- 97b.- Láminas con el borde o el ápice entero ... (99)
- 98a.- Hierbas hasta 20 cm de alto; ápice de los tallos recubiertos densamente por pelos lanoso-aracnoideo; ápice de las hojas lobado*Conyza mimia*
- 98b.- Hierbas mayores a 25 cm de alto; ápice de los tallos recubiertos por pelos blancos y adpresos; ápice de las hojas agudo*Lasiocephalus longipenicillatus*
- 99a.- Base de las hojas ensanchadas, pero nunca abrazando al tallo*Gnaphalium antennaroides*
- 99b.- Base las hojas abrazando al tallo(100)
- 100a.- Hojas 2-4 cm de largo x 6-8 mm de ancho, con el ápice aristado*Gnaphalium meridanum*
- 100b.- Hojas 2,8-6,7 cm de largo x 6,5-12,5 mm de ancho, con el ápice agudo*Pseudognaphalium moritzianum*
- 101a.- Estípulas presentes(102)
- 101b.- Estípulas ausentes(111)
- 102a.- Hojas alternas u originándose desde la base de la planta(103)
- 102b.- Hojas opuestas hasta verticiladas.....(109)
- 103a.- Estípulas ócreas*Rumex acetosella*
- 103b.- Estípulas laterales hasta adnatas al pecíolo(104)
- 104a.- Hojas pinnatisectas, más largas que anchas*Lachemilla tanacetifolia*
- 104b.- Hojas palmatilobuladas, palmatisectas hasta enteras de contorno redondeado, casi tan largas como anchas(105)
- 105a.- Entrenudos acortados y difíciles de distinguir*Lachemilla orbiculata*
- 105b.- Entrenudos alargados y distinguibles. (106)
- 106a.- Estípulas bilobuladas; pétalos ausentes. (107)
- 106b.- Estípulas enteras; pétalos presentes... (108)

- 107a.- Hojas basales y caulinares diferentes; láminas con los segmentos levemente partidos a enteros*Lachemilla moritziana*
- 107b.- Hojas basales y caulinares isomorfas; láminas con los segmentos profundamente partidos*Lachemilla hirta*
- 108a.- Láminas palmatisectadas, con 4-5 lóbulos; haz cubierto de pelos blancuzcos y fáciles de observar*Geranium multiceps*
- 108b.- Láminas palmatilobuladas; haz con poca pubescencia hasta glabrescente*Geranium chamaense*
- 109a.- Hierbas postradas hasta trepadoras; hojas 3-4 por nudo*Galium hypocarpium*
- 109b.- Hierbas erectas; hojas 4-6 por nudo(110)
- 110a.- Hojas y estípulas pilosas en el envés; gineceo 2-4 carpelar*Lachemilla verticillata*
- 110b.- Hojas y estípulas glabrescentes en el envés; gineceo monocarpelar .*Lachemilla equisetiformis*
- 111a.- Látex presente*Lobelia tenera*
- 111b.- Látex ausente(112)
- 112a.- Hojas pinnatífidas (con lóbulos angostos) y enteras*Castilleja fissifolia*
- 112b.- Hojas enteras(113)
- 113a.- Láminas con el borde aserrado, dentado hasta crenado(114)
- 113b.- Láminas con el borde entero hasta algo sinuoso(123)
- 114a.- Base de las hojas abrazando parcialmente o completamente al tallo(115)
- 114b.- Base de las hojas de diferentes formas y nunca abrazando parcialmente o completamente al tallo(116)
- 115a.- Brácteas del involucre moradas a rojizas; hojas sésiles, de ápice obtuso hasta agudo*Senecio wedgicalis*
- 115b.- Brácteas del involucre amarillas a crema; hojas cortamente pecioladas, de ápice acuminado*Senecio funkii*
- 116a.- Flores dispuestas en racimos terminales hasta solitarias(117)
- 116b.- Flores dispuestas en capítulos terminales y axilares(119)
- 117a.- Plantas postradas; hojas alternas con el borde aserrado-glandular*Oenothera epilobiifolia*
- 117b.- Plantas erectas; hojas opuestas con el borde crenado(118)
- 118a.- Tallos jóvenes densamente pilosos; inflorescencias villosas-lanadas; labio de la corola ovado-cóncavo*Neobartsia laniflora*
- 118b.- Tallos jóvenes pilósulos; inflorescencias piloso-glandular; labio de la corola levemente obtuso*Neobartsia pedicularoides*
- 119a.- Plantas con hojas radicales y caulinares(120)
- 119b.- Plantas con solo hojas caulinares.....(121)
- 120a.- Hojas basales sésiles, dentadas; capítulos heterógamos, blancos a rosados*Noticastrum marginatum*
- 120b.- Hojas basales pecioladas, dentadas-glandulares; capítulos homógamos, amarillos*Hieracium erianthum*
- 121a.- Hojas opuestas, recubiertas densamente por pelos glandulares; capítulos homógamas, blancas*Oxylobus glanduliferus*
- 121b.- Hojas alternas, recubiertas de pelos simples y glandulares; capítulos heterógamos, amarillentos a grisáceos(122)
- 122a.- Láminas crenadas, obtusas en el ápice; capítulos solitarios*Blakiella bartsifolia*
- 122b.- Láminas dentadas, agudas en el ápice; cabezuelas en corimbos*Conyza uliginosa* var. *uliginosa*
- 123a.- Láminas pilosas(124)
- 123b.- Láminas glabras a glabrescentes.....(127)
- 124a.- Hojas discoloras (verdes en el haz y blancuzcas en el envés).....*Gnaphalium domingense*
- 124b.- Hojas concoloras(125)
- 125a.- Inflorescencias cimas compactas; hojas opuestas*Cerastium cephalanthum*
- 125b.- Inflorescencias capítulos homógamos; hojas alternas(126)

- 126a.- Hojas mayores a 10 cm de largo y fuertemente aromáticas.....*Gnaphalium dombeyanum*
 126b.- Hojas entre 5-8 cm de largo y poco aromáticas*Pseudognaphalium gaudichaudianum*
 127a.- Hierbas postradas, cespitosas con las hojas espatuladas; sépalos 3.....*Mona meridensis*
 127b.- Hierbas erectas o decumbentes con las hojas no espatuladas; sépalos 4-5(128)
- 128a.- Plantas en floración no mayores a 12 cm de alto, rojizas a verdosas; flores púrpuras a moradas, sin espolones.....*Gentianella nevadensis*
 128b.- Plantas en floración mayores a 20 cm de alto, verdes hasta amarillentas; flores verdes a blancas, con espolones recurvados hacia la base*Halenia viridis*

AGRADECIMIENTOS

Los autores de la presente investigación queremos agradecer al Programa *Adaptación en las Alturas* y el *Programa de Bosques Andinos* financiados por la Agencia Suiza para Desarrollo y Cooperación (COSUDE) e implementados por el Consorcio para el Desarrollo Sostenible de la Ecorregión Andina (CONDESAN) por el financiamiento para la generación de esta publicación y su apoyo al trabajo de la Red GLORIA-Andes en Venezuela. Agradecemos también el apoyo durante estos años del ICAE de la Universidad de Los Andes y del Instituto Nacional de Parques de Venezuela. De igual manera, debemos dirigir nuestras profundas palabras de agradecimiento a Teresa Schwarzkopf, Eulogio Chacón, Manuel Fernández, Zulay Méndez, Julia K. Smith, Andrea Bueno, Magdalena Gerhardt, Benito Briceño, Alejandra Melfo, Cherry Rojas, Mariana Cárdenas, Rafael Pacheco, Mayanin Rodríguez, Ciro Soto, John Parra, Maryam Sánchez, Gerardo Rodríguez, Susana Rodríguez, Víctor Palomares, Dominique Bednareck, Fabián Vega y Gabriel Guirigay quienes han participado a lo largo de estos años en las salidas de campo, procesamiento de muestras en el laboratorio, identificación taxonómica, generación de mapas, y otras actividades fundamentales para la consolidación del programa de monitoreo. Finalmente, queremos agradecer al gran apoyo brindado en las salidas de campo en la comunidad de Gavidia de Leopoldo Ponte, Bernabé Torres como a toda su Familia y Manuel Moreno.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALDANA, A. & J. BOSQUE. 2008. Cambios ocurridos en la cobertura/uso de la tierra del Parque Nacional Sierra de la Culata. Mérida-Venezuela. Período 1988-2003. *GeoFocus* 8:139-168.
- AL-SHEHBAZ, I. 2018. A Monograph of the South American Species of *Draba* (Brassicaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 103(4): 463-590.
- APG. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.

- ARISTIGUIETA, L. 1964. *Flora de Venezuela. Compositae*. Volumen X, I Parte. Instituto Botánico y Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- ARZAC, A., LLAMBI, L.D., DULHOSTE, R., OLANO, J.M., CHACON-MORENO, E. 2019. Modeling the effect of temperature changes on plant life-form distribution in a treeline ecotone of the tropical Andes. *Plant Ecology and Diversity* 12(6):619-632.
- ATAROFF, M. & L. SARMIENTO. 2003. *Las Unidades Ecológicas de los Andes de Venezuela*. En: La Marca, E. y Soriano, P. (eds.). Reptiles de los Andes de Venezuela. Fundación Polar, Conservación Internacional, CODEPRE-ULA, Fundacite Mérida, BIOGEOS. Mérida, Venezuela.
- BERNAL R., R. GRADSTEIN & M. CELIS (eds.). 2016a. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Volumen I. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- BERNAL R., R. GRADSTEIN & M. CELIS (eds.). 2016b. Catálogo de plantas y líquenes de Colombia. Volumen I. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- BERG, A. 1998. Pflanzengesellschaften und Lebensformen des Superpáramo des Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida in Venezuela. *Phytocoenología* 28 (2): 157-203.
- BRICEÑO, B. 2010. Poaceae. En: Morillo, G., Briceño, B. & Silva, J. (eds.). *Botánica y Ecología de las Monocotiledóneas de los Páramos de Venezuela*. Volumen II. Centro Editorial Litorama, C.A. Mérida, Venezuela.
- CÁCERES, Y., LLAMBÍ L. & F. RADA, F. 2015. Shrubs as foundation species in a high tropical alpine ecosystem: a multi-scale analysis of plant spatial interactions. *Plant Ecology and Diversity* 8(2): 147-161.
- CARRILO, M., M. LAPP & P. TORRECILLA. 2018. Taxonomía de *Hinterhubera* Sch. Bip. ex Wedd. (Asteroideae-Asteraceae) en Venezuela. *Ernstia* 28 (1): 1-44.
- CEGARRA, A. 2006. *Bioclimatología y pisos bioclimáticos de Los Andes de Mérida, Venezuela*. Tesis Doctoral. Universidad de Valencia. Facultad de Farmacia, Departamento de Botánica, Jardín Botánico de la Universidad de Valencia. Valencia, España.
- CUATRECASAS, J. 1958. *Aspectos de la Vegetación Natural de Colombia*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 10 (40): 221-262.
- CUATRECASAS, J. 2013. A Systematic Study of the Subtribe Espeletiinae (Heliantheae, Asteraceae). *Memoirs of The New York Botanical Garden*. Volume 107. The New York Botanical Garden Press. New York, USA.
- CUESTA, F., P. MURIEL, S. BECK, R. I. MENESES, S. HALLOY, S. SALGADO, E. ORTIZ & BECERRA M.T. 2012. *Biodiversidad y Cambio Climático en los Andes Tropicales - Conformación de una red de investigación para monitorear sus impactos y delinear acciones de adaptación*. Red Gloria-Andes. Condesan, Secretaría General de la Comunidad Andina, Red Gloria-Andes, Lima-Quito.
- CUESTA, F., MURIEL, P., LLAMBÍ, L., HALLOY, S., AGUIRRE, N., BECK, S., CARRILLA, J., MENESES, R., CUELLO, S., GRAU, A., GÁMEZ, L., IRAZÁBAL, J., JÁCOME, J., JARAMILLO, R., RAMÍREZ, L., SAMANIEGO, N., SUÁREZ-DUQUE, D., THOMPSON, N., TUPAYACHI, A., VIÑAS, P., YAGER, K., BECERRA, M., PAULI, H. & GOSLING, W. 2017. Latitudinal and altitudinal patterns of plant community diversity on mountain summits across the tropical Andes. *Ecography* 40: 1-14.
- CUESTA, F., TOVAR, C., LLAMBI, L.D., W. GOSLING, S. HALLOY, J. CARRILLA, P. MURIEL, R. MENESES, S. BECK, C. ULLOA ULLOA, K. YAGER, N. AGUIRRE, P. VIÑAS, J. JÁCOME, D. SUÁREZ-DUQUE, W. BUYTAERT H. PAULI. 2020. Thermal niche traits of high alpine plant species and communities across the tropical Andes and their vulnerability to global warming. *Journal of Biogeography* 47(2):408-420.
- DIAZGRANADOS, M. 2012. A nomenclator for the frailejones (Espeletiinae Cuatrec., Asteraceae). *PhytoKeys* 16: 1-52.

- DIAZGRANADOS, M. & BARBER, J.C., 2017. Geography shapes the phylogeny of frailejones (Espeletiinae Cuatrec., Asteraceae): A remarkable example of recent rapid radiation in sky islands. *Peer J* 5: 29–68.
- DORR, L. 2014. *Flora of Guaramacal (Venezuela) Monocotyledons*. Smithsonian contributions to botany, Number 100. Washington, D.C., USA.
- ESTRADA, J. 2003. *Análisis multivariante de la variación altitudinal de la composición florística en la Cordillera de Mérida*. Trabajo de Ascenso. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias, Centro Jardín Botánico. Mérida, Venezuela.
- FARIÑAS M. & M. MONASTERIO. 1980. *La vegetación del páramo de Mucubají. Análisis de ordenamiento y su interpretación ecológica*. In: Monasterio M, editor. Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Mérida(Venezuela): Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- FLANTUA S. & H. HOOGHIEMSTRA. 2018. Historical connectivity and mountain biodiversity. En: Hoorn C, Perrigo A. & Antonelli A (eds.). Mountains, climate and biodiversity. Chichester. John Wiley. United Kindom.
- FUNK, V., H. ROBINSON, G. MCKEE & J. PRUSKI. 1995. *Neotropical montane Compositae with an emphasis on the Andes*. En: S. Churchill, H. Baslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.). Churchill Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. New York Botanical Garden. New York USA.
- GAVIRIA, J. 1997. Sinopsis del género *Lachemilla* (Focke) Rydberg(Rosaceae) para Venezuela. *Plantula* 1 (3): 189-212.
- GBIF. 2020. Global Biodiversity Information Facility: Acceso libre y gratuito a los datos de biodiversidad. <https://www.gbif.org> (13 de octubre de 2020).
- HEDBERG I. & HEDBERG O. 1979. Tropical-alpine life-forms of vascular plants. *Oikos* 33:297–307.
- HOKCHE, O., P. BERRY & O. HUBER. (eds.) 2008. *Nuevo Catalogo de la Flora Vasculare de Venezuela*. Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- HOFSTEDE, R. 2003. Los páramos en el mundo, su diversidad y sus habitantes. En: Hofstede, R., Segarra, P. y P. Mena (eds.). Los páramos del mundo. Proyecto atlas mundial de los Páramos. Global Peatl and Iniciative/UICN/ Ecociencia. Quito, Ecuador.
- HOFSTEDE, R. & LLAMBI, L.D. 2020. Plant Diversity in Páramo, Neotropical High Mountain Humid Grasslands. In: Goldstein, M.I., Della Sala, D.A. (eds.). Encyclopedia of the World's Biomes.
- HUÉRFANO, A., I. FEDÓN & M. JULIÁN. 2020. *Libro Rojo de la Flora Venezolana*. Segunda edición. Instituto Experimental Jardín Botánico Dr. Tobías Lasser. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela.
- HUPP, N., L. LLAMBI, L. RAMÍREZ & R. CALLAWAY. 2017. Alpine cushion plants have species-specific effects on microhabitats and community structure in the tropical Andes. *Journal of Vegetation Science* 28(5): 928-938.
- JIMÉNEZ-RIVILLAS, C., J.GARCÍA, M. QUIJANO-ABRIL, J. DAZA & J. MORRONE. 2018. A new biogeographical regionalisation of the Páramo biogeographic province. *Australian Systematic Botany* 31: 296–310.
- LAPP, M. 2014. *Sistemática de Pentacalia Cass. y Monticalia Jeffrey (Asteroideae-Asteraceae) en Venezuela*. Tesis doctoral. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Ciencias, Postgrado en Botánica. Caracas, Venezuela.
- LLAMBI, L.D., FARIÑAS, M., SMITH, J.K., CASTAÑEDA, S.M., 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, L.D., De Bievre, B y Posner J. Avances en Investigación para La Conservación en los Páramos Andinos. CONDESAN, Quito, Ecuador.

- LLAMBI, L.D. & CUESTA, F. 2014. *La diversidad de los páramos andinos en el espacio y en el tiempo*. En: Cuesta, F., Sevink, J., Llambí, L.D., De Bievre, B. y Posner J (eds.). *Avances en Investigación para la Conservación en los Páramos Andinos*. CONDESAN, Quito, Ecuador.
- LLAMBI, L.D., HUPP, N., SAEZ, A., CALLAWAY, R. 2018. Reciprocal interactions between a facilitator, natives and exotics in tropical alpine plant communities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 30:82-88.
- LLAMBI, L.D., DURBECQ, A., CACERES-MAGO, K., CÁCERES, A., RAMIREZ, L., TORRES, J. & MENDEZ, Z. 2020. Interactions between nurse-plants and an exotic invader along a tropical alpine elevation gradient: growth-form matters. *Alpine Botany* 130:59-73.
- LUTEYN, J. 1999. Páramos: a checklist of plant diversity, geographical distribution, and Botanical literature. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 84: 1-278.
- MADRÍÑAN, S., CORTES, A.J., RICHARDSON, J.E., 2013. Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Frontiers in Genetics* 4: 192.
- MAVÁREZ, J. 2019. A Taxonomic Revision of *Espeletia* (Asteraceae). The Venezuelan Radiation. *Harvard Papers in Botany* 24 (2): 131-244.
- MAVAREZ, J., BEZY, S., GOEURY, T. FERNANDEZ, A., AUBERT, S. 2019. Current and future distribution of Espeletiinae (Asteraceae) in the Venezuelan Andes based on statistical downscaling of climatic variables and niche modelling. *Plant Ecology and Diversity* 12 (6): 633-647.
- MONASTERIO, M. 1979. *El Páramo Desértico en el altoandino de Venezuela*. En: Salgado-Labouriau, M. (ed.). *El Medio Ambiente Páramo*. Ediciones del CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas, Venezuela.
- MONASTERIO M. 1980. *Las formaciones vegetales de los páramos venezolanos*. En: Monasterio M, ed. *Estudios Ecológicos en los páramos andinos*. Mérida: Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- MONASTERIO, M. & REYES, S. 1980. *Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes venezolanos*. En Monasterio M. (ed.). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- MORA, M. A., LLAMBÍ, L. D. & RAMÍREZ, L. 2019. Giant stem rosettes have strong facilitation effects on alpine plant communities in the tropical Andes. *Plant Ecology & Diversity* 12(6):593-606.
- MORILLO G. & BRICEÑO, B. 2000. Distribución de las Asteraceae de los Páramos Venezolanos. *Acta Botanica Venezuelica* 23 (1): 47-67.
- MORILLO, G., B. BRICEÑO & J. SILVA (eds.). 2010a. *Botánica y ecología de las Monocotiledóneas de los páramos en Venezuela*. Volumen I. Centro Editorial Litorama, C.A. Mérida, Venezuela.
- MORILLO, G., B. BRICEÑO & J. SILVA (eds.). 2010b. *Botánica y ecología de las Monocotiledóneas de los páramos en Venezuela*. Volumen II. Centro Editorial Litorama, C.A. Mérida, Venezuela.
- MURIEL, P., LLAMBÍ, L.D., CUESTA, F., JARAMILLO, R., GÁMEZ, L.E., CARRILLA, J., MENESSES, R.I., & RAMÍREZ, L. 2020. *Protocolo para el Estudio de Formas de Crecimiento y Atributos Adaptativos en Ecosistemas Alto-Andinos*. Red GLORIA-Andes. Quito, Ecuador.
- PARSONS, J. 1982. The northern Andean environment. *Mountain Research and Development* 2: 253-262.
- PAULI H., M. GOTTFRIED, S. DULLINGER, O. ABDALADZE, M. AKHALKATSI, J. L. BENITO, G. COLDEA, J. DICK, B. ERSCHBAMER, R. FERNÁNDEZ, D. GHOSN, J. HOLTEN, R. KANKA, G. KAZAKIS, J. KOLLÁR, P. LARSSON, P. MOISEEV, D. MOISEEV, U. MOLAU, J. MOLERO, L. NAGY, G. PELINO, M. PUŞÇAŞ, G. ROSSI, A. STANISCI, A. SYVERHUSET, J. THEURILLAT, M. TOMASELLI, P. UNTERLUGGAUER, L. VILLAR, P. VITTOZ & G. GRA-

- BHERR. 2012. Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science* 336 (6079): 353–355.
- PAULI, H., M. GOTTFRIED, A. LAMPRECHT, S. NIESSNER, S. RUMPF, M. WINKLER, K. STEINBAUER & G. GRABHERR. 2015. *Manual para el trabajo de campo del proyecto GLORIA*. Aproximación al estudio de las cimas. Métodos básicos, complementarios y adicionales. Quinta edición. GLORIA-Coordinación, Academia Austriaca de Ciencias y Universidad de Recursos Naturales y Ciencias de la Vida. Viena, Austria.
- PELAYO, R., SORIANO, P.J., MARQUEZ N.J. & NAVARRO L. 2019. Phenological patterns and pollination network structure in a Venezuelan páramo: a community scale perspective on plant-animal interactions. *Plant Ecology and Diversity* 12(6):607-618.
- PEREZ, F. 1987. Needle-ice activity and the distribution of stem-rosette species in a Venezuelan páramo. *Arctic and Alpine Research* 19:135–153.
- RADA, F., AZOCAR, A. & GARCÍA-NUÑEZ, C. 2019. Plant functional diversity in a tropical Andean páramo. *Plant Ecology and Diversity* 12(6):539–554.
- RAMSAY, P. & OXLEY, E. 1997. The growth form composition of plant communities in the Ecuadorian páramos. *Plant Ecology* 131. 173–192.
- RANGEL-CH, J. 2018a. *Las plantas con flores de la región Biogeográfica del páramo (desde Costa Rica hasta Bolivia)*. En: Orlando Rangel-Ch., J. (ed). Colombia Diversidad Biótica XVI: Patrones de riqueza y de diversidad de las plantas con flores en el bioma de páramo. Catalogación en la publicación Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- RANGEL-CH, J. 2018b. *Las plantas con flores del páramo colombiano*. En: Orlando Rangel-Ch., J. (ed). Colombia Diversidad Biótica XVI: Patrones de riqueza y de diversidad de las plantas con flores en el bioma de páramo. Catalogación en la publicación Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- RICARDI, M., J. GAVIRIA, J. & J. ESTRADA. 1997. La Flora del Superpáramo venezolano y sus relaciones fitogeográficas a lo largo de Los Andes. *Plantula* 1 (3): 171-187.
- SARMIENTO, L., LLAMBÍ, L.D., ESCALONA, A. & MÁRQUEZ, N. 2003. Vegetation patterns, regeneration rates and divergence in an old-field succession of the high tropical Andes. *Plant Ecology* 166: 63-74.
- SARMIENTO, L. & LLAMBÍ, L. 2011. *Regeneración del páramo después de un disturbio agrícola: síntesis de dos décadas de investigaciones en sistemas con descansos largos de la Cordillera de Mérida*. En: Herrera, F. & I. Herrera. La Restauración ecológica en Venezuela: Fundamentos y Experiencias. Ediciones IVIC (Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas). Altos de Pipe, Venezuela.
- SCHUBERT C. 1979. *La zona del páramo: morfología glacial y periglacial de los Andes de Venezuela*. En: Salgado-Labouriau M. (ed.). El Medio Ambiente Páramo. Centro de Estudios Avanzados, IVIC, Caracas, Venezuela.
- SKLENÁR P. & BALSLEV H., 2005. *Superpáramo plant species diversity and Phytogeography in Ecuador*. *Flora, Morphology Distribution Functional Ecology of Plants* 200 (5): 416-433.
- SKLENÁR P., J. LUTEYN, C.ULLOA, P. JORGENSEN & M. DILLON. 2005. Flora Genérica de los Páramos. Guía Ilustrada de las Plantas Vasculares. *Memoirs of the New York Botanical Garden*. Volumen 92. The New York Botanical Garden. New York, USA.
- SKLENÁR P., DUSKOVÁ E. & BALSLEV H., 2011. Tropical and Temperate: Evolutionary History of Páramo Flora. *Botanical Review* 77 (2):71–108.
- SKLENÁR, P., I. HEDBERG & A.M. CLEEF. 2014. Island biogeography of tropical alpine floras. *Journal of Biogeography* 41: 297.
- SYLVESTER, S., R. SORENG, W. BRAVO-PEDRAZA, L. CUTA-ALARCÓN, D. GIRALDO-CAÑAS, J. AGUILAR-CANO & P. PETERSON. 2019. Páramo *Calamagrostis s.l.* (Poaceae): An updated list and key to the species known or likely to occur in páramos of NW South

- America and southern Central America including two new species, one new variety and five new records for Colombia. *PhytoKeys* 122: 29–78.
- SYLVESTER, S., L. CUTA-ALARCÓN, W. BRAVO-PEDRAZA & R. SORENG. 2020. *Agrostis* and *Podagrostis* (Agrostidinae, Poaceae) from páramos of Boyacá, Colombia: synoptic taxonomy including a key to Colombian species. *Phytokeys*. 151:107-160.
- THE PLANT LIST. 2013. *The Plant List*. Versión 1.1. <http://www.theplantlist.org/>. (25 de octubre de 2020).
- TORRES J.E., SCHWARZKOPF, T., FARIÑAS, M.R. & ARANGUREN A. 2012. ¿Es la orientación de la pendiente un factor modificador de la estructura florística en la alta montaña tropical Andina?. *Ecotrópicos* 25(2):61–74.
- TROPICOS. 2020. *Tropicos*. Missouri Botanical Garden. <https://www.tropicos.org/>. (25 de Octubre de 2020).
- VAN DER HAMMEN, T. & A. CLEEF. 1986. *Development of the high Andean Páramo flora and vegetation*. En: Vuilleumier, F and Monasterio, M. (eds.), High altitude tropical biogeography. Oxford Univ. Press. United Kindom.
- VARESCHI, V. 1970. *Flora de los Páramos de Venezuela*. Ediciones del Rectorado, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
- VARESCHI V. 1992. *Ecología de la vegetación tropical*. Caracas (Venezuela): Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales.
- WFO. 2020. World Flora Online. <http://www.worldfloraonline.org/>. (25 de Octubre de 2020).