

ARTÍCULO DE INVESTIGACIÓN

Mapa bioclimático de la Cordillera de Mérida

Eulogio Chacón-Moreno ^{1*} | **Patricia Suárez del Moral**²

¹Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida (5101), Venezuela.

²Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida (5101), Venezuela.

Correspondencia

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida (5101), Venezuela.
Email: eulogio.chacon@ula.ve

Financiamiento

Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico, Tecnológico y de la Artes de la Universidad de Los Andes (CDCHTA-ULA; proyecto C-1591-08-01-F), Venezuela.

Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (FONACIT; proyecto 2011000350), Venezuela.

Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI; proyecto LEAF CRNII 005). Sede: Montevideo; Uruguay.

Editor Académico:

Jorge D. Mercado Gómez

Copyright

Chacón-Moreno & Suárez del Moral

Distributed under

Creative Commons CC-BY 4.0

INTRODUCCIÓN

Los Andes venezolanos, y en particular la Cordillera de Mérida, se caracteriza por presentar una alta y angosta cadena montañosa ubicada en el cinturón tropical. Esta condición es

RESUMEN

La Cordillera de Mérida, localizada en el suroeste venezolano, presenta una orografía caracterizada por una alta y angosta cadena montañosa ubicada en el cinturón tropical, la cual a su vez determina una extensa variabilidad climática en la zona. Estas características son responsables de la gran heterogeneidad y diversidad de ecosistemas presentes en la región. Considerando los aspectos conceptuales y metodológicos del sistema de clasificación bioclimática de Rivas-Martínez (2004), y la integración espacial de datos de estaciones meteorológicas (incluyendo interpolación estadística de datos espaciales y regresiones altotérmicas), en este estudio presentamos un mapa bioclimático de la Cordillera de Mérida, analizando la variabilidad espacial de tres parámetros principales: temperatura, precipitación, y estacionalidad. Se elaboraron mapas del Índice ombrotérmico del bimestre más seco (Iod2) y bioclima. En términos generales se encontró una dominancia de un bioclima pluviestacional húmedo en el flanco llanero; mientras que los bioclimas pluvial húmedo y pluvial subhúmedo fueron asociados al flanco lacustre de la cordillera. La aplicación de este enfoque bioclimático permitió mejorar el conocimiento sobre la variabilidad altotérmica de la región y su asociación con la presencia de diferentes regímenes climáticos en esta cordillera. Este tipo de información es fundamental para comprender los patrones de distribución de la vegetación andina y puede ser utilizada para futuros estudios de la biodiversidad asociada a la región.

PALABRAS CLAVE

Bioclima, ombrotipos, pisos de vegetación, precipitación, Sistema de Información Geográfica (SIG), temperatura.

considerada como un factor clave en la extensa variabilidad climática, dentro de pocos kilómetros cuadrados, que suele ser observada en esta cadena montañosa tropical (Andressen & Díaz, 2000; Silva, 2010). De hecho, diversos autores sugieren que la variabilidad climática descrita para la zona, viene

expresada por tres determinantes particulares (Monasterio & Reyes, 1980; Sarmiento, 1986; Andressen, 2007; Silva, 2010): (i) el gradiente altotérmico, que va desde el nivel del mar hasta los casi 5.000 m de elevación, en el cual se observa una disminución de la temperatura en 0,6 °C por cada 100 m de elevación (Andressen & Ponte, 1973); (ii) la configuración de la cordillera, es decir dos largos cordones de montañas y dos largos valles consuetudinarios intramontanos, cuyas altitudes más bajas en el fondo de los valles es de 400 m flanqueado por altitudes de las cordilleras por encima de los 4.000 m (Vivas, 1992); y (iii) la ubicación latitudinal de la Cordillera de Mérida, que le confiere estar entre dos patrones climáticos diferentes en cuanto a la distribución de las precipitaciones (Andressen, 2007), incluyendo un régimen biestacional en la vertiente del sureste (Patrón Tropical o Llanero) y uno tetraestacional en la vertiente noroeste (Patrón Ecuatorial o Lacustre).

Estas características climáticas junto con el efecto de la ubicación de la cadena montañosa en la circulación de los vientos y distribución de las precipitaciones, son los principales responsables de la heterogeneidad y diversidad de ecosistemas presentes en la región (Chacón-Moreno *et al.*, 2013). No obstante, es importante destacar que otras variables como la humedad, la insolación y la evaporación también influyen en la biodiversidad (Guttman, 1989; Ahrens, 2011), lo cual es soportado por los resultados de estudios palinológicos en los Andes. Estos estudios indican una dinámica de avance y retroceso de los cinturones de vegetación andina como resultado de la inestabilidad climática durante el Pleistoceno y el Holoceno (van der Hammen, 1974; Weingarten *et al.*, 1990; Schubert & Vivas, 1993; Graf, 1996; Mahaney *et al.*, 1997; Ni *et al.*, 2006; Lachniet & Vazquez-Selem, 2005; Rull *et al.*, 2005; Stansell *et al.*, 2005, 2007). Específicamente, mayores temperaturas traían como consecuencia el avance de la línea de bosque andino sobre el páramo, y menores temperaturas ocasionaban el avance del páramo a menores altitudes. Este proceso ha sido definido como «Sistema de conectividad parpadeante» (*flickering connectivity system* en inglés) y funciona como motor del cambio ecológico y la biodiversidad de las montañas andinas (Flantua *et al.*, 2019).

La variabilidad espacial del clima en los Andes venezolanos, genera la aparición de los pisos de vegetación (Monasterio & Reyes, 1980; Ataroff & Sarmiento, 2004; Costa *et al.*, 2007; Josse *et al.*, 2009a; Chacón-Moreno *et al.*, 2013; Fatto-

rini *et al.*, 2019) que responden principalmente a un gradiente altotérmico. Aún cuando se ha identificado que para la Cordillera de Mérida el clima juega un papel fundamental en la diversidad y actual distribución de las especies, todavía no se ha elaborado un mapa bioclimático descriptivo de estas condiciones en la región. Dentro de las primeras aproximaciones para mapear el clima en Mérida, se encuentra el trabajo de Costa *et al.* (2007) quienes —siguiendo la metodología propuesta por Rivas-Martínez (2004)— desarrollaron un estudio de los pisos o cinturones bioclimáticos para la Cordillera, relacionándolos con la secuencia de la vegetación en tres transectos. En este sentido, el sistema de clasificación de Rivas-Martínez (2004, 2008) es importante porque permite diferenciar espacialmente la alta variabilidad climática, su asociación con los tipos de vegetación y contribuye en definir límites espaciales de los diferentes ecosistemas presentes en el área (Josse *et al.*, 2009b; Chacón-Moreno *et al.*, 2013).

El enfoque bioclimático de Rivas-Martínez (2004, 2008) ha sido utilizado para la clasificación y elaboración del Mapa de Ecosistemas de los Andes del Norte y Centro (Josse *et al.*, 2009b; Chacón-Moreno *et al.*, 2013), principalmente en la identificación espacial de los sistemas ecológicos. Este sistema de clasificación permite incorporar con mayor precisión y descripción los climas de montaña mediante tres conceptos fundamentales del clima: la temperatura expresada a lo largo del gradiente altotérmico en los pisos de vegetación; el grado de humedad (valorado a través de la relación entre la precipitación y la temperatura), y en tercer lugar, la estacionalidad de las precipitaciones que determina períodos de déficit hídrico (Rivas-Martínez, 2004, 2008).

Con la finalidad de contribuir al conocimiento sobre la variabilidad altotérmica y su asociación con la presencia de diferentes regímenes climáticos en esta cordillera, nuestro trabajo tuvo como objetivo la elaboración de un mapa bioclimático para la Cordillera de Mérida. Para ello, considerando los aspectos teóricos-prácticos del sistema de clasificación bioclimática de Rivas-Martínez (2004, 2008), y la integración espacial (es decir, interpolación estadística y regresiones altotérmicas) de datos de estaciones meteorológicas, se analizó la variabilidad espacial de tres parámetros climáticos: temperatura, precipitación y estacionalidad. Asimismo, se realizó una discusión sobre el alcance de la investigación en relación con los patrones de distribución de los ecosistemas andinos venezolanos.

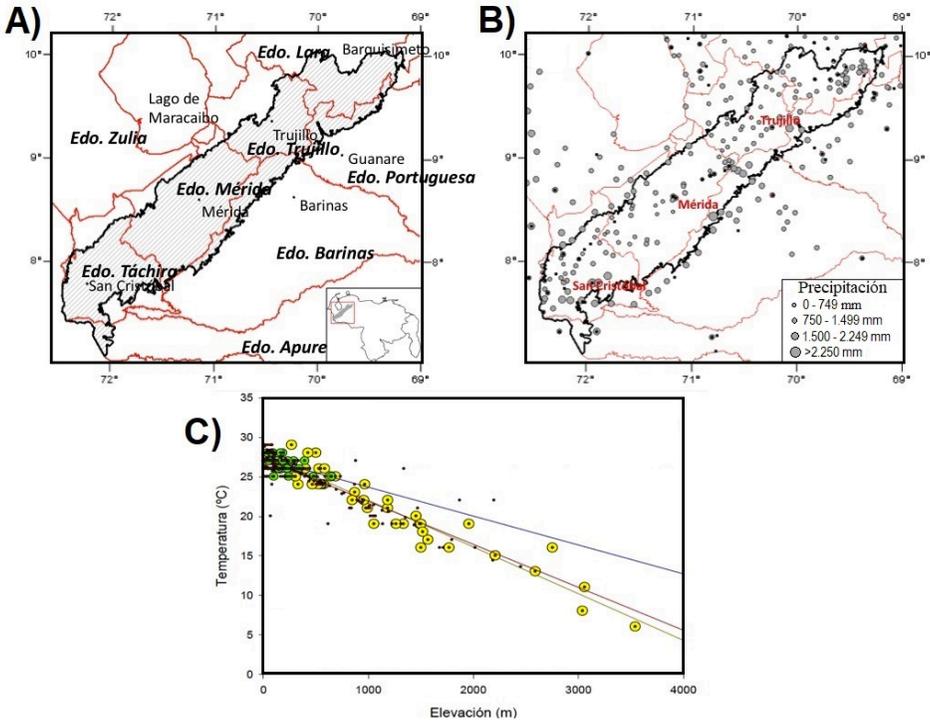


FIGURA 1 (A) Ubicación geográfica relativa de la ecorregión de los Andes, sector Cordillera de Mérida, incluyendo todas las áreas por encima de los 500 msnm. (B) Distribución espacial de las estaciones meteorológicas que tienen datos de precipitación (puntos grises) y temperatura (puntos negros) incluidas en este estudio. El tamaño del punto de precipitación está en relación al total anual promedio. Para ambos mapas (A y B) se señalan los límites estatales (en color rojo), el límite del área de estudio (en color negro) y los nombres de ciudades importantes y estados limítrofes. (C) Regresiones lineales explicando las relaciones altotérmicas entre la elevación (H) y la temperatura media (T) para los tres sets de datos: a nivel nacional (puntos rojos), el sector de los Llanos (puntos verdes) y de la región andina (puntos amarillos). Se señalan los valores de los coeficientes de correlación y regresión para los datos a nivel nacional ($r = 0.85$; $R^2 = 0.854$), el sector de los Llanos ($r = -0.53$; $R^2 = 0.28$) y la región andina ($r = -0.95$; $R^2 = 0.906$). La ecuación explicativa de la relación de los datos para los Andes fue: $T = 27,359 + (-0,00564 \times H)$.

MÉTODOS

Área de estudio.- La Cordillera de Mérida, perteneciente a la ecorregión de los Andes (Chacón-Moreno *et al.*, 2013), se extiende en el extremo noreste, desde el Sur de la ciudad de Barquisimeto (estado Lara) cercano a los 10° N y 69° O, hasta el extremo sudoeste, en el límite político (en el estado Táchira) de Venezuela con Colombia, cercano a los 7° N y los 72°30' O, e incluye todas las áreas por encima de los 500 msnm. Para este estudio el área analizada (aproximadamente 32.100 km²) comprende casi la totalidad de los estados Táchira, Mérida y Trujillo, así como algunas pequeñas porciones de áreas de los estados Lara, Apure, Barinas y Portuguesa (Fig. 1A).

Obtención y procesamiento de datos meteorológicos.- La información de los valores mensuales de precipitación (n = 850 estaciones) y temperatura (n = 258 estaciones) fue directamente descargada de la página web del Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología (INAMEH; <http://www.inameh.gob.ve/web/>). En este portal se encuentra toda la información de las estaciones meteorológicas distribuidas en todo el territorio venezolano. No obstante, es importante resaltar que la mayoría de los datos obtenidos presentaron registro de información hasta el año 1995, con una alta variabilidad para la fecha de inicio, desde 1981 (estación Cagigal, Caracas) hasta

1921 (estación Aeropuerto, Mérida), para la compilación de los datos.

Para cada estación se realizó una revisión de los datos para su depuración (es decir, corrección de errores de transcripción e incluso coordenadas de ubicación para las estaciones) y organización. Para la verificación y corrección de las coordenadas de localización y rangos altitudinales de las estaciones se utilizó la información original dispuesta por el INAMEH, la cual fue posteriormente corroborada mediante mapas del Instituto Geográfico de Venezuela Simón Bolívar (IGVSB; 1:100.000) y el programa Google Earth Pro ver. 7.3 (Gorelick *et al.*, 2017). Dado que los registros compilados presentaron importantes discontinuidades de información, tanto anuales como mensuales, se utilizó la técnica de estimación de dato faltante a través del método racional propuesto por Guevara (2003). Sin embargo, en las series anuales incompletas que excedía el 25% (equivalente a 3 meses) y en años consecutivos, se optó por la eliminación de aquellos años donde faltaba algún registro de información. Esta última decisión estuvo basada en el hecho de que la variación intranual de la temperatura media en el trópico es mínima (Sarmiento, 1986; Ahrens, 2011).

Por otra parte, considerando que desconocer valores de precipitación en las zonas fronterizas puede aumentar el error de cálculo durante el krigado en dichas regiones (Suarez del Moral & Chacón-Moreno, 2013), se incorporó la información climática de la precipitación de 100 puntos seleccionados aleatoriamente —utilizando los sistemas de información geográfica ILWIS 3.0 (Nijmeijer *et al.*, 2001) y DivaGIS 7.5.0 (Hijmans *et al.*, 2004)— en las capas bioclimáticas mensuales y anuales de Worldclim 1.4 (Hijmans *et al.*, 2005). Esta información fue descargada directamente del portal WorldClim – Global Climate Data (<https://www.worldclim.org/current>) en formato ráster a una resolución de 30 arcossegundos (ca. 1 km²). Luego de todo este proceso de depuración de datos, en total se registraron a nivel nacional 923 puntos de coordenadas (141 correspondientes al área de estudio) con información de precipitación y 230 estaciones meteorológicas (29 localizadas en el área de estudio) con datos de temperatura (Fig. 1B).

Subsecuentemente se calcularon los totales anuales y se obtuvieron los promedios de la serie de tiempo total y de cada mes del año. Para las estaciones meteorológicas con datos de temperatura, se calcularon las temperaturas medias mensuales, y las temperaturas promedio mínimas y máximas. Adicional-

mente, se determinaron los valores ambientales para los tres meses más secos y la suma de los dos meses consecutivos más secos. Mayores detalles del cálculo y el manejo de los datos utilizados en este trabajo son presentados en Suarez del Moral & Chacón-Moreno (2013).

Análisis de datos y mapas bioclimáticos.— Los análisis bioclimáticos y la elaboración de los mapas respectivos fueron realizados siguiendo la metodología propuesta por Rivas-Martínez (2004, 2008). Para ello se determinó la relación entre la elevación y las variables precipitación y temperatura, así como los principales índices bioclimáticos (Tabla 1) sugeridos por Rivas-Martínez (2008). En este sentido, de cada variable climática analizada fue posible obtener una serie de parámetros (temperatura promedio anual, promedio mensual, temperaturas máximas y mínimas, precipitación total anual, precipitación mensual, meses más secos, entre otros) que brindan información más detallada y concreta del curso anual de cada variable (Suarez del Moral & Chacón-Moreno, 2011).

Para la elaboración del mapa de temperatura de la Cordillera de Mérida se estableció —mediante modelos lineales generalizados (MLG) y los coeficientes de regresión— la relación adiabática entre los valores promedio de temperatura y los rangos altitudinales de cada estación meteorológica en Venezuela (Andressen & Ponte, 1973; Andressen & Díaz, 2000; Josse *et al.*, 2009b; Suarez del Moral & Chacón-Moreno, 2013). La ecuación resultante de esta regresión fue utilizada, mediante la función de cálculo de mapas del programa ILWIS 3.0 (Nijmeijer *et al.*, 2001), para generar los mapas de distribución de la variable temperatura en la topografía de la región utilizando un modelo de elevación digital (MDE) a una resolución espacial de 90 m (USGS, 2004). Las definiciones y rangos utilizados aquí para los pisos térmicos fueron derivados de la clasificación propuesta por Rivas-Martínez (2008) y de la estandarización de definiciones de pisos térmicos para los Andes del Norte, detallada en Josse *et al.* (2009a), la cual es utilizada como base bioclimática para la elaboración del mapa de ecosistemas de la región (Josse *et al.*, 2009b).

Para la estimación de los valores de precipitación se utilizaron los promedios obtenidos de los 923 registros para desarrollar una interpolación espacial de datos en el programa ILWIS 3.0. Para ello, se siguieron los pasos propuestos por el programa para la evaluación de la variable y posterior krigado

TABLA 1 Principales índices bioclimáticos utilizados en este estudio. La definición de cada parámetro fue realizada con base en Rivas-Martínez (2008).

PARÁMETROS	DEFINICIÓN
Precipitación	
Ppi	Precipitación positiva mensual (siendo i: 1 = enero, ... , 12 = diciembre).
Ppd	Precipitación positiva del trimestre más seco del año.
Ppd1	Precipitación positiva del mes más seco del año.
Ppd2	Precipitación positiva del bimestre más seco del año.
Temperatura	
Ti	Temperatura media mensual (siendo i: 1 = enero, ... , 12 = diciembre).
Tps1	Temperatura positiva del mes más cálido, en décimas de grados centígrados.
Tps2	Temperatura positiva del bimestre más cálido, en décimas de grados centígrados.
Tpw2	Temperatura positiva del bimestre más frío, en décimas de grados centígrados.
Índices bioclimáticos	
Iod2	Índice ombrotérmico del bimestre más seco del trimestre más seco del año.
Io	Índice ombrotérmico anual (Pp: Tp) 10.
IodSS2	Índice ombrotérmico de los dos meses consecutivos más secos del segundo trimestre del semestre más cálido del año.)
Id	Índice de diurnalidad o intervalo térmico diario (Tcmax-Temin en grados centígrados.)

(Nijmeijer *et al.*, 2001; Moral García, 2004; Hengl, 2009; McKillup & Dyar, 2010; Suarez del Moral & Chacón-Moreno, 2013; Pesaresi *et al.*, 2017). En este sentido, se analizaron diferentes semivariogramas seleccionando los parámetros de krigado para un modelo esférico simple (valor de minado = 54.000, umbral = 420.000, y rango = 49.000). Para el cálculo de la estacionalidad en la precipitación se siguió la propuesta metodológica de Rivas-Martínez (2004, 2008), evaluando los valores de precipitación observados durante los dos meses más secos del año. En este último caso se repitió el mismo procedimiento de ubicación, evaluación y krigado realizado para los valores totales de precipitación anual.

Posteriormente, los índices bioclimáticos —cuyos valores resultan de fórmulas aritméticas sencillas que los integran— son utilizados para clasificar cada sitio en el área de estudio a través del uso de claves (Tabla 2). Para este trabajo se utilizaron

los valores del Índice ombrotérmico del bimestre más seco del trimestre más seco del año (Iod2; ecuación 1), y el Índice ombrotérmico (Io; ecuación 2) que considera el grado de humedad en una localidad en función de las temperaturas que presenta, sin ponderar meses secos ni la estacionalidad Rivas-Martínez (2004, 2008).

$$Iod2 = (Pi \div Tpi) \times 10 \text{ (Ecuación 1)}$$

(donde, Pi es la suma de la precipitación de los dos meses más secos del trimestre más seco y Tpi la sumatoria de las temperaturas promedios de esos dos meses)

$$Io = (Pp \div Tp) \times 10 \text{ (Ecuación 2)}$$

(donde, Pp es la precipitación total anual y Tp la sumatoria de las temperaturas promedio de cada mes)

TABLA 2 Criterios de clasificación bioclimática utilizando índices ombrotérmicos del bimestre más seco del trimestre más seco del año (Iod2; ecuación 1) y el índice ombrotérmico (Io; ecuación 2). Las definiciones fueron realizadas con base en Rivas-Martínez (2008).

BIOCLIMA	Io	OMBROTIPO	Iod2	ESTACIONALIDAD
Estacional	≥ 3,6	3,6-6	>2,5	Pluvial
		6,0-12,0		
		12,0-24,0		
		≥ 24,0		
Estacional	≥ 3,6	3,6-6	≤ 2,5	Pluviestacional
		6,0-12,0		
		12,0-24,0		
		≥ 24,0		
Xérico	1,0-3,6	1,0-2,0	-	-
		2,0-3,6		
Desértico	0,2-1,0	0,2-0,4	-	-
		0,41,0		
Hiperdesértico	0,2	-	-	-

Sin embargo, debido a que no se dispone de los valores de temperatura en todas las estaciones meteorológicas con registro de precipitación, se generó un mapa que representa el doble de temperaturas medias —reemplazando la suma de las temperaturas promedios de los dos meses secos (Rivas-Martínez, 2008). Para la elaboración de los mapas de la distribución espacial de los valores asociados a estos índices bioclimáticos, se repitió el proceso de interpolación por krigeado utilizado previamente. Finalmente, para la obtención del mapa bioclimático de la Cordillera de Mérida, se integró la información obtenida para la estacionalidad, temperatura y el ombrotipo (Tabla 2).

RESULTADOS

Regresiones altotérmicas y mapa de temperatura.— Las ecuaciones de regresión lineal mostraron una tendencia significativa ($p < 0,05$) para la relación inversamente proporcional (negativa) observada entre los valores de temperatura y la elevación

(Fig. 1C). Esta tendencia fue igualmente observada para los tres casos analizados, considerando los datos a nivel nacional, del sector de los Llanos y los de la región andina. De acuerdo al mapa de temperaturas promedio para el área de estudio (Fig. 2A), se observan temperaturas medias en un rango de variación entre $-0,2$ y $27,4$ °C, con un coeficiente de cambio altitudinal de $-0,564$ °C por cada 100 m de elevación.

En términos generales, los valores más altos de temperatura se encuentran en aquellos sitios de menor elevación, mientras que, por el contrario, los sitios con menores valores promedios de temperaturas se encuentran restringidos a mayores elevaciones. De hecho, se evidenciaron tres áreas donde las temperaturas están por debajo de los $7,5$ °C: el núcleo central de la cordillera, la zona del Zumbador (estado Táchira), y un área del Parque Nacional El Tamá en la estribación de la Cordillera Oriental de Colombia que está en territorio venezolano (estados Táchira y Apure). Por otro lado, se observan claramente las altas temperaturas asociadas con los valles de los ríos Mocotíes y Chama en la zona Tovar-Santa Cruz de Mora y de La-

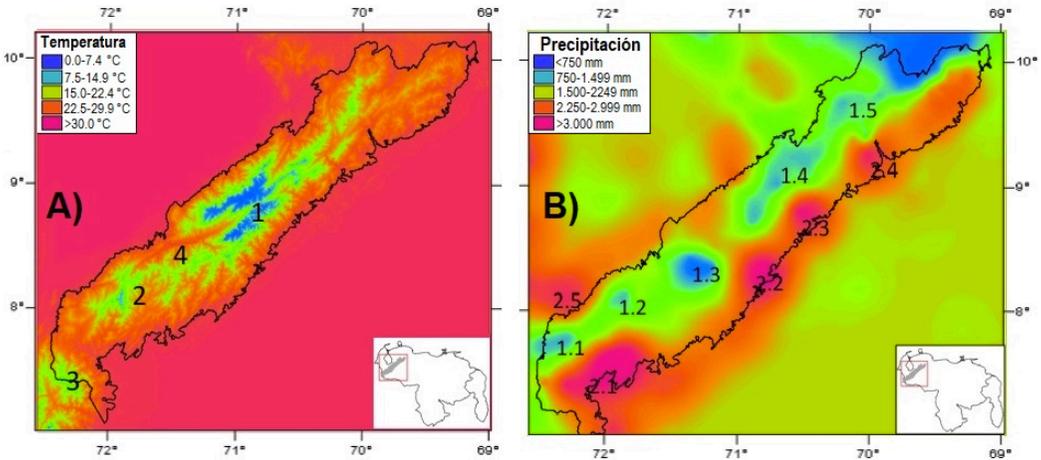


FIGURA 2 Distribución espacial de los valores de temperatura promedio y precipitación total anual para la ecorregión de los Andes, sector Cordillera de Mérida. **(A)** Corresponde al mapa de temperaturas en el que resaltan cuatro áreas principales: (1) núcleo central de la cordillera, (2) Zumbador en el estado Táchira, (3) zona dentro del Parque Nacional El Tamá, (estado Táchira), y (4) los valles de los ríos Mocotfés y Chama en la zona Tovar-Santa Cruz de Mora, y de Lagunillas (estado Mérida). **(B)** Representa el mapa de distribución de los valores de precipitación señalando 10 áreas principales, en las que destacan aquellas de baja precipitación (Cúcuta-Ureña-Lobatera [1.1], bolsón de Bailadores [1.2], Lagunillas [1.3], el eje longitudinal seco del valle del Chama [1.4], y la zona de Timotes-La Puerta [1.5]) y los focos de alta precipitación (entrada a la depresión del Táchira [2.1], cañones o valles transversales a lo largo del flanco occidental de los Andes [2.2, 2.3 y 2.4], y la «Culata» o divisoria de la Cordillera Oriental de Colombia [2.5]).

gunillas (todas en el estado Mérida).

Distribución espacial de las precipitaciones.- El mapa de distribución de las precipitaciones (Fig. 2B), resultado del krigiado, evidencia un marcado contraste entre vertientes húmedas y secas, donde se pueden observar a grandes rasgos, mayores valores de precipitación hacia las regiones externas a la cadena montañosa y menores hacia las regiones internas. Sin embargo, es importante resaltar que este patrón no es uniforme dentro de la región, pues se observaron «bolsones» semiáridos intercalados con zonas de mayor pluviosidad. En este mapa (Fig. 2B), se muestra la cadena de áreas de baja precipitación (promedio por debajo de 750 mm) desde el suroeste al noreste —que incluyen la gran área de Cúcuta (Colombia), Ureña y Lobatera—, el pequeño bolsón de Bailadores, el área de Lagunillas, el eje longitudinal seco del valle del Chama parte alta, y la zona de Timotes-La Puerta (estados Mérida y Trujillo). En contraste, se pueden observar focos de alta precipitación en la vertiente llanera, sobre todo el que se forma en la entrada a la depresión del Táchira, y luego en los cañones

o valles transversales en el flanco occidental de Los Andes (donde la precipitación promedio anual puede ser superior a 2.500 mm). Adicionalmente se observa la acumulación de precipitaciones en la «Culata» o divisoria de la Cordillera Oriental de Colombia, en el punto donde se originan las cordilleras de Mérida y de Perijá.

Índices y mapas bioclimáticos.- De acuerdo al gradiente altotérmico se obtuvieron ocho diferentes pisos térmicos (Fig. 3A). En el mapa obtenido se observó que el piso basimontano (incluyendo el infra y termotropical) se encuentra flanqueando la cordillera por la vertiente lacustre y llanera, pero además ocupa el área de la depresión montañosa del Táchira. Por otra parte, el piso montano, se distribuye a todo lo largo de la cordillera de manera ininterrumpida desde la depresión del Táchira hasta el estado Lara. No obstante, se observan zonas aisladas de los pisos montano y altimontano que están más asociadas a la cordillera Oriental de Colombia, las cuales están separadas por la depresión del Táchira. En la parte central de la Cordillera de Mérida, distribuidos principalmente a lo largo

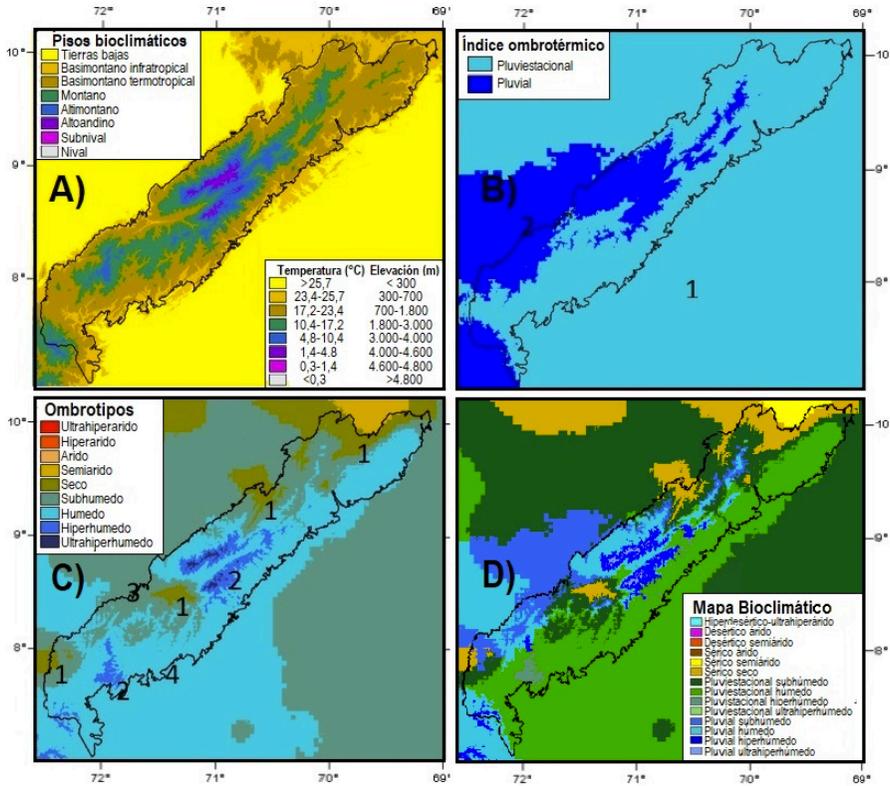


FIGURA 3 Mapas representativos de los índices bioclimáticos estimados para la ecorregión de los Andes, sector Cordillera de Mérida. (A) Representación espacial de los pisos térmicos y su relación con los rangos de temperatura en cada piso. (B) Índice ombrotérmico del bimestre más seco (Iod2) representativo de la estacionalidad de las precipitaciones para la región. (C) Mapa de la distribución espacial de los ombrotipos (Io) identificados para la región de estudio, señalando la presencia de los bolsones secos (1), el núcleo central de la Cordillera de Mérida (2), y el área del Sur del Lago (3). (D) Mapa bioclimático obtenido del cruce de los datos espaciales de los ombrotipos de estacionalidad (Iod2) y pluviosidad (Io) para la ecorregión de los Andes, sector Cordillera de Mérida.

de la sierra de la Culata y la sierra Nevada de Mérida, se concentra la mayor superficie de los pisos altimontano, altoandino, subnival y nival.

El mapa de estacionalidad de las precipitaciones (Fig. 3B), representativo del índice ombrotérmico del bimestre más seco, muestra una separación de las vertientes lacustre (con un patrón de distribución de lluvias tetraestacional) y llanera (patrón pluviestacional). La vertiente lacustre presenta estacionalidad de tipo pluvial donde de manera general no se reconocen períodos verdaderamente secos, pues las precipitaciones están distribuidas a lo largo del año en torno a dos períodos de lluvias. Por el contrario, las vertientes llaneras tienen un patrón biesta-

cional donde el período de sequía es verdaderamente seco (con el bimestre más seco del año) y las lluvias se concentran en una sola época del año. En este sentido, se observó que el ombrotipo estacional es el predominante en superficie dentro de la región (Tabla 2), y es muy asociado con el patrón de estacionalidad de la mayor parte del país. Por otra parte, el ombrotipo pluvial (de menor extensión en la región) está localizado hacia la zona de encajonamiento de las cordilleras de Mérida y Perijá, particularmente al sur del Lago de Maracaibo. De acuerdo al mapa de ombrotipos de pluviosidad (Io), se reconocen seis categorías dentro de la región (Fig. 3C). En términos generales, la presencia de los bolsones secos (que representan el 9% de

la superficie de estudio) se encuentra asociada a las áreas con poca precipitación y altas temperaturas (Fig. 2), así como un piso altotérmico basimontano (Fig. 3A).

Por su parte, el ombrotipo húmedo es el de mayor extensión (54,6% de la superficie de estudio) y se encuentra principalmente asociado a los focos de alta precipitación en la vertiente llanera (Fig. 2B); mientras que el ombrotipo subhúmedo (representa el 28,3% de la superficie) contrariamente es más asociado a la vertiente lacustre (Fig. 3C). Los ombrotipos hiperhúmedo (7,2% de la superficie) y ultrahiperhúmedo (0,8% de la superficie) están asociados con las zonas de mayor elevación (por encima de los 3.000 msnm). Es importante resaltar que la presencia del ombrotipo árido fue reportado únicamente fuera de las áreas límites de la Cordillera de Mérida.

Finalmente, al realizar el análisis espacial cruzando la información de los ombrotipos de estacionalidad y pluviosidad, el mapa obtenido (Fig. 3B) muestra la dominancia de un bioclima pluviestacional húmedo en el flanco llanero; mientras que los bioclimas pluvial húmedo y pluvial subhúmedo se encuentran asociados al flanco lacustre de la cordillera. Además, se observó claramente un bioclima Xérico seco que define a los grandes bolsones secos de baja elevación dentro de la región de estudio. En las zonas de gran elevación predominan los bioclimas pluvial hiperhúmedo y pluvial ultrahiperhúmedo. El bioclima pluviestacional hiperhúmedo solo fue observado en un área del estado Táchira.

DISCUSIÓN

Patrones de temperatura y precipitación en la Cordillera de Mérida.

Los resultados aquí obtenidos fueron similares a los patrones reportados por Andressen & Ponte (1973), quienes encontraron igualmente una relación inversa para los valores de temperatura respecto a la elevación (obteniendo un coeficiente de regresión promedio de $-0,61 \text{ } ^\circ\text{C}/100 \text{ m}$). Estas tendencias observadas para la temperatura sugieren que la amplitud térmica entre pisos en la región es mas pequeña que hace más de tres décadas. En este sentido, no se descarta que tales diferencias estén reflejando cambios temporales en las condiciones climáticas a lo largo de los últimos 36 años tal como fue expuesto por el Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales en su Primera Comunicación Nacional en Cambio Climático de Venezuela (MARN, 2005). Es importante in-

dicar que Suárez del Moral (2009), al comparar los gradientes altotérmicos y la variación de la temperatura (considerando valores promedio, máximos y mínimos), no observó diferencias estadísticamente significativas entre las vertientes húmedas y secas en los Andes centrales de la Cordillera de Mérida. Este antecedente, soporta la idea de un solo patrón de enfriamiento adiabático para nuestra área de estudio (Suárez del Moral, 2009).

Por otra parte, observamos que la distribución de las precipitaciones en la Cordillera de Mérida presenta características asociadas con el efecto de la ubicación de la cadena montañosa y la circulación de los vientos, pues estos factores determinan el ritmo de las precipitaciones debido al desplazamiento de las masas de aire provenientes del Lago de Maracaibo, al noreste, y de los llanos occidentales, al sureste (Vivas, 1992). Estas corrientes ascienden por barlovento descargando el agua retenida por condensación para luego descender por sotavento y absorber humedad en su recorrido. Este patrón de circulación de vientos ocasiona que para los valles internos a la cordillera existan menores valores de precipitación total anual, como se observa en este trabajo. Sin embargo, en nuestro estudio se reconoce la presencia de focos de elevada pluviosidad como resultado de la circulación de los vientos a través de estos valles internos y de la circulación de los vientos a manera de «embudo» (Vivas, 1992). De hecho, en los valles longitudinales y transversales, se presentan embudos que atrapan las masas de aire cargadas de agua, obligándolas a descender por precipitación.

Para los sectores de la Mitisús y Las Mesas del estado Mérida (Sector 2.2 en Fig. 2B), se aprecia otro foco de altos valores para la distribución de las precipitaciones en la región. Esto puede estar dado por las masas de aire cálido provenientes del norte del estado Barinas, las cuales comienzan su ascenso por la cuenca del río Santo Domingo —poco antes de entrar al estado Mérida— y vienen cargadas de una elevada humedad. Por ello, al ocurrir el enfriamiento adiabático al ascender por sotavento, se produce una alta descarga de las precipitaciones. Este parece ser el mismo caso ocurrido en los otros dos focos de altas precipitaciones observados en las inmediaciones de la zona del sur del Lago de Maracaibo. En particular, resalta el papel que juega el Lago de Maracaibo, el cual debido a la elevada evaporación es una gran fuente de vapor de agua para estas masas de aire antes de ascender por los valles, ha-

cia los Andes (Andressen & Díaz, 2000). Además, es importante destacar que estas características diferenciales de precipitación en los flancos de la cordillera montañosa de los Andes son frecuentemente encontradas en otros sistemas y latitudes, tal como fue el caso reportado por Viale *et al.* (2019), para los Andes tropicales (20-25° S) entre Chile y Argentina, donde las precipitaciones normalmente son de 10 a 100 veces más intensa en la vertiente oriental que en la occidental.

Índices ombrotérmicos y mapa bioclimático para la Cordillera de Mérida.- La clasificación bioclimática aquí obtenida permite diferenciar áreas en dos aspectos: la cantidad de precipitaciones registradas y el ritmo/distribución que presentan. En general, se observó que el mapa de estacionalidad de las precipitaciones (Fig. 3B) sugiere que efectivamente existe una separación del ritmo que siguen las lluvias dentro de la región (Rivas-Martínez, 2008). Esta relación expresa la estacionalidad como pluvial o pluviestacional, lo cual contrasta con la condición de biestacional y tetraestacional derivada del índice de aridez de Gaussen (Gaussen, 1954; Walter, 1971; Walter *et al.*, 1975), donde la precipitación menor a dos veces la temperatura, es considerada sequía. Esta diferencia observada podría explicarse al hecho de que el índice Iod2 pondera la temperatura sobre la precipitación al considerar esta como el factor de mayor peso (Rivas-Martínez, 2004, 2008) debido a que son las temperaturas (independientemente de la precipitación recibida) las principales responsables de la alta demanda evapotranspirativa de la vegetación. Por ello, desde este punto de vista, la sequía no puede ser considerada solo como la disminución en las precipitaciones por debajo de un valor de temperatura dado, sino como la disponibilidad de agua en función de esa temperatura (Rivas-Martínez, 2008).

Nuestro mapa de ombrotipos (Fig. 3C), representa una síntesis del bioclima que considera la relación entre precipitación y temperatura, logrando definir muy bien las áreas de baja elevación que son secas como los bolsones interandinos de Ureña, Lagunillas y Motatán (donde llueve poco, pero además las altas temperaturas conllevan a una alta evaporación) y su diferenciación con aquellas áreas mucho más secas como las regiones áridas en los estados Lara y Falcón (no señaladas en este trabajo), donde la temperatura promedio es mucho más alta. Resulta interesante resaltar la asociación de estas áreas secas con la vertiente lacustre, y muy poco o nada con la ver-

tiente llanera debido a que el patrón biestacional de lluvias genera mayor precipitación que el lacustre. Además, dentro del enfoque de Ecología del Paisaje y la conceptualización de un sistema de clasificación ecosistémica planteada por Chacón-Moreno *et al.* (2013), el mapa de pisos térmicos (Fig. 3A) representa una primera aproximación a la diferenciación de paisajes ecológicos para la ecorregión de los Andes. De esta manera se sugiere que el piso basimontano (infratropical y termotropical) definiría al paisaje subandino, el piso montano al paisaje andino montano, y los pisos altimontano y altoandino definirían en conjunto al paisaje de páramo andino.

El enfoque bioclimático: Perspectivas e importancia.- Este trabajo generó una serie de mapas bioclimáticos ensamblados y asociados a las características de las variables meteorológicas de la región. La aplicación de este tipo de enfoques resulta sumamente importante para el entendimiento de la variabilidad climática dentro de determinadas áreas de estudio. Para el caso particular de nuestro trabajo, observamos que —en congruencia a lo previamente reportado por Monasterio & Reyes (1980); Sarmiento (1986); Andressen (2007); Silva (2010)— la variabilidad en temperaturas y precipitación en la Cordillera de Mérida está determinada por dos aspectos contrastante: (i) el largo gradiente altitudinal correspondiente a elevaciones (que llegan a los casi 5.000 m, con un continuo montañoso por encima de los 2.000 m); y (ii) la presencia de dos regímenes climáticos diferentes flanqueando esta cordillera, que al ser estrecha (no más de 80 km en promedio) tienen mucha influencia sobre los valles centrales intramontanos.

La información generada resulta fundamental para comprender la distribución de la vegetación andina. De hecho, este enfoque de estudio y los resultados aquí presentados, fueron de gran utilidad para la definición y caracterización de los ecosistemas de esta ecorregión, presentada en los mapas de ecosistemas de los Andes (Josse *et al.*, 2009b; Chacón-Moreno *et al.*, 2013). Aunque Costa *et al.* (2007) habían analizado la concordancia existente entre el bioclima con los tipos de vegetación (encontrando cinco termotipos [infratropical, termotropical, supratropical, y orotropical] y cuatro ombrotipos [subhúmedo, húmedo, hiperhúmedo, y semiárido]) estos autores curiosamente no consideraron el índice ombrotérmico del bimestre más seco y los datos no fueron espacializados. Por ello, al tener como factor importante la estacionalidad de las

precipitaciones —al igual que lo propuesto por Silva (2010)— una invaluable contribución y avance obtenido de los bioclimas aquí definidos es el poder establecer con mayor precisión los límites entre los ecosistemas (sistemas ecológicos), los cuales a su vez fueron corroborados mediante interpretación digital de imágenes satelitales.

Es importante resaltar también que otro producto de este estudio se encuentra enmarcado en la creación de una base de datos histórica (debidamente normalizada y espacializada) sobre los valores de temperatura y precipitación en la región. Este tipo de información es fundamental para comprender los patrones de cambio dentro de la distribución de la vegetación andina y pueda ser utilizada para futuros estudios de la biodiversidad asociada a la región (Jump & Penuelas, 2005; Suarez del Moral & Chacón-Moreno, 2011; Suárez del Moral, 2009). Este enfoque bioclimático de Rivas-Martínez (2004, 2008), es relevante por su potencial uso para observar los efectos del cambio climático y puede ser utilizado como elemento fundamental para la generación de modelos espaciales de distribución de vegetación, especies, formas de vida y ecosistemas (Guisan & Zimmermann, 2000; Arundel, 2005; Hijmans *et al.*, 2005; Hijmans & Graham, 2006; Chacón-Moreno, 2007). De hecho, la integración de esta información con las proyecciones de cambio climático (IPCC, 2013) ha permitido iniciar investigaciones en la estimación de los potenciales cambios y/o desplazamientos de los ecosistemas andinos a diferentes niveles de la biodiversidad, considerando tanto formas de vida (Arzac *et al.*, 2011, 2019), como sistemas agrícolas (Paredes, 2014) y/o especies (Hernández, 2006; Rojas, 2017).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado gracias al financiamiento otorgado por el Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico, Tecnológico y de la Artes de la Universidad de Los Andes (CDCHTA-ULA) a través del proyecto C-1591-08-01-F, por el Instituto Interamericano para la Investigación del Cambio Global (IAI) mediante el proyecto LEAF CRNII 005, así como por el FONACIT a través del proyecto *Ecorregiones, Paisajes y Ecosistemas de Venezuela. Análisis de la transformación de ecosistemas por efecto del Cambio Climático*, ECOMAP_CC (FONACIT 2011000350). Durante la redacción de este artículo Eulogio Chacón-Moreno recibió una beca académica del Institute of International Education's Scholar Rescue Fund

(IIE-SRF). Así mismo, se extiende un agradecimiento especial al Editor Académico asignado y a los tres revisores anónimos que amable y desinteresadamente contribuyeron a mejorar sustancialmente el manuscrito.

CONFLICTOS DE INTERÉS

Los autores de este trabajo certifican que Eulogio Chacón-Moreno es miembro del equipo editorial de la revista *Ecotrópicos* y que esto no alteró ni condicionó el cumplimiento de las políticas y criterios editoriales de la revista.

ABSTRACT

Bioclimatic map of the Cordillera de Mérida.

The Cordillera de Mérida, located in the southwest of Venezuela, presents an orography characterized by a high and narrow mountain range located in the tropical belt, which in turn determines an extensive climatic variability. These characteristics are in fact responsible for the great heterogeneity and diversity of ecosystems present within the region. Considering the conceptual and methodological aspects of the Rivas-Martínez (2004), as well as the spatial integration (including statistical interpolations of spatial data and alto-thermic regressions) of meteorological station data, in this study we present a bioclimatic map for the Cordillera de Mérida, analyzing the spatial variability of three main parameters: temperature, precipitation, and seasonality. Likewise, ombro-thermal index maps of the driest period of two months (Iod2) and the bioclimate map were prepared. Overall, the dominance of a wet pluvi-seasonal bioclimate was observed across the Llanos flank; while the humid pluvial and sub-humid pluvial bioclimate were associated with the lacustrine flank of the mountain range. The application of this bioclimatic approach has allowed us to increase the knowledge about the alto-thermic variability and its association with the presence of different climatic regimes flanking this mountain range. This information type is essential to understand the distribution patterns of the Andean vegetation and could be used to future studies about associated biodiversity in the region.

KEYWORDS: Bioclimate, ombrotypes, vegetation belt, precipitation, Geographic Information System (GIS), temperature.

REFERENCIAS

- Ahrens CD. 2011.** *Essentials of meteorology: an invitation to the atmosphere, Sixth Edition.* Cengage Learning, Belmont, USA.
- Andressen R. 2007.** Circulación atmosférica y tipos de climas. En: **Fundación Empresas Polar** (Ed.) *GeoVenezuela, Tomo 2: Medio físico y recursos ambientales*, Fundación Empresas Polar, Caracas, Venezuela, pp. 238–328.
- Andressen R & Díaz A. 2000.** Influencia de la altitud y la distancia al Lago de Maracaibo en la caracterización pluviométrica del estado Trujillo, Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía UCV* **26**: 107–124.
- Andressen R & Ponte R. 1973.** *Estudio integral de las cuencas de los Ríos Chama y Capazón.* Universidad de Los Andes Facultad de Ciencias Forestales, Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales, Mérida, Venezuela.
- Arundel ST. 2005.** Using spatial models to establish climatic limiters of plant species' distributions. *Ecological Modelling* **182**: 159–181.
- 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**: 26–46.
- Arzac A, Llambí LD, Dulhoste R, Olano JM & Chacón-Moreno E. 2019.** Modelling the effect of temperature changes on plant life-form distribution across a treeline ecotone in the tropical Andes. *Plant Ecology & Diversity* **12**: 619–631.
- Ataroff M & Sarmiento L. 2004.** Las Unidades Ecológicas de los Andes de Venezuela. En: **La Marca E & Soriano P** (Eds.) *Reptiles de los Andes de Venezuela*, BIOGEOS y Fundación Polar, Mérida, Venezuela, pp. 11–26.
- Chacón-Moreno E, Ulloa A, Tovar W, Márquez TC, Sulbarán-Romero E & Rodríguez-Morales M. 2013.** Sistema de clasificación ecológico y mapas de ecosistemas: enfoque conceptual-metodológico para Venezuela. *Ecotrópicos* **26**: 1–27.
- Chacón-Moreno E. 2007.** *Ecological and spatial modelling: Mapping ecosystems, landscape changes, and plant species distribution in Llanos del Orinoco, Venezuela.* PhD Thesis, International Institute for Geo-Information Science and Earth Observation, and Wageningen University, Enschede, The Netherlands.
- Costa M, Cegarra A, Lugo L, Lozada J, Guevara J & Soriano P. 2007.** The bioclimatic belts of the Venezuelan Andes in the State of Mérida. *Phytocoenologia* **37**: 711–738.
- Fattorini S, Di Biase L & Chiarucci A. 2019.** Recognizing and interpreting vegetational belts: New wine in the old bottles of a von Humboldt's legacy. *Journal of Biogeography* **46**: 1643–1651.
- Flantua S, Onstein R, Leipzig H, O'Dea A, Hooghiemstra H & Giraldo-Pastrana C. 2019.** The elevational dance of the Andean high mountain biome in the Pleistocene arena. En: **Bonaccorso E, Guayasamin J, Hoorn C, Faller K & Ortega M** (Eds.) *International Biogeography Society Abstract Book - 2019 Humboldt Meeting*, International Biogeography Society, Quito, Ecuador, p. 12.
- Gausson H. 1954.** Théorie et classification des climats et micro-climats. En: **Rapports et Communications** (Ed.) *VIIIe Congrès international de botanique*, Alfred A. Knopf Inc., Paris, France, pp. 125–130.
- Gorelick N, Hancher M, Dixon M, Ilyushchenko S, Thau D & Moore R. 2017.** Google Earth Engine: Planetary-scale geospatial analysis for everyone. *Remote sensing of Environment* **202**: 18–27.
- Graf K. 1996.** Algunos apuntes sobre el paleoclima en Los Andes Venezolanos hace 13 000 años. *Plantula* **1**: 95–106.
- Guevara J. 2003.** *Métodos de estimación y ajuste de datos climáticos.* CDCH-Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Guisan A & Zimmermann NE. 2000.** Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling* **135**: 147–186.
- Guttman NB. 1989.** Statistical descriptors of climate. *Bulletin of the American Meteorological Society* **70**: 602–607.
- Hengl T. 2009.** *A practical guide to geostatistical mapping of environmental variables.* European commission, Joint Research Center, Institute for Environment and sustainability, Luxembourg Office for official publications of the European Communities, Amsterdam, The Netherlands.
- Hernández L. 2006.** *Distribución de seis especies de plantas bajo escenarios de cambio climático, por temperatura, en un páramo de Mérida.* Trabajo Especial de Grado de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG & Jarvis A. 2005.** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society* **25**: 1965–1978.
- Hijmans RJ & Graham CH. 2006.** The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global change biology* **12**: 2272–2281.

- Hijmans RJ, Guarino L, Bussink C, Mathur P, Cruz M, Barrantes I & Rojas E. 2004.** DIVA-GIS Versión 4: Sistema de Información Geográfica para el Análisis de Datos de Distribución de Especies. Manual. Disponible en: http://data.diva-gis.org/docs/DIVA-GIS4_manual_Esp.pdf. (Consultado el 10 de abril de 2019).
- IPCC. 2013.** *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, USA.
- Josse C, Cuesta F, Navarro G, Barrena V, Cabrera E, Chacón-Moreno E, Ferreira W, Peralvo M, Saito J & Tovar A. 2009a.** *Ecosistemas de los Andes del Norte y Centrales. Bolivia, Colombia, Ecuador, Peru y Venezuela.* CAN, Programa Regional ECOBONA, CONDESAN-Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, LTA-UNALM, IAvH, ICAE-ULA, CDC-UNALM, RUMBOL SRL, Lima, Perú.
- Josse C, Cuesta F, Navarro G, Barrena V, Cabrera E, Chacón-Moreno E, Ferreira W, Peralvo M, Saito J & Tovar A. 2009b.** *Mapa de Ecosistemas de los Andes del Norte y Centrales. Bolivia, Colombia, Ecuador, Peru y Venezuela.* CAN, Programa Regional ECOBONA, CONDESAN-Proyecto Páramo Andino, Programa BioAndes, EcoCiencia, NatureServe, LTA-UNALM, IAvH, ICAE-ULA, CDC-UNALM, RUMBOL SRL, Lima, Perú.
- Jump AS & Penuelas J. 2005.** Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology letters* **8**: 1010–1020.
- Lachniet MS & Vazquez-Selem L. 2005.** Last glacial maximum equilibrium line altitudes in the circum-Caribbean (Mexico, Guatemala, Costa Rica, Colombia, and Venezuela). *Quaternary International* **138**: 129–144.
- Mahaney W, Kalm V & Bezada M. 1997.** Estratigrafía del cuaternario tardío de un ambiente periglacial en el área de Mucubají, Mucuchaché, El Pedregal. Andes centrales venezolanos. En: **de Geología SV** (Ed.) *Memorias del I Congreso Latinoamericano de Sedimentología*, Sociedad Venezolana de Geología, Mérida, Venezuela, pp. 417–424.
- MARN. 2005.** *Primera Comunicación Nacional en Cambio Climático de Venezuela.* Disponible en: <https://unfccc.int/resource/docs/natc/vennc01.pdf>. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales; Proyecto MARN-PNUD VEN/00/G31, Caracas, Venezuela.
- McKillup S & Dyar MD. 2010.** *Geostatistics explained: an introductory guide for earth scientists.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 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*, Editorial de a Universidad de Los Andes (ULA), Mérida, Venezuela, pp. 47–91.
- Moral García F. 2004.** Aplicación de la geoestadística en las ciencias ambientales. *Revista Ecosistemas* **13**: 78–86.
- Ni J, Harrison SP, Prentice IC, Kutzbach JE & Sitch S. 2006.** Impact of climate variability on present and Holocene vegetation: a model-based study. *Ecological Modelling* **191**: 469–486.
- Nijmeijer R, de Haas A, Dost R & Budde P. 2001.** *ILWIS 3.0 Academic: user's guide.* International Institute for Aerospace Survey and Earth Sciences (ITC) Enschede, Amsterdam, The Netherlands.
- Paredes M. 2014.** *Distribución potencial de los principales cultivos agrícolas en escenarios de cambio climático en el estado Mérida.* Trabajo Especial de Grado de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Pesaresi S, Biondi E & Casavecchia S. 2017.** Bioclimates of Italy. *Journal of maps* **13**: 955–960.
- Rivas-Martínez S. 2004.** Global bioclimatics (Clasificación Bioclimática de la Tierra). Disponible en: http://www.globalbioclimatics.org/book/bioc/global_bioclimatics_0.html. (Consultado el 10 de abril de 2019).
- Rivas-Martínez S. 2008.** Global bioclimatics (Clasificación Bioclimática de la Tierra). Disponible en: http://www.globalbioclimatics.org/book/bioc/global_bioclimatics2008_00.html. (Consultado el 10 de abril de 2019).
- Rojas J. 2017.** *Áreas prioritarias para la conservación de anfibios en el Edo. Mérida, Cordillera de Mérida-Venezuela.* Trabajo de Grado de Maestría en Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Rull V, Abbott MB, Polissar PJ, Wolfe AP, Bezada M & Bradley RS. 2005.** 15,000-yr pollen record of vegetation change in the high altitude tropical Andes at Laguna Verde Alta, Venezuela. *Quaternary research* **64**: 308–317.
- Sarmiento G. 1986.** Ecological features of climate in high tropical mountains. En: **Vuilleumier F & Monasterio M** (Eds.) *High altitude tropical biogeography*, Oxford University Press, Cambridge, Inglaterra, pp. 11–45.

- Schubert C & Vivas L. 1993.** Morfología periglacial: el páramo. En: **Schubert C & Vivas L** (Eds.) *El Cuaternario de la cordillera de Mérida, Andes venezolanos*, Universidad de Los Andes/Fundación Polar, Mérida, Venezuela, pp. 87–108.
- Silva G. 2010.** *Tipos y subtipos climáticos de Venezuela*. Trabajo de ascenso a la categoría de Titular, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Stansell ND, Abbott MB, Polissar PJ, Wolfe AP, Bezada M & Rull V. 2005.** Late Quaternary deglacial history of the Mérida Andes, Venezuela. *Journal of Quaternary Science: Published for the Quaternary Research Association* **20**: 801–812.
- Stansell ND, Polissar PJ & Abbott MB. 2007.** Last glacial maximum equilibrium-line altitude and paleo-temperature reconstructions for the Cordillera de Mérida, Venezuelan Andes. *Quaternary Research* **67**: 115–127.
- Suarez del Moral P & Chacón-Moreno E. 2011.** Modelo espacial de distribución del ecotono bosque-páramo en los Andes Venezolanos. Ubicación potencial y escenarios de cambio climático. *Ecotrópicos* **24**: 3–25.
- Suarez del Moral P & Chacón-Moreno E. 2013.** *Mapa bioclimático de Venezuela. Informe técnico y protocolo de trabajo*. ECOMAP_CC (FONACIT 2011000350), Mérida, Venezuela.
- Suárez del Moral P. 2009.** *Modelización de la distribución de la línea de contacto bosque-páramo en los Andes venezolanos*. Trabajo Especial de Grado de Licenciatura en Biología, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- USGS. 2004.** DShuttle Radar Topography Mission, 1 Arc Second scene SRTM, Unfilled Unfinished 2.0. Disponible en: <http://glcfapp.umiacs.umd.edu:8080/esdi/index.jsp>. (Consultado el 10 de abril de 2019).
- van der Hammen T. 1974.** The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* **1**: 3–26.
- Viale M, Bianchi E, Cara L, Ruiz LE, Villalba R, Pitte P, Masiokas M, Rivera J & Zalazar L. 2019.** Contrasting climates at both sides of the Andes in Argentina and Chile. *Frontiers in Environmental Science* **7**: 69.
- Vivas L (Ed.) . 1992.** *Los Andes Venezolanos*. Academia Nacional de la Historia, Caracas, Venezuela.
- Walter H. 1971.** Caracterización climática de Venezuela sobre la base de climadiagramas de estaciones particulares. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales* **119**: 212–240.
- Walter H, Harnickell E & Mueller-Dombois D. 1975.** Climate diagram maps. Supplement to vegetation monographs.
- Weingarten B, Yuretich R, Bradley R & Salgado-Labouriau M. 1990.** Characteristics of sediments in an altitudinal sequence of lakes in the Venezuela andes: Climatic implications. *Journal of South American earth sciences* **3**: 113–124.