

Estructura de la vegetación en la zona de transición bosque - páramo en la Sierra Nevada de Mérida: Implicaciones para analizar la dinámica del límite forestal tropical

Lirey A. Ramírez¹, Luis D. Llambí¹, Teresa Schwarzkopf¹, Luis E. Gámez² y Nelson J. Márquez¹

¹Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida 5101, Venezuela. ²Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de los Andes, Mérida 5101, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Existen en la literatura varias definiciones del límite de bosque o *treeline*. En el presente trabajo adoptamos la interpretación de Bader et al. (2007a), quienes lo definen como la zona de transición más o menos amplia ubicada entre el bosque montano superior continuo y la vegetación abierta de alta montaña.

La estructura de la vegetación del límite del bosque en las montañas tropicales ha sido poco estudiada, lo que dificulta la interpretación de los mecanismos que influyen en su dinámica. En cuanto a la configuración espacial del límite, Bader et al. (2007a) describieron transiciones más o menos abruptas entre el bosque y el páramo en Venezuela y Bolivia. Así mismo reportan una alta similaridad a nivel continental en la estructura vertical y fisionomía de los bosques y páramos en la zona de transición, así como una alta afinidad en su composición florística a nivel de géneros. Relacionando la posición altitudinal del límite con la temperatura, Bader et al. (2007a) sugieren que el mismo podría estar ubicado por debajo de su altitud climática potencial y proponen como una posible causa las quemaduras asociadas a la actividad ganadera, especialmente en el caso del Ecuador. Will et al. (2002) reportan en este país que la estructura de la zona de transición está conformada por: a) lenguas de bosque interdigitadas con el páramo que ascienden en valles protegidos; b) parches aislados de bosques que probablemente estuvieron conectados al bosque continuo en el pasado (entre los 3800-3900 m) y parches aislados de bosque sobre los 4000 m que probablemente nunca formaron parte del bosque continuo.

Para Venezuela los estudios disponibles se han concentrado en la vertiente interandina de la Sierra Nevada de Mérida. Yáñez (1998) describió una inter-digitación de áreas de páramo y de bosque en el mismo piso transicional, a manera de islas de vegetación y/o de “lenguas” con bordes de contacto relativamente abruptos. Así mismo, en la zona de vegetación transicional se describe una clara estratificación vertical de la vegetación con un sotobosque o primer estrato, formado por herbáceas, gramíneas y rosetas; un segundo estrato formado por arbustos y árboles de hasta dos metros de altura y un tercer estrato con árboles mayores a dos metros de altura (Tirado, 1997; Yáñez, 1998). Arzac (2008), analizando la distribución espacial de formas de vida en el páramo abierto inmediatamente por encima del límite de bosque continuo reporta una disminución muy pronunciada de la abundancia de los árboles con la altitud y un aumento gradual en la importancia de formas arbustivas de hojas esclerófilas, además de un efecto importante de la exposición sobre los patrones de distribución de los arbustos esclerófilos y las rosetas caulescentes.

Sin embargo, ninguno de los estudios previos disponibles compara explícitamente la composición y estructura de la vegetación de los bosques continuos más bajos y de las lenguas e islas de bosque ubicados a mayor altitud. Así mismo, ignoramos si existe una vegetación característica de las zonas locales de contacto o ecotonos bosque-páramo a diferentes altitudes a lo largo de la zona de transición y si existen diferencias altitudinales claras en la composición del componente leñoso que logra establecerse en los páramos abiertos. Estas fueron las preguntas abordadas en el presente trabajo en el cual se analizó comparativamente la composición, diversidad y abundancia de especies de los estratos herbáceo-arbustivo y leñoso-emergente en parcelas en el límite superior del bosque continuo, en lenguas e islas de bosque y en páramos abiertos. Se incluyeron también parcelas ubicadas a lo largo de los bordes de contacto entre los bosques y los páramos. Partimos de la premisa de que el análisis explícito de las diferencias en la estructura de la vegetación en estas diferentes situaciones fisionómicas es un paso esencial para la interpretación de los factores que influyen la dinámica espacio-temporal del límite forestal montano tropical.

MÉTODOS

Área de Estudio

El trabajo se realizó en las cercanías de la Laguna La Fría, a 1,6 km de la estación La Aguada (8°35'N, 71°09'W) del Sistema Teleférico de Mérida, Parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. Los promedios anuales de precipitación y temperatura reportados para esta estación son de 1811 mm y 7,1°C. El clima corresponde a “clima de páramo muy húmedo” (Andressen y Ponte, 1973). Por su ubicación dentro del Parque Nacional Sierra Nevada, creado en 1952, el uso de la tierra actual está restringido al pastoreo extensivo de ganado vacuno y, en menor grado equino. A diferencia de otros páramos en Colombia y Ecuador, en la Cordillera de Mérida las quemadas no son una práctica asociada al manejo ganadero.

Métodos de muestreo

Se establecieron parcelas a lo largo de una transecta altitudinal de 290 m en 4 altitudes (3260 m, 3330 m, 3420 m, 3550 m), sobre laderas con una exposición noroeste y pendientes entre los 20° y 40°. Para las altitudes intermedias, donde existe una interdigitación entre lenguas e islas de bosque y de páramo, se definieron tres situaciones fisionómicas: bosque, borde de contacto bosque-páramo y páramo abierto. En cada una de las altitudes indicadas y cada situación fisionómica se establecieron 4 parcelas réplica, distribuidas al azar. En consecuencia, para la altitud superior (páramo abierto) e inferior (bosque continuo) se establecieron 4 parcelas y en las intermedias 12 parcelas.

Para efectos de muestreo, la vegetación fue dividida en dos estratos: un estrato leñoso emergente y un estrato arbustivo-herbáceo. Dicha división fue el resultado de la imposibilidad de estimar la importancia relativa de todas las especies vasculares con un método único. El estrato leñoso emergente fue definido como la vegetación leñosa con diámetros basales (a 30 cm del suelo) mayores a 2 cm. En este estrato se cuantificó la

densidad de individuos de las diferentes especies en parcelas de 2 x 15 m orientadas paralelas a la pendiente.

El estrato arbustivo-herbáceo está compuesto por especies herbáceas, arrosetadas, gramíneas y leñosas con alturas menores a 1.50 m. Los muestreos de este estrato se realizaron aplicando el método del cuadrado puntual (Greig-Smith 1983) para estimar la cobertura de cada especie. Se utilizaron 100 puntos de muestreo ubicados aleatoriamente dentro de parcelas de 2 x 5 mts anidadas dentro de las utilizadas para el estrato leñoso emergente.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Riqueza y diversidad de especies

Altitude (m)	Physiognomic situation	Total Species richness (Tree stratum)	Average (sd) species richness per plot (Tree stratum)	Average (sd) Shannon diversity per plot (Tree stratum)	Total Species richness (Shrub-grass stratum)	Average (sd) Species richness per plot (Shrub-grass stratum)	Average (sd) Shannon diversity per plot (Shrub-grass stratum)
3260	Forests	15	5.0±1.25	0.61 ± 0.09	21	8,0 ± 2,36	0.62± 0.20
3330	Forest tongues	15	7.5±2.16	0.67 ±0.23	17	6,5± 1,89	0.56± 0.13
	Forest edges	9	4±1.26	0.55 ±0.09	22	13,5± 2,5	1.18±0.28
	Paramos	8	2.5±1.41	0.41±0.17	26	10,0 ± 6,98	0.69±0.46
3420	Forest islands	9	4.5±2.16	0.61 ±0.19	35	17,5± 6,24	1.15±0.36
	Forest edges	11	4.0±1.0	0.56 ±0.11	26	13,5± 2,75	1.12±0.14
	Paramos	3	2.0±1.0	0.25 ±0.23	14	11,0± 1,73	0.86±0.10
3550	Paramos	1	1.0±0.0	0	21	14,5 ± 1,71	1.27±0.11

Tabla 1: Riqueza de especies total, por parcela e índice de diversidad de Shannon para ambos estratos muestreados.

Se identificaron un total de 74 especies de plantas vasculares distribuidas en 32 familias, de las cuales las más abundantes son Asteraceae (16% del total de las especies), Ericaceae (11%), Poaceae y Rosaceae (8%), Ciperaceae, Caryophyllaceae, Geraniaceae, Gentianaceae, Myrsinaceae y Orchidaceae (7%) y Melastomataceae (6%). Esta composición florística posee una alta similaridad a nivel de familias y géneros con las reportadas en la Sierra Nevada de Mérida y en otras zonas del límite superior de bosque continuo en los Andes Tropicales (Keating, 1999, Bader et al. 2007a, Young y León 2006, Yáñez 1998, Berg y Suchi 2002).

Se encontró una disminución de la diversidad y la riqueza de especies leñosas con el aumento de la altitud, lo que confirma la idea de que el incremento de la altitud es un limitante importante para el establecimiento de los árboles en la alta montaña. Resulta interesante que una tendencia contraria fue encontrada para las especies del estrato arbustivo- herbáceo (gramíneas, arbustos pequeños, rosetas caulescentes, cojines y hierbas no graminoides) las cuales se ven favorecidas tanto en riqueza como en diversidad con el aumento de la altitud. Estos resultados sugieren que la altitud ejerce efectos diferentes sobre la riqueza y diversidad para la variedad de formas de vida y/o estrategias adaptativas que ocupan nichos diferentes dentro de la estratificación vertical de la vegetación.

Patrones de abundancia de las especies en las diferentes situaciones fisionómicas

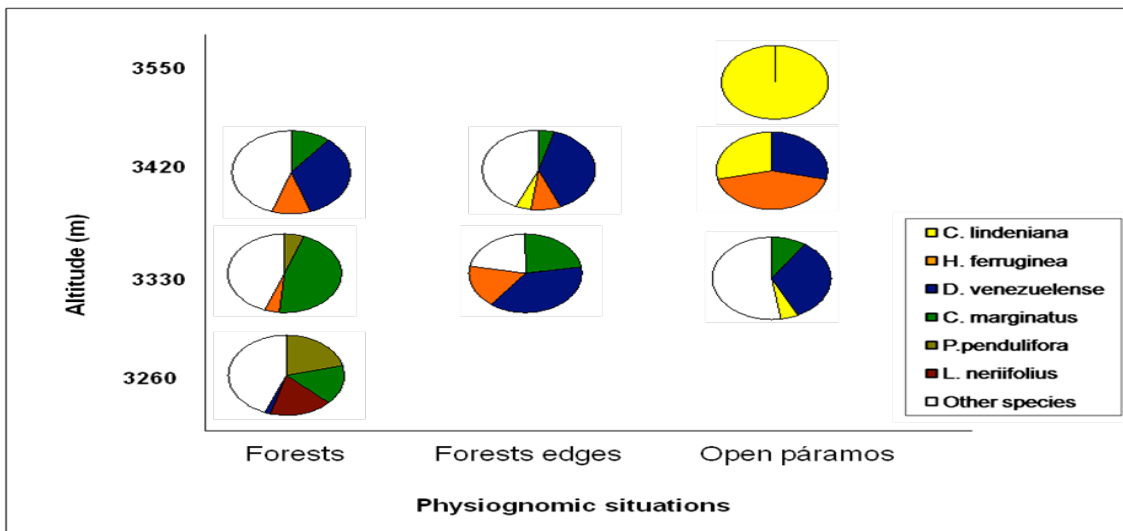


Figura 1. Distribución de las especies más abundantes registradas en el estrato leñoso emergente.

Tal como observamos en la figura 1, los bosques a 3260 m poseen tres especies dominantes: *Psammisia penduliflora* (Dunal) Klotzsch, *Libanothamnus neriifolius* (Sch. Bip.) Ernst y *Cybianthus marginatus* (Benth.) Pipoly, las cuales muestran valores relativamente similares de densidad de individuos. En las lenguas de bosque a 3330 m *C. marginatus* es la especie dominante, con valores de densidad mucho mayores al del resto de las especies encontradas (5 a 10% de abundancia relativa). También es importante *P. penduliflora*. En las islas de bosque a 3420 m *Diplostephium venezuelense* Cuatrec presenta la mayor densidad de individuos, seguido de *C. marginatus* y *Hesperomeles ferruginea* (Pers.) Benth. En los bordes de los bosques domina *D. venezuelense* en ambas altitudes, junto con *C. marginatus*, *H. ferruginea* y *Chaetolepis lindeniana* (Naud) Triana, siendo este último un arbusto característico de páramos abiertos. En este caso es importante hacer notar la similaridad en composición florística de estas zonas de ecotono con la observada al interior de las pequeñas islas de bosque.

En cuanto a los páramos, los parches a menor altitud (3330 m) presentan un mayor número de especies leñosas, siendo la especie dominante *D. venezuelense* y la sub-dominante *C. marginatus*. Es interesante resaltar la dominancia en zonas abiertas adyacentes al bosque

continuo de *D. venezuelense*, ya que es una especie muy abundante en las islas de bosque y los ecotonos. En los páramos a 3420 m se observa la presencia de tres especies: *D. venezuelense* junto con dos especies arbustivas del páramo andino: *H. ferruginea* y *C. lindeniana*. Para los páramos a 3550 m solo está presente *C. lindeniana* en el estrato leñoso.

Se encontraron diferencias claras en la identidad de las especies de mayor abundancia en los diferentes bosques estudiados, aun cuando las islas de bosque ubicadas a 3420 m mostraron una mayor disimilaridad con la estructura de la vegetación de los bosques continuos y lenguas de bosque a menores altitudes. Esto sugiere que las islas de bosque, más que relictos de un bosque de distribución más amplia en el pasado, podrían constituir focos de avance del bosque sobre el páramo abierto, en donde se establecen especies de leñosas pioneras en colonizar zonas de páramo, funcionando a su vez como zonas de dispersión de dichas especies hacia páramos de mayor altitud. El hecho de que estas islas estén generalmente asociadas en las zonas de ladera a afloramientos rocosos, sugiere a su vez que estas pudieran desarrollarse en zonas de páramo con características particulares desde el punto de vista edáfico, hidrológico y microclimático. Por otro lado, dada la alta similitud estructural entre estas islas con las zonas de borde de bosque (compartiendo como especie dominante a *D. venezuelense*) y a la pequeña extensión que ocupan, es muy posible que estas islas experimenten en toda su extensión condiciones ambientales de borde. La caracterización de zonas de borde o ecotono sugiere que funcionan como zonas de transición en una misma altitud desde un ecosistema cerrado a un ecosistema abierto. Aunque no se encontraron especies arbóreas exclusivas de borde, si es posible ver que *D. venezuelense* es una especie que alcanza sus máximas abundancias en estas zonas y que es capaz de establecerse en páramo a menores altitudes (con abundancias más bajas). Una posibilidad es que esta especie muestre mayor capacidad de tolerar diferentes niveles de radiación, que otras especies restringidas a los bosques cerrados. El efecto de la radiación sobre el establecimiento en páramo abierto fue estudiado por Bader et al. (2007b) en el norte de Ecuador, quién encontró que la mayoría de las plántulas sobrevivientes a trasplantes experimentales a zonas de páramo por encima del límite forestal solo crecieron bajo tratamientos con sombra artificial. Las leñosas trasplantadas desde el bosque a zonas de páramo abierto que lograron sobrevivir sin sombramiento eran especies que se establecen naturalmente en el límite inferior del páramo y que presentan una serie de adaptaciones de protección al efecto directo del exceso de radiación (Bader et al 2007b). Dentro de éstas incluye a especies del género *Diplostephium* (que presenta una alta pubescencia en las hojas). Esto sugiere como hipótesis el que la radiación juega un papel importante en limitar el establecimiento de especies leñosas en el límite inferior del páramo abierto (y por lo tanto, en estabilizar este límite).

En el caso de las especies leñosas en los páramos, se encontró una disminución en riqueza de especies con el aumento de la altitud, hasta encontrar una sola especie en los páramos a 3550 m (el arbusto paramero *C. lindeniana*). Esta tendencia a la disminución altitudinal en la riqueza de leñosas ha sido reportada también en Ecuador (Keating 1999; Wille et al. 2002, Bader et al. 2007b).

En la siguiente figura observamos que en los bosques continuos (3260 m) dominan dos especies de Poaceae: *Chusquea spencei* Ernst y *Neurolepis sp* (Meisn.) con valores de

cobertura entre 10 y 35%; en los bosques a 3330 m, se mantiene *C. spencei* y *Neurolepis sp* como especies de alta cobertura, aunque domina *C. marginatus*. En las islas de bosque a 3420 m domina un arbusto del páramo, *Pernettya prostrata* (Cav.) DC., seguida de *Hypericum laricifolium* Juss. (otro arbusto paramero), *C. spencei* y *Calamagrostis sp.* Adans. Para las comunidades de bordes de bosque se observa la dominancia de la poacea *Calamagrostis sp* en ambas altitudes, junto con *P. prostrata*, *H. laricifolium* y *C. spencei*. En todos los páramos muestreados *Calamagrostis sp* es la especie que presenta la mayor cobertura (entre 65 y 35%); apareciendo a su vez con otras especies sub-dominantes, que varían en importancia de acuerdo a la altitud y que incluyen a los arbustos *H. laricifolium*, *P. prostrata* y *C. lindeniana* y la roseta caulescente *Espeletia schultzii* Wedd.

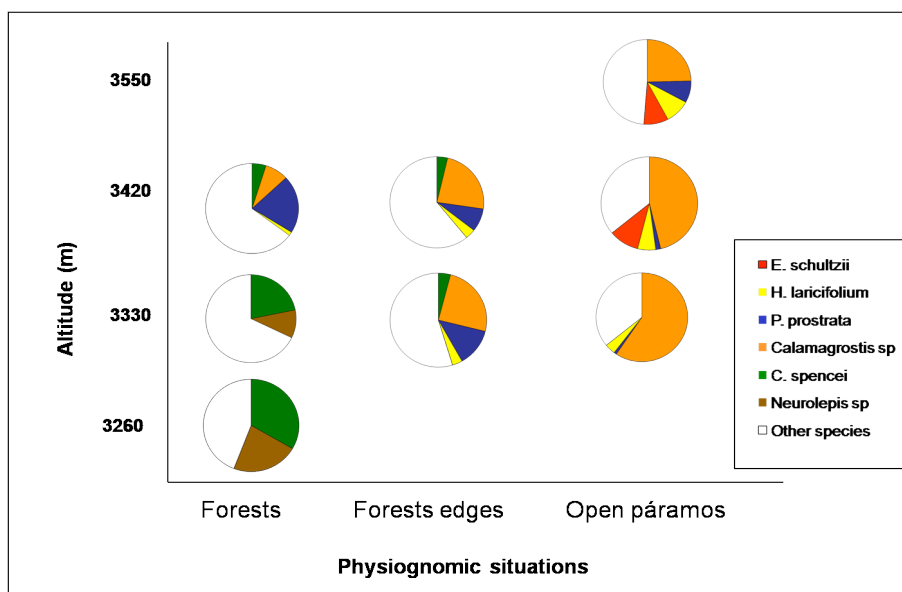


Figura 2. Distribución de las abundancias relativas para las especies más abundantes del estrato arbustivo- herbáceo a lo largo del gradiente altitudinal.

En cuanto a las especies en el estrato arbustivo- herbáceo en las islas de bosque, encontramos una mezcla de las especies de mayor abundancia en páramos con especies que sólo se encontraron en los bosques. Este resultado podría ser indicativo de la plasticidad de las especies de páramo de colonizar en zonas de islas de bosque, especialmente en estos casos en que presentan tamaños relativamente pequeño (pudiendo experimentar un “efecto de borde” en buena parte de su extensión). Así mismo, las zonas de borde muestreadas comparten especies con los bosques como *Chusquea spencei*. Este dato es importante, ya que Young indica que algunas especies de bambú de sotobosque del genero *Chusquea* son intolerantes a altos niveles de radiación (Young 1991), lo cual podría dar indicios de condiciones de intermedias de radiación en los bordes respecto a los páramos.

Por otro lado, observamos que las islas de páramo ubicadas a menor altitud presentan mayor cantidad de especies leñosas en el estrato arbustivo- herbáceo, mientras que en los de mayor altitud aparecen especies típicas de páramo como la roseta *Espeletia schultzii*, y los arbustos *H. laricifolium* y *C. lindeniana* se hacen más importantes. Estos resultados

indican, por una parte, que las islas de páramo a menor altitud pudieran estar siendo colonizadas por especies leñosas que tienen la capacidad de establecerse en ecosistemas abiertos y que posiblemente las bajas temperaturas pudieran interactuar con los altos niveles de radiación para limitar la colonización de estas especies leñosas en zonas abiertas a mayor altitud. De hecho, procesos de fotoinhibición inducida por bajas temperaturas han sido propuestos como limitantes clave para el establecimiento de leñosas en la línea de árboles en zonas alpinas (Germino y Smith 1999). Por otra parte, las altas coberturas de *Calamagrostis sp* en estas islas de páramo a baja altitud pudiera estar facilitando el establecimiento de especies leñosas en esta zona, aportando sombra y refugio a las plántulas de dichas especies. Este posible fenómeno de facilitación de la cobertura de gramíneas del páramo sobre el establecimiento de leñosas del bosque ha sido sugerido por Bader et al. (2007b) en Ecuador, en base a sus experimentos de supervivencia de plántulas en áreas denudadas vs. control.

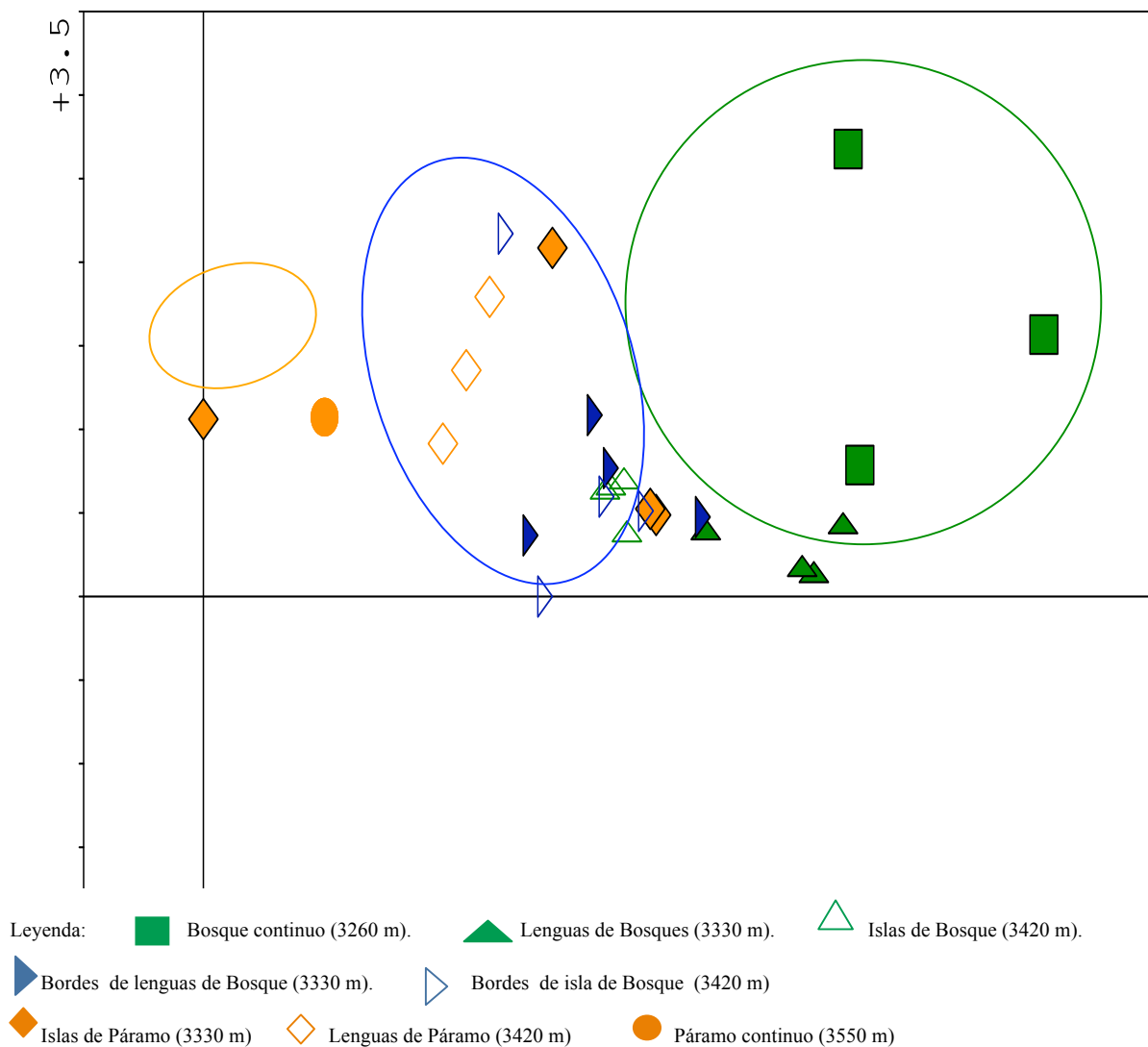


Figura 3: Diagrama de ordenación de las 32 parcelas (ACL) a partir de los valores de densidad de leñosas por especie (ind/m^2) a lo largo del gradiente altitudinal en estudio. Se presentan el 1er y 2do componente del análisis que absorben un 17.2 % y 7% de la varianza total. Símbolos verdes: bosques. Símbolos azules: bordes. Símbolos naranja: páramos

En la Figura 3 se presenta un diagrama de ordenación (ACL) para las parcelas del estrato leñoso emergente, donde se observa que las parcelas se ordenan a lo largo del 1er eje en función de la altitud, estando las parcelas de bosque paramero a 3260 y 3330 m en el extremo derecho, mientras que todas las parcelas de páramo a 3550 m se ubican en el extremo izquierdo del diagrama. En una posición intermedia a lo largo del 1er eje se ubican las parcelas de páramo más bajos, las parcelas de bordes de bosque y las parcelas ubicadas en las islas de bosque a 3420 m. En el 2do eje de ordenación observamos una menor dispersión de las parcelas de zonas de páramo (especialmente de los ubicados a mayor altitud), y una mayor variabilidad entre las parcelas de bosque continuo a 3260 m, indicando alta similaridad en la estructura de la comunidad de leñosas de los páramos altos (dominados por *C. lindeniana*), mientras que en los bosques más bajos se observa una mayor heterogeneidad entre las réplicas. Las mismas tendencias se observan para el ACL realizado para el estrato arbustivo herbáceo (no se muestra la figura)

Los análisis multivariados realizados nos dan una visión integrada de estos cambios en la estructura de la comunidad en el gradiente, siendo la altitud el factor más claramente asociado al 1er eje de ordenación; los bosques de menor altitud (3260 y 3330 m), aunque presentan mayor variabilidad entre réplicas, son similares entre sí; las islas de bosque a mayor altitud se separan completamente de los bosques y se agrupan con los bordes y con las islas de páramo (en el caso de los análisis para el leñoso emergente); finalmente, los páramos a mayores altitudes son muy similares entre sí y presentan la menor variabilidad entre parcelas. La alta variabilidad entre réplicas en el caso de los bosques continuos sugiere que sería necesario estudiar un número mayor de réplicas para obtener una visión más completa de la variabilidad en la composición y estructura de estos sistemas tan heterogéneos.

Implicaciones para el estudio de la dinámica de la vegetación en el límite bosque-páramo

El comportamiento de las especies más abundantes encontradas en este estudio puede tener una serie de implicaciones en la dinámica del límite de bosque continuo en el futuro. Con eventos producidos por cambios climáticos globales tales como el aumento de temperatura, especies leñosas con mayor plasticidad para establecerse en zonas abiertas de páramo pudieran ser capaces de invadir este ecosistema a mayores altitudes. De hecho, nuestros resultados sugieren que *D. venezuelense* y en menor grado, *C. marginatus*, pudieran estar colonizando zonas de páramo a bajas altitudes. Si suponemos que no son capaces de colonizar páramos a mayor altitud debido a limitantes térmicos, en el momento en que aumente la temperatura pudieran actuar como pioneras en el avance del bosque hacia páramos más altos. Además, estas especies pudieran funcionar como facilitadoras, ejerciendo un efecto positivo en el microclima de áreas de páramo abierto o generando condiciones de sombra que permitan el establecimiento a especies leñosas que requieren de una cobertura importante para su supervivencia en esta fase crítica.

En cuanto a las formas de vida no leñosas que dominan en zonas de bosque (como hierbas y helechos), se sabe poco acerca de la importancia de las mismas en la dinámica del límite de bosque continuo. Los estudios disponibles se enfocan básicamente en las especies de leñosas. Sin embargo, es posible que la composición de especies herbáceas presentes en un lugar determine la posibilidad de establecimiento de especies leñosas, ya sea facilitando el crecimiento (como sugiere Bader et al. 2007b en el caso de las gramíneas en páramos de pajonal) o ejerciendo competencia sobre los juveniles de plantas leñosas (como sugieren otros estudios en ecosistemas alpinos, ej. Dullinger et al. 2003).

LITERATURA CITADA

ALVERSON, K., C. KULL, G.W.K. MOORE y P. GINOT. 2005. A dynamical perspective on high altitude paleoclimate proxy timeseries. En: U. Huber, H. Bugmann y M. Reasoner (eds). Pag 11-20. Global Change and Mountainin Regions, an overview of current knowledge. Springer.

ALVIZU, P. 2004. Complejidad y respuesta funcional de la vegetación de páramo a lo largo de gradientes altitudinales. Trabajo para optar al grado de Doctor en Ecología Tropical. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Postgrado en Ecología Tropical. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela

ANDRESSEN, R. y R. PONTE. 1973. Estudio integral de las cuencas de los ríos Chama y Capazón: Climatología e Hidrología. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.

ARZAC, A. 2008. Distribución especial de formas de vida de plantas en un gradiente altotérmico en Los Andes Tropicales. Trabajo especial de Grado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

AUTIO, J. 2006. Environmental factors controlling the position of the actual timberline and treeline on the fells of Finnish Lapland. Faculty of Science, Department of Geography, University of Oulu, Finland.

BADER, M., M. RIETKERK y A. BREGT. 2007a. Vegetation structure and Temperature regimes of Tropical Alpine Treelines. Arctic, Antarctic and Alpine Research. 39(3): 353-364

BADER, M., I. VAN GELOOF Y M. RIETKERK 2007b. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. Plant Ecology. 191: 33-45.

BERG, A y S. SUCHI. 2002. La vegetación de los Páramos La Aguada, La Fría y Espejo en los Andes Venezolanos. PLANTULA 3(1): 47-64.

CAMARERO, J., E. GUTIÉRREZ y M. FORTÍN. 2000. Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. Forest Ecology and Management. 134: 1-16.

DI PASQUALE, G., M. MARZIANO, S. IMPAGLIAZZO, C. LUBRITTO, A. DE NATALE y M. BADER. 2008. The Holocene treeline in the northern Andes (Ecuador): First evidence from soil charcoal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 259:17-34.

DULLINGER, S. DIRNBÖCK, T. Y G. GRABHERR. 2003. Patterns of shrub invasion into high mountain grassland of the northern calcareous Alps. Austria. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 35: 434-441

GERMINO, M. Y W. SMITH. 1999. Sky exposure, crown architecture, and low temperature photoinhibition in conifer seedlings at alpine treeline. *Plant cell and environment* 22: 407-415

GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., Y F. RADA. 1994. Environmental Biology of a Tropical Treeline Species, *Polylepis sericea*. Capítulo 7. Tropical Alpine Environments: Plant form and function. Rundel, P.W., Smith, A.P, Meinzer, F.C. (Eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 129-149.

GRACE, J., F. BERNINGE Y L. NAGY. 2002. Impacts of Climate Change on the Tree Line. *Annals of Botany*. 90: 537-544.

GRAF, K. 1996. Algunos apuntes sobre el paleoclima en los Andes venezolanos hace 13.000 años. *Plantula* 1(1):95-106.

GREIG-SMITH, P. 1983. Quantitative plant ecology. University of California Press, Berkeley.

KEATING, P. 1999. Changes in paramo vegetation along an elevation gradient in southern Ecuador. *Journal of the Torrey Botanical Society*. 129(2): 159-175.

KELLY, D.L., E.V.J. TANNER, E.M. NICLUGHADH y V. KAPOS. 1994. Floristics and biogeography of a rain forest in the Venezuelan Andes. *Journal of Biogeography*. 21:421-440.

KÖRNER, C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115:445-459.

LUTEYN, J. 1999. PÁRAMOS: a checklist of plant diversity, geographical distribution and botanical literature. *Memoirs of The New York Botanical Garden*. 84. Pag 17-19.

MALAGON D, 1982. Evolución de los suelos en el Páramo Andino. (Edo Mérida, Venezuela). Serie: Suelos y Clima, SC-56.

SARMIENTO, G. 1986. Ecological features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier, F., M. Monasterio (eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press. American Museum of Natural History.

SOLOMINA, O. 2005. Glacier and Climate Variability in the Mountains of de Former Soviet Union during the last 1000 Years. En: U. Huber, H. Bugmann, y M. Reasoner (eds).

Global Cahnge and Mountanin Regions, an overview of current knowledge. Springer. Pag: 61-72.

TER BRAAK, C. F.J. y P. SMILAUER. 1999. Canoco for Windows Versión 4.02. Center for Biometry, CPRO-DLO, Wageningen.

TIRADO, C. 1997. Estudio florístico de una comunidad andina escandente. Trabajo especial de Grado. Centro Jardín Botánico. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

TRANQUILLINI W. 1979. Physiological ecology of the alpine treeline. Berlin. Springer.

VAN DER HAMMEN, T. 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* 1: 3-26

WILLE, M., H. HOOGHMSTRA, R. HOFSTEDE, J. FEHSE, y J. SEVINK. 2002. Upper forest line reconstruction in a deforested area in northern Ecuador based on pollen and vegetation analysis. *Journal of Tropical Ecology*. 18: 409-440.

YÁNEZ, P. 1998. Caracterización florística en un sector de cambio páramo- selva nublada en el parque nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 42(1): 51-62

YOUNG, K. 1991. Natural history of an understory bamboo (*Chusquea* sp.) in a tropical timberline forest. *Biotropica*. 23 (4b): 542-554.

YOUNG, K. y B. LEÓN. 2006. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 362. 263-272.