

VEREDICTO

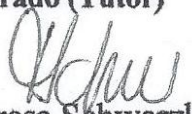
Quienes suscriben, integrantes del jurado designado por el Consejo de Estudios de Postgrado de la Universidad de los Andes para conocer y emitir veredicto sobre el **Trabajo de Grado de Maestría** presentado por **Johanna María Puentes Aguilar**, realizado bajo la tutoría del Dr. **Luis Daniel Llambí** y la cotutoría del Dr. **Carlos García N** presentado como requisito parcial para optar al título de **Magíster Scientiae en Ecología Tropical**, que se titula:

“Patrones y Mecanismos de Establecimiento de Dos Especies Leñosas en la Transición entre el Bosque y el Páramo en Los Andes Tropicales.”

Hacen constar lo siguiente:

PRIMERO: que hoy 01 de febrero de 2010 a las 8:30 a.m., nos constituimos como jurado en el salón de reuniones del Postgrado en Ecología Tropical, siendo el Presidente del Jurado el Dr. Luis Daniel Llambí Cartaya. **SEGUNDO:** a continuación procedimos a discutir si se lleva a cabo su defensa pública. Luego de considerar las observaciones críticas de cada miembro del jurado, acordamos por unanimidad autorizar su presentación. **TERCERO:** A las 9:00 a.m. de éste mismo día, se dio curso al Acto Público de sustentación del Trabajo de Grado de Maestría presentado a requerimiento del jurado en el Salón A-05 de la Facultad de Ciencias. **CUARTO:** Una vez concluida la sustentación correspondiente, el jurado interrogó a la aspirante sobre los diversos aspectos a que el Trabajo se refiere. **QUINTO:** Seguidamente el Presidente del Jurado invitó al público asistente a formular preguntas y observaciones sobre el Trabajo presentado. **SEXTO:** Una vez concluido el acto de presentación y discusión, el jurado procedió a su deliberación final y decidió aprobar el Trabajo de Grado de Maestría con mención Publicación.


Dr. Luis Daniel Llambí
Jurado (Tutor)


Dra. Teresa Schwarzkopf
Jurado




Dr. Juan Silva
Jurado


Dr. Fermín J Rada R
Jurado

*Para mi hijo Juan José,
mi mayor alegría*

Universidad de los Andes

Facultad de Ciencias

Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas

Postgrado en Ecología Tropical

**PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS
EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES
TROPICALES**

Trabajo presentado ante la universidad de los Andes como requisito parcial para
optar al grado de *Magister Scientiae* en Ecología tropical

JOHANNA MARIA PUENTES AGUILAR

TUTOR

LUIS DANIEL LLAMBI C.

COTUTOR

CARLOS GARCIA NUÑEZ

MERIDA-VENEZUELA

2010

**ESTA INVESTIGACION FUE REALIZADA EN EL MARCO DEL PROYECTO LEAF
“FROM LANDSCAPES TO ECOSYSTEMS: ACROSS SCALES FUNCTIONING IN
CHANGING ENVIRONMENTS” FINANCIADO POR EL INSTITUTO
INTERAMERICANO DE INVESTIGACIÓN EN CAMBIO CLIMÁTICO (IAI), Y CONTÓ
CON FINANCIAMIENTO ADICIONAL DEL CDCHT DE LA UNIVERSIDAD DE LOS
ANDES (PROYECTO C-1568-08-01-EM)**

AGRADECIMIENTOS

Primero que todo quiero agradecer especialmente a dos personas que guiaron este trabajo y que con sus constantes aportes hicieron posible la terminación del mismo, mis tutores, Luís Daniel Llámbi quién me orientó, acompañó y animó. Y Carlos García quien me apoyó y guió en todos los momentos que lo necesité.

Agradezco al IAI (Instituto Interamericano De Investigación En Cambio Global) por la financiación de este trabajo y la ayuda económica que me fue otorgada, dentro del marco del proyecto LEAF (From Landscapes To Ecosystems: Across-Scales Functioning In Changing Environments.) un agradecimiento especial a Guillermo Sarmiento, coordinador general del proyecto.

También quiero agradecer a Luís D. Llámbi el hecho de haberme apoyado para presentar esta investigación en el taller de Córdoba (Argentina del proyecto LEAF y en Paramundi “Vida en las alturas” (Loja, Ecuador).

A la universidad de los andes, especialmente al cdcht en la financiación del proyecto C-1568-08-01-EM y al consejo de estudios de postgrado por la ayuda económica brindada.

Muchas gracias al ICAE (Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas) por haberme permitido aprender de cada uno de ustedes, por sus enseñanzas, gracias. Gracias a todos los profesores del ICAE que día a día contribuyeron en mi aprendizaje.

A las personas que me colaboraron con los muestreos de campo a Johny Márquez, Williams Dugarte, a Adriana Morales gracias por su frescura y su alegría a Lirey Ramírez con quien realizamos varios de los muestreos, a Marcela Castañeda por su amistad. Un agradecimiento especial a Raphael Dulhoste y Carmen Azócar por su ayuda en laboratorio de ecofisiología.

Gracias a las personas que de una u otra forma me acompañaron durante mi estadía en este lindo país a Yrene Dávila, Harold, Hamlet, La Chilena, a la familia Rivas por acogerme en su hogar.

Bueno y finalmente, gracias a mi familia por su apoyo, a Julián y mi hijo Juan José por su espera y cariño.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	- 1 -
----------------------	--------------

CAPITULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL	- 4 -
---	--------------

1.1. EL LÍMITE ALTITUDINAL DE LOS BOSQUES (TREELINE)	- 4 -
1.1.1. Características generales	- 4 -
1.1.2. Factores que Afectan la Posición Altitudinal de la Línea de Árboles a Nivel Global ..	- 6 -
1.1.3. Factores Que Afectan La Posición Altitudinal De La Línea De Árboles En El Trópico .	- 7 -
1.2. JUSTIFICACIÓN	- 11 -
1.3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	- 12 -
1.4. OBJETIVO GENERAL	- 13 -
1.5. ÁREA DE ESTUDIO.....	- 15 -
1.5.2. ESPECIES SELECCIONADAS	- 18 -

BIBLIOGRAFIA	- 21 -
---------------------------	---------------

CAPÍTULO 2. DISTRIBUCIÓN Y ESTABLECIMIENTO DE DIPLOSTEPHIUM VENEZUELENSE CUATREC. Y CYBIANTHUS MARGINATUS BENTH.: PATRONES A DOS ESCALAS ESPACIALES DE ANÁLISIS	- 24 -
--	---------------

INTRODUCCIÓN	- 24 -
Objetivo específico 1.....	- 27 -
Objetivo específico 2.....	- 29 -
2.2. MÉTODOS.....	- 30 -
2.1.2. Transecta de Estudio	- 30 -
2.1.4. Supervivencia y Caracterización de la Vecindad Inmediata de Individuos de D. venezuelense.....	- 33 -
2.2. ANÁLISIS DE LOS DATOS.....	- 37 -
2.2.1. Análisis de las Densidades.....	- 37 -
2.2.2. Análisis de la Distribución de Clases de Tamaños de D. venezuelense y C. marginatus .	- 38 -
2.2.3. Análisis de las Condiciones Bióticas y Abióticas en la Vecindad Inmediata de Individuos de D. venezuelense	- 38 -
2.3. RESULTADOS.....	- 40 -
2.3.1. Densidad y Distribución de <i>Diplostephium venezuelense</i> Y <i>Cybianthus marginatus</i> a lo Largo del Gradiente Altitudinal	- 40 -
2.3.2. ESTRUCTURA DE TAMAÑOS DE POBLACIONES DE <i>DIPLOSTEPHIUM VENEZUELENSE</i> Y <i>CYBIANTHUS</i> <i>MARGINATUS</i>	- 43 -
2.3.3. Supervivencia y Caracterización de la Vecindad Inmediata de D. venezuelense.....	- 45 -
2.3.5.4. Caracterización del Sustrato en la Vecindad de Juveniles y Adultos de D. Venezuelense	- 51 -
2.3.5.5 Densidad de Juveniles Co-especificos en la Vecindad Inmediata de Juveniles de D. venezuelense.....	- 52 -

2.3.5.6. Análisis Multivariado Comparando la Estructura de la Comunidad en Parcelas al azar y en la Vecindad Inmediata de <i>D. venezuelense</i>	53 -
--	------

2.4. DISCUSIÓN- 57 -

2.4.1. DENSIDAD DE <i>Diplostephium venezuelense</i> y <i>Cybianthus marginatus</i>	57 -
2.4.2. Estructura de tamaños de poblaciones de <i>D. venezuelense</i> y <i>C. marginatus</i>	58 -
2.4.3. VECINDAD INMEDIATA DE <i>D. venezuelense</i>	60 -
BIBLIOGRAFÍA.....	66 -

CAPÍTULO 3. RESPUESTA A LAS BAJAS TEMPERATURAS Y LA RADIACIÓN EN LA FASE DE ESTABLECIMIENTO DE *DIPLOSTEPHIUM VENEZUELENSE* CUATREC Y *CYBIANTHUS MARGINATUS* BENTH.- 70 -

INTRODUCCIÓN	70 -
3.2. MÉTODOS.....	77 -
3.2.1. Variables microclimáticas.....	77 -
3.2.2. Temperatura de Congelamiento y Daño.	77 -
3.2.3. Efecto de cambios en los niveles de radiación sobre juveniles de <i>C. marginatus</i> y <i>D. venezuelense</i>	79 -
3.3. RESULTADOS.....	84 -
3.3.1. VARIABLES CLIMÁTICAS.....	84 -
3.3.2. Mecanismos de Resistencia a las Bajas Temperaturas	87 -
3.3.3. RESPUESTA A CAMBIOS EN LOS NIVELES DE RADIACIÓN SOLAR DE <i>D. venezuelense</i> Y <i>C. marginatus</i>	87 -
3.4. DISCUSIÓN.....	96 -
3.4.1. MICROCLIMA	96 -
3.4.2. TEMPERATURA DE CONGELAMIENTO Y DAÑO.....	96 -
3.4.3. RESPUESTA DE <i>D. venezuelense</i> y <i>C. marginatus</i> A LAS ALTAS RADIACIONES	98 -
BIBLIOGRAFIA.....	104 -

CAPITULO 4. DISCUSIÓN GENERAL- 108 -

4.1. PATRONES DE ESTABLECIMIENTO A ESCALA DEL PAISAJE Y LOCAL: IMPORTANCIA DE LAS INTERACCIONES LOCALES	109 -
4.2. PROCESOS ABIÓTICOS EN EL LÍMITE: TEMPERATURA Y RADIACIÓN	111 -
4.3. LA DINÁMICA DEL LÍMITE EN ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO	113 -
4.4. LIMITACIONES DE ESTE TRABAJO Y ÁREAS POSIBLES DE INVESTIGACION ABIERTAS.....	115 -

BIBLIOGRAFIA- 119 -

RESUMEN

La línea de árboles constituye uno de los más amplios y reconocidos ecotonos a nivel mundial. La altitud de este ecotono ha experimentado oscilaciones durante el pleistoceno, respondiendo a los cambios climáticos. Si bien su dinámica ha sido muy estudiada en zonas templadas, se han realizado pocos estudios en la zona tropical. En los Andes del Norte, el ecotono de la línea de árboles corresponde a la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo. En este estudio se analizaron los patrones de establecimiento de dos especies dominantes de plantas leñosas en la zona de transición entre el bosque y el páramo y su relación con posibles factores bióticos y abióticos reguladores de este proceso. Las dos especies estudiadas fueron *Diplostegium venezuelense* Cuatrec, una especie que se establece en la zona de páramo abierto y *Cybianthus marginatus* Benth, una especie que es dominante en el límite superior del bosque y que muestra una capacidad más limitada de establecerse en el páramo. El estudio partió de dos enfoques complementarios, el primero poblacional y el segundo ecofisiológico.

En el estudio poblacional se evaluó la densidad de individuos de las dos especies (en varias clases de tamaño) a lo largo del gradiente altitudinal desde los 3260m a 3550m y a una misma altitud en sitios de bosque, borde de bosque y páramo abierto. La densidad de *D. venezuelense*, fue mayor a los 3420m con mayores abundancias en la zona de páramo abierto y en zonas de borde de islas de bosque. *C. marginatus* presentó mayores densidades a 3350m con valores máximos en el interior del bosque y el borde de lenguas de bosques.

Por otra parte, mientras *D. venezuelense* tiene mayor densidad en los estadios juveniles en páramo y borde de bosque, *C. marginatus* tiene mayor densidad para los individuos adultos en el borde de bosque. También se evaluó la estructura de la comunidad vegetal y la cobertura de rocas en la vecindad inmediata de individuos juveniles y adultos de *D. venezuelense*, comparándola

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE
PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

con las condiciones promedio en el área de estudio. Esto permitió evaluar algunos aspectos del nicho local de regeneración de la especie. Para individuos juveniles se encontró que tres especies, *Lycopodium clavatum*, *Hypericum laricifolium* y *Disterigma empetrifolium* tienen coberturas significativamente mayores en la vecindad inmediata de los juveniles que en las micro-parcelas ubicadas al azar. Esto sugiere que estas especies pudieran actuar como facilitadoras del establecimiento de *D. venezuelense* en áreas de páramo abierto justo sobre el límite del bosque. Así mismo, la cobertura de rocas superficiales también resultó mayor en la vecindad de los juveniles.

Para ambas leñosas en estudio se evaluó la respuesta de juveniles a las bajas temperaturas y los altos niveles de radiación del páramo abierto (estudiando la respuesta de la fluorescencia de la clorofila a como indicador de procesos de fotoinhibición). Esto permitió evaluar la posible importancia de estos factores ambientales en limitar el establecimiento de leñosas por encima del límite del bosque. Se encontró que las dos especies son evasoras al congelamiento. Las hojas de juveniles de *D. venezuelense* y *C. marginatus* sobreenfrián a una temperatura entre -10 y -8 °C respectivamente, las cuales son muy inferiores a las temperaturas mínimas registradas en bosques y páramos cercanos a la altitud límite (-3 °C). Esto sugiere que las temperaturas congelantes no son, por si solas, determinantes en la posición de la línea de árboles de nuestra zona de estudio. Por otro lado, se encontró que en individuos juveniles de *D. venezuelense* establecidos en el páramo a los que se removió la cobertura de plantas vecinas, exponiéndolos a niveles más altos de radiación, mostraron tasas de supervivencia iguales a individuos control y no mostraron evidencias de procesos de fotoinhibición crónica de la fotosíntesis. Por el contrario, juveniles de *C. marginatus* transplantados desde el bosque al páramo abierto, mostraron tasas de mortalidad significativamente mayores que individuos control (transplantados pero mantenidos bajo la sombra del bosque). Así mismo, los individuos transplantados al páramo presentaron evidencias claras de fotoinhibición crónica de la fotosíntesis. Esta resistencia diferencial a la radiación de zonas abiertas de

páramo, pudiera contribuir a explicar su capacidad de establecerse más allá del límite continuo del bosque. Sugerimos entonces como hipótesis que la posición actual de la línea de árboles en el sitio estudiado, pudiera no desplazarse ascendiendo altitudinalmente de manera directamente proporcional con el incremento de la temperatura (inducido por el cambio climático), sino que en esta dinámica podrían estar actuando otros factores como la radiación solar, que limitan la tasa de avance de las leñosas y contribuyen a estabilizar su posición.

Palabras claves: Línea de árboles tropical, interacciones espaciales locales, estructura poblacional, dinámica de establecimiento, ecotono, nicho de regeneración, sobreenfriamiento, fotoinhibición.

CAPITULO I. INTRODUCCIÓN GENERAL

En este trabajo se analiza el establecimiento de dos especies leñosas en la zona de transición entre el bosque y el páramo en los Andes Venezolanos, a manera de contribuir a entender la dinámica de la vegetación en la línea de árboles tropical y entender algunos de los mecanismos que influyen en este proceso. En este primer capítulo se presentan, en primer lugar, los conceptos y características generales de la línea de árboles. Así mismo, se discuten los principales factores que influyen en la posición altitudinal de la misma a nivel global y en el trópico. Finalmente se presentan las preguntas de investigación, el objetivo general y la descripción del área de trabajo del presente estudio.

1.1. El Límite Altitudinal De Los Bosques (treeline)

1.1.1. Características generales

La línea de árboles (treeline) constituye uno de los más amplios y reconocidos ecotonos en comunidades de plantas (Slatyer & Noble, 1992). La definición de línea de árboles y los conceptos relacionados como línea de bosque, ecotono de la línea de árboles y límite de crecimiento arbóreo están sujetos a preferencias regionales y personales (Körner 1998). El límite altitudinal de los bosques, es llamado “*treeline*”, “*timberline*” o línea de bosque (Figura 1) (Körner & Paulsen 2004). La “línea de bosque” (*timberline*) se refiere al límite superior de bosque continuo, mientras que “línea de árboles” (*treeline* o *treelimit*, Wardle 1974, Körner 1999) generalmente se define como el límite altitudinal de las zonas o parches discontinuos de bosque. Finalmente el “límite de crecimiento arbóreo” o

línea de especies de árboles (*tree species line*) se refiere al límite del crecimiento de los árboles como individuos aislados. En estas zonas de transición es además común en muchas regiones templadas la forma de crecimiento *krumholtz* (zona de árboles retorcidos y de tamaño reducido). La zona entre la “línea del bosque” y el “límite de las especies arbóreas” es llamada “ecotono de la línea de árboles” (*treeline ecotone* o *kampfzone*, Slatyer & Noble, 1992) caracterizada por el incremento de arbustos y disminución de altura y densidad de árboles (Körner & Paulsen 2004). Para el propósito de esta investigación, la línea de árboles será definida como la línea que se encuentra conectando los parches de bosques altos, y la investigación se llevo a cabo, a lo largo del ecotono de la línea de árboles, que será definida como el área que se encuentra entre el bosque continuo (bosque páramero), pasando por la línea de árboles hasta alcanzar el límite de crecimiento arbóreo que es la zona donde se encuentran árboles aislados (Figura 1). Parches de bosques más allá de lo que definimos como límite de crecimiento arbóreo también se encuentran a lo largo de los Andes, generalmente asociados a condiciones geomorfológicas y microambientales particulares, como los dominados por el género *Polylepis* (Rosaceae). Sin embargo, estos parches de bosque no serán considerados dentro de este estudio, por encontrarse fuera del ecotono de la línea de árboles.

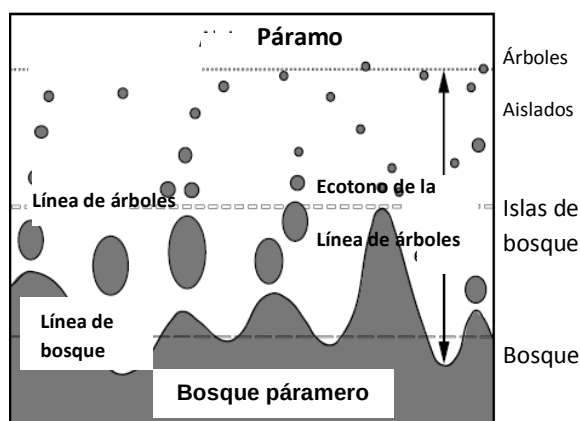


Figura 1. Representación del ecotono de la línea de árboles y terminología utilizada en este estudio (Tomada de Körner & Paulsen 2004), también utilizada por: Wardle 1974, Slatyer & Noble 1992, Körner 1998, Körner 1999 y Körner & Paulsen 2004.

1.1.2. Factores que Afectan la Posición Altitudinal de la Línea de Árboles a Nivel Global

A nivel mundial, a medida que aumenta la latitud y altitud, los cambios más evidentes son: disminución de la temperatura y menor duración de la estación de crecimiento (Körner 1999). La línea de árboles se encuentra a menores altitudes a medida que aumenta la latitud. La mayor altitud se presenta entre los 32°N y los 20°S. Dentro de este rango máximo la altitud de la línea de árboles no cambia significativamente con la latitud demostrando que no hay una correlación estricta entre la altitud de la línea de árboles tropical y la latitud (Fig. 2) (Körner 1998). Tranquillini (1979) indica que la temperatura puede determinar la distribución altitudinal de los árboles: afectando su supervivencia como resultado del congelamiento o disminuyendo la tasa de fotosíntesis, pero existen varios interrogantes sobre cómo la temperatura limita el establecimiento o el crecimiento.

A escala global, la altitud de la línea de árboles coincide con la altitud de la isoterma de la temperatura media del aire durante la estación de crecimiento de 5.5°C-7.5°C (Körner 1998); la altitud también se encuentra asociada con una temperatura media del suelo durante la estación de crecimiento de 6.7°C (± 0.8). La temperatura media del suelo de la estación de crecimiento es más alta en la línea de árboles de la zona templada y mediterránea (7°C-8°C), seguida por la línea de árboles sub-ártica y boreal (6°C-7°C), localizándose la menor temperatura en la línea de árboles ecuatorial (5°C-6°C). Por otro lado, la temperatura promedio del aire es generalmente mayor inmediatamente fuera del bosque que dentro de este (Azócar & Monasterio 1980, Körner & Paulsen 2004), pero la amplitud de variación entre la temperatura mínima y máxima es mayor fuera del bosque mientras que dentro hay menores fluctuaciones.

A nivel mundial también se reporta que la posición de la línea de árboles se encuentra influenciada por la diferencia de taxones dominantes y el uso humano del paisaje, que en muchos casos, limita el establecimiento de árboles (Körner & Paulsen 2004). Por ejemplo, en áreas templadas en la actualidad hay informes de colonización sobre la vegetación alpina por parte de vegetación arbórea debida al descenso de la presión de pastoreo, aumentando así la altitud de la línea de árboles (Camarero & Gutiérrez 1999, French y col. 1997).

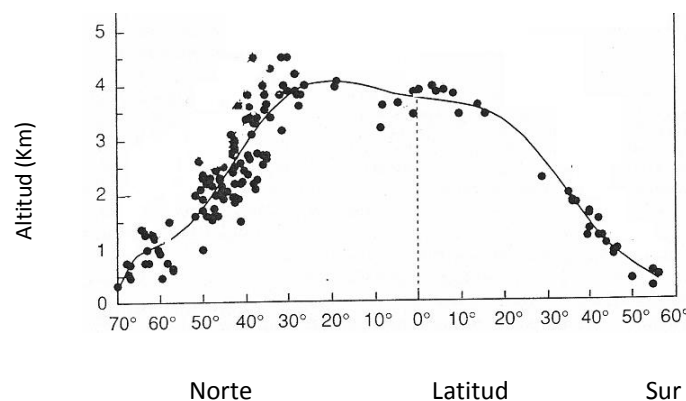


Figura 2. Posición latitudinal de la línea de árboles (Tomado de Körner 1999).

1.1.3. Factores Que Afectan La Posición Altitudinal De La Línea De Árboles En El Trópico

Las zonas montañosas tropicales difieren de las zonas templadas en que: Las fluctuaciones diarias de temperatura son más amplias que las fluctuaciones estacionales; no existe una estación de crecimiento claramente definida; en las mayores altitudes el congelamiento puede ocurrir cualquier día del año; los árboles no entran en latencia (Körner 1999); los vientos son generalmente suaves; la caída de nieve es rara y su acumulación no ocurre (Sarmiento 1986, Smith & Young 1987). En las montañas tropicales el gradiente altotérmico está

representado por una disminución de la temperatura media cercana a los 0,6°C por cada 100m de elevación (Rundel 1994). La temperatura media del aire y suelo es menor debajo del bosque que en el páramo justo por encima de la línea de árboles. Además, las diferencias térmicas entre el día y la noche son más pronunciadas en el páramo, debido a que el interior del bosque está protegido por el dosel de la radiación, manteniendo una temperatura relativamente constante y baja (Monasterio & Reyes 1980, Bader y col 2007a). Por otro lado, en la alta montaña tropical, los niveles de radiación solar son relativamente altos y constantes a lo largo del ciclo anual (Sarmiento 1986, Rundel 1994). Cadwell y col. (1980) reportan que en los páramos de Los Andes del Norte se puede recibir una radiación de rayos UB-V cerca de 6 veces mayor a la radiación máxima recibida en los polos.

En los Andes del Norte el ecotono de la línea de árboles corresponde con la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo. Cuatrecasas (1968) y Van der Hammen & Cleef (1986) denominan esta faja como subpáramo arbolado o simplemente subpáramo, con rangos altitudinales de 3000 a 3400m para Ecuador y Venezuela, y de 3000 a 3500m para Colombia. Esta faja también ha sido llamada sector de transición entre el piso altitudinal subalpino y el piso altitudinal montano. Cañadas (1992) lo califica como piso altitudinal montano, formación de bosque muy húmedo montano, subformación ceja de páramo, con un rango altitudinal entre 3200m a 3600m. Sarmiento y col. (1971) y Monasterio (1980) consideran a este sector como el ecotono entre el piso andino (páramo) y el piso subandino (selva nublada montana), ubicado a una altitud entre 3000 a 3100m en Venezuela, reconociendo la presencia de un tipo de vegetación específico: el bosque paramero, caracterizado por la presencia de géneros como *Libanothamnus*, *Weinmannia*, *Roupala*, *Gaultheria*, *Vaccinum*, *Drymis* y *Hesperomeles*.

En el ecotono de la línea de árboles tropical, Körner & Paulsen (2004) reportan que la temperatura media del suelo en la estación de crecimiento está entre 4.5°C a 6.7°C, mientras que Bader y col (2007 A) en Ecuador encontraron que las temperaturas medias del suelo están entre 6°C a 8 °C, lo que podría indicar que la línea de árboles en los trópicos Andinos esta situada por debajo de su altitud climática potencial. Adicionalmente Bader y col (2007 A) encontraron que esta zona de transición, en algunos sitios estudiados, es abrupta lo que según estos autores sugiere un origen antrópico. Sarmiento (2002) argumenta que la presencia de árboles a gran elevación en laderas remotas de cordilleras aisladas en los Andes Ecuatorianos es evidencia de una formación boscosa clímax y robusta en el pasado, que son remanentes o retazos de lo que alguna vez fue una matriz continua de bosque. Así mismo, evidencia de la detención del ascenso del bosque hacia el páramo debido a la intervención antrópica es reportada por Wille y col. (2002) en Ecuador, quienes plantean que si el bosque desaparece por impacto humano, las gramíneas de páramo por encima de la línea de bosque tienden a colonizar el área por lo que el páramo se extiende a menor altitud que en condiciones naturales (cerca de 200 m para la zona estudiada por ellos en Ecuador).

La posición actual de la línea de árboles en el trópico también se encuentra influenciada por el clima del pasado. La altitud de la línea de árboles tuvo oscilaciones durante el Pleistoceno y Holoceno con periodos calientes y fríos (Van der Hammen & Cleef 1986). En los Andes tropicales durante los periodos glaciales la línea de bosque descendió a altitudes entre 600m a 800m menores que las actuales. En la mitad del Holoceno entre 7000 y 5000 años antes del presente, aumentó la temperatura. En Ecuador, durante este periodo, la línea de bosque ascendió hasta posiciones mayores a las actuales (di Pascuale y col. 2007) pero nunca fue mayor a 200m que la actual (Lauer 1988, en Körner 1999). Estas oscilaciones altitudinales pueden indicar que la línea de bosque, la línea de árboles y el ecotono de la línea de árboles responden a los cambios climáticos, teniendo efectos sobre la distribución de las especies y el funcionamiento de los

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE
PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

ecosistemas. Se espera que la línea de árboles cambie ascendiendo cuando las temperaturas aumenten y descienda cuando las temperaturas disminuyan, pues un aumento en la temperatura mínima absoluta, podría dar lugar a la colonización de especies menos resistentes al estrés inducido por bajas temperaturas, provenientes de altitudes menores (Körner 1998).

Por otro lado, se ha planteado que la línea de árboles no cambiará de manera paralela con el cambio de la temperatura debido a que en una escala regional la línea de árboles no coincide con una simple isoterma, siendo controlada por varios factores como: sustrato, clima, uso del paisaje y disturbios (Holtmeier & Broll 2005). Además, la vegetación puede controlar sus límites modificando las condiciones locales (Noble & Slatyer 1992), ejerciendo una retroalimentación positiva que pudiera contribuir a estabilizar el límite (Bader y col. 2007b, Wiegand y col 2006). Finalmente, los procesos de dispersión y establecimiento de árboles más allá de la línea de árboles tienen una influencia clave sobre las tasas de avance del bosque luego de un cambio climático.

En síntesis, algunos de los factores que se ha propuesto pudieran influir en la posición de la línea de árboles son: a) las temperaturas extremas: principalmente las bajas temperaturas pudieran influir en la posición de la línea de árboles, bien sea porque las especies no poseen mecanismos de resistencia a bajas temperaturas o por un balance de carbono negativo (Tranquillini 1979); b) bajas temperaturas nocturnas seguidas por alta radiación solar pueden causar fotoinhibición, limitando el establecimiento de las especies arbóreas en el páramo (Bader y col 2007b); c) los procesos ecológicos que controlan la formación de patrones espaciales y la dinámica de la vegetación parecen funcionar por medio de retroalimentaciones positivas entre la vegetación y su ambiente (Beckker 2005; Bader y col 2007a); d) la influencia humana, especialmente la quema y el pastoreo, que afectan negativamente el establecimiento de los árboles y favorecen algunas especies del páramo (Wille y col 2002, Sarmiento 2002); e) características de las especies en cuanto a su

habilidad de dispersión, viabilidad de semillas con el incremento de la altitud (Cuevas 2002) y el efecto de las interacciones con la vegetación alpina en el establecimiento (facilitación y/o competencia) (Callaway 1995, Choler y col 2001, Pugnaire & Luque 2001,).

1.2. JUSTIFICACIÓN

La investigación sobre el límite arbóreo ha sido realizada principalmente en zonas templadas. Sin embargo, existe poca información para zonas tropicales (Körner 1998). Un estudio importante en cuanto a los factores que determinan el establecimiento la línea de árboles en el trópico es el trabajo de Bader (2007), que evaluó los procesos ecológicos que controlan la formación de patrones espaciales y la dinámica de la vegetación en este límite. En Venezuela, los estudios en la alta montaña se han tenido dos enfoques, el primero hacia la descripción de la estructura de la vegetación a lo largo del gradiente altitudinal: a) El trabajo de Berg & Suchi (2001), quienes realizaron un inventario florístico y describieron las comunidades vegetales en los páramos de La Aguada (3452m), La Fría y Pico Espejo (4765m), con base en la composición y aspectos de la estructura de la vegetación de 19 comunidades de la vegetación zonal y cuatro de la vegetación azonal; b) El trabajo realizado por Yáñez (1998), quien registra la variación florística entre el páramo y la selva nublada a lo largo de una transecta entre los 3600 hasta los 2850 msnm hacia el lado Sur de la Estación «La Aguada» del Teleférico de Mérida. Este autor encontró 287 especies de plantas vasculares terrestres, correspondientes a 69 familias botánicas, donde el mayor número de especies se registró en la zona de transición páramo-selva nublada.

El segundo enfoque se ha basado en el estudio de las adaptaciones ecofisiológicas de las especies leñosas presentes en pequeños refugios boscosos por encima del límite del bosque, de los cuales cabe resaltar los trabajos

realizados en *Polylepis sericea* (Rada y col 1985, Rada y col 1992, Rada y col. 1996, Rada y col 2009).

Debido al desconocimiento de la dinámica de la línea de árboles en el trópico actualmente en Venezuela se está realizando el proyecto LEAF (*From Landscape to Ecosystems: Across-scales functioning in changing environments*), un proyecto internacional financiado por el Instituto Interamericano de Investigación en Cambio Global (IAI). En Venezuela, el proyecto se ha planteado analizar comparativamente el comportamiento de dos ecosistemas contrastantes: el bosque paramero y el páramo, así como el posible desplazamiento de sus límites en diferentes escenarios de cambio climático. Por lo tanto, en el marco de este proyecto, es fundamental analizar el establecimiento de especies leñosas en áreas de páramo y los factores bióticos y abióticos que lo determinan, lo cual puede aportar elementos para analizar si el aumento de la temperatura producto del cambio climático global tenderá a generar condiciones favorables para el establecimiento de las especies arbóreas.

1.3. PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Debido al desconocimiento de la dinámica del establecimiento de especies leñosas en líneas de árboles en el trópico y de los posibles factores que pueden estar determinando la altitud de la zona de transición entre el bosque paramero y el páramo, nos planteamos la siguiente pregunta principal de investigación: ***¿Cuáles pudieran ser algunos de los factores bióticos y abióticos afectan el establecimiento de leñosas en el limite entre el bosque paramero y el páramo?***

Para aproximarnos a responder esta pregunta, seleccionamos dos especies dominantes a lo largo de la línea de árboles: una especie que se establece preferentemente en el páramo abierto, *Diplostegium venezuelense* Cuatrec; y una que se establece preferentemente dentro del bosque y que muestra baja abundancia en el páramo, *Cybianthus marginatus* Benth (Ramírez 2008). A partir

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

de la pregunta principal, nos planteamos otra serie de preguntas que están enfocadas hacia dos temas centrales, el primero: un estudio de los patrones de distribución y establecimiento a nivel poblacional de las dos especies; y el segundo, hacia los mecanismos ecofisiológicos y estrategias adaptativas frente a factores ambientales que pudieran ser importantes para el establecimiento de leñosas en la línea de árboles tropical, como son la temperatura y la radiación (ver Figura 3).

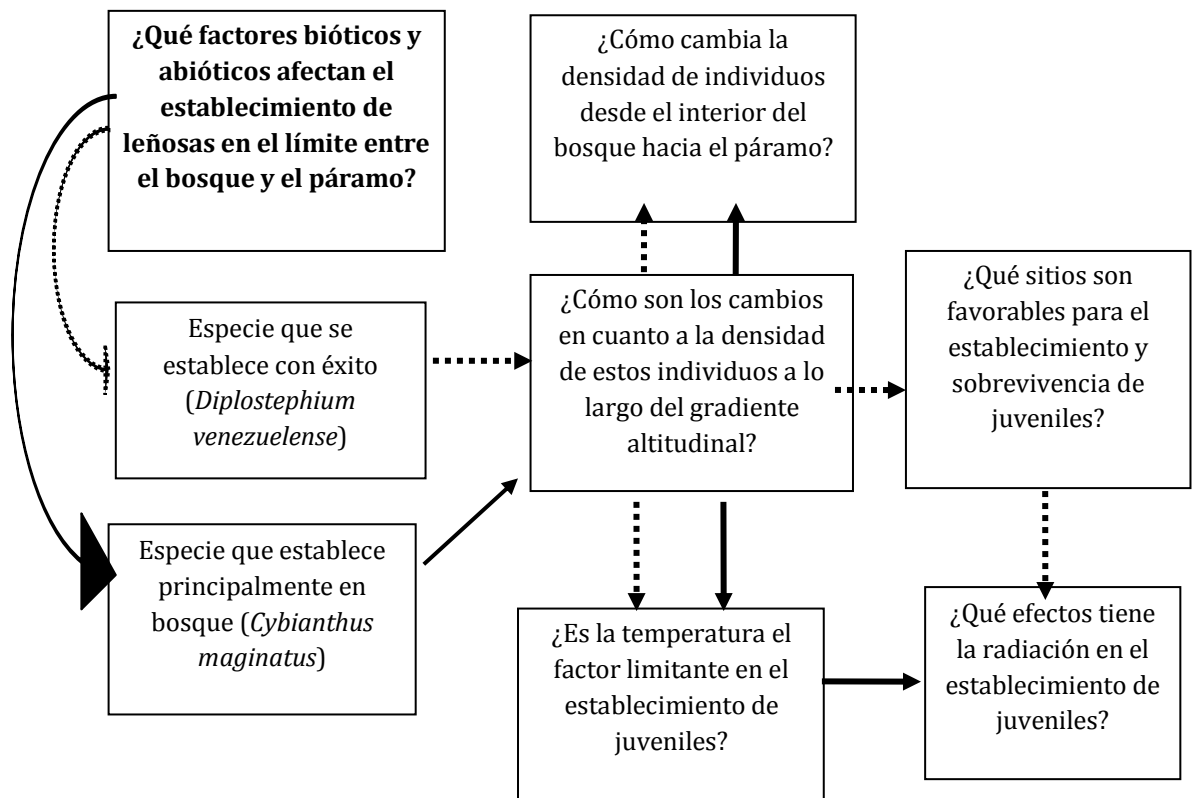


Figura 3. Preguntas de investigación. Las flechas completas indican las preguntas de investigación planteadas para la especie que no se establece en el páramo (*Cybianthus marginatus*); las flechas punteadas indican las preguntas de investigación planteadas para la especie que si se logra establecer (*Diplostephium venezuelense*).

1.4. OBJETIVO GENERAL

Analizar los patrones de establecimiento de dos especies dominantes de plantas leñosas en la zona de transición entre el bosque y el páramo y su relación con

posibles factores bióticos y abióticos reguladores de este proceso, como un aporte al análisis y comprensión de la dinámica del límite altitudinal de los bosques en los Andes Tropicales.

1.5. ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en el Parque Nacional Sierra Nevada, en la Cordillera de Mérida (Mérida, Venezuela), en la zona ubicada entre la estación La Aguada del Sistema Teleférico de Mérida y la Laguna La Fría. Los registros pluviométricos para las tres estaciones del teleférico (La Montaña 2442m, La Aguada 3452m, y Loma Redonda 4045m) corresponden a un sector catalogado climatológicamente como “clima de páramo muy húmedo” (Andressen & Ponte 1973) y como el sector más húmedo de los páramos de Venezuela (Monasterio & Reyes 1980). Para la estación La Aguada el régimen de temperaturas es isotérmico con una temperatura media anual de 7.1°C y una precipitación de 1811 mm. Según el estudio de Monasterio y Reyes (1980) en La Aguada se presentaron 3 días de heladas durante el año 1970. Yáñez (1998) reportó una temperatura media de 7 °C a 9 °C y mínimas oscilando entre 3 °C y 6 °C. En la Tabla 1, se presentan los promedios anuales de temperatura y el monto total de precipitación en estas estaciones del sistema teleférico de Mérida. En la figura 4 a, b y c, se encuentran los climadiagramas presentados por Monasterio & Reyes (1980) en tres de las estaciones.

Tabla 1. Datos climáticos en las estaciones del teleférico ubicadas en la Sierra Nevada de Mérida (Monasterio & Reyes, 1980)

Localidad	Altitud (m)	Temperatura Media (°C)	Precipitación (mm)	Cuenca Hidrográfica	Régimen de Precipitación
La montaña	2442	12,9	2280	Chama	Bimodal
La Aguada	3452	7,1	1811	Chama	Bimodal
Loma Redonda	4045	3,0	1553	Chama	Unimodal

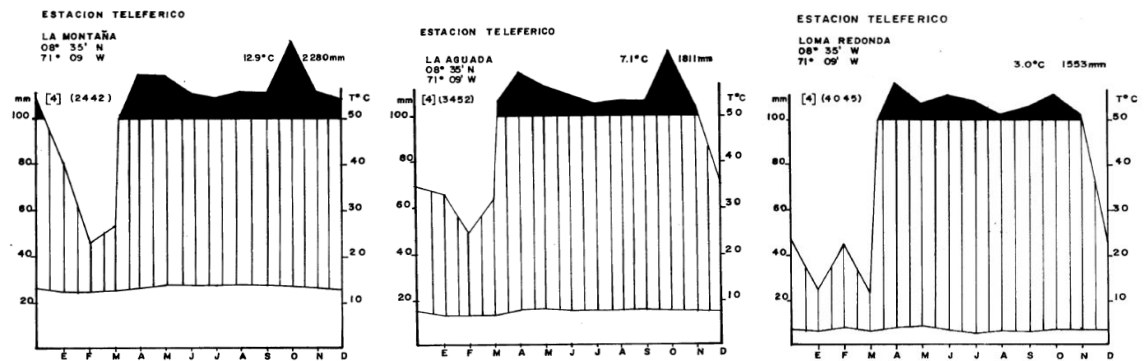


Figura 4. Climadiagramas de La Montaña (A), la Aguada (B) y Loma Redonda (C). En cada climadiagrama se indica: a la izquierda la localización geográfica, número de años de registros climatológicos (4), altitud (2242m, 3452m y 4045m), a la derecha la temperatura media anual y la precipitación media anual (Fuente: Monasterio & Reyes, 1980).

En la zona de estudio, según lo reportado por Arzac (2008), en base a los datos colectados por las estaciones microclimáticas establecidas en la zona adyacente a la estación La Aguada por el proyecto LEAF, ocurre un pico en los valores de radiación cerca del mediodía. A 3.500 m de altitud, la ladera de exposición Oeste recibe mayor cantidad de radiación (cerca de 900W/m^2 en horas del medio día) que las laderas de exposición Noroeste y Norte.

Los suelos de la zona de estudio son principalmente inceptisoles y entisoles, con una textura franco-arenosa, pH ácido, baja capacidad de intercambio catiónico y porcentaje de saturación de bases, pero un alto contenido de materia orgánica y nitrógeno total (Acevedo y Sarmiento, datos no publicados).

1.5.1. Vegetación y uso de la tierra

Según Monasterio & Reyes (1980) en los páramos del sector La Aguada los pajonales-rosetales y arbustales parameros constituyen la vegetación más importante. Según el estudio realizado por Yáñez (1998), la vegetación de la zona de estudio en la estación La Aguada a lo largo de la transición Selva Nublada - Páramo tiene 287 especies de plantas vasculares terrestres, correspondientes a 69 familias botánicas. El número de especies tiende a ser mayor en el Sector de Transición Páramo-Selva Nublada.

En el mismo sitio en el que se llevo a cabo este estudio, Ramírez (2008) realizó un estudio de vegetación a lo largo del gradiente altitudinal (en el marco del proyecto LEAF) y encontró para el estrato arbóreo y herbáceo 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 (con 8% cada una), Ciperaceae (7%) y Melastomataceae (6%).

Para el estrato arbóreo Ramírez (2008) reporta una disminución progresiva del número de especies leñosas a medida que se aumenta en altitud. En los páramos abiertos, encontró también una disminución del número de especies leñosas desde los páramos de menor altitud (8 especies de árboles y arbustos) hasta los páramos de mayor altitud (1 especie, *Chaetolepis lindeniana*). En el caso de los bosques a 3260 m, se observan cuatro especies dominantes: *Psammisia penduliflora* (Dunal) Klotzsch, *Miconia tinifolia* Naudin, *Libanothamnus neriifolius* (Sch. Bip.) Ernst y *Cybianthus marginatus* (Benth.) Pipoly. Dichas especies muestran valores relativamente similares de densidad de individuos. En las lenguas de bosque a 3330 m se observa claramente que *C. marginatus* es el árbol dominante. En las islas de bosque a 3420 m, *Diplostephium venezuelense* Cuatrec y *Vaccinium meridionale* Sw. son las especies con mayor densidad de individuos, seguidamente *C. marginatus* y *Hesperomeles ferruginea* (Pers.) Benth.

Dada la ubicación de la transecta dentro del Parque Nacional Sierra Nevada, el uso actual de la tierra está restringido a un pastoreo extensivo de ganado principalmente vacuno, con una muy baja carga animal (no existen evidencias de sobre-pastoreo). En la zona no se observa ninguna evidencia directa de la ocurrencia de quemados recientes, pero es posible que estas ocurrieran en el pasado, sobre todo antes de la declaratoria del parque (1952). Las parcelas de trabajo estaban ubicadas en una zona poco accesible, por lo menos 300 m por debajo del camino que comunica la estación de teleférico de La Aguada con la Laguna La Fría. Este es un camino poco transitado por excursionistas, por lo que los efectos de la actividad turística deben ser mínimos.

1.5.2. Especies seleccionadas

1.5.2.1. *Diplostephium venezuelense* Cuatrec.

Especie perteneciente a la familia Asteraceae. Es una leñosa de aproximadamente 1-2 m de alto, ramitas terminales color grisáceo tomentosas, ramas viejas más o menos glabras. Hojas alternas, sésiles, agrupadas en el extremo de las ramas, lineal elípticas, de 2-3,5cm de largo y 2-2,8cm de ancho, enteras y revolutas, nervio central pronunciado, hojas lanosas hasta la vejez, pelos glandulosos en las hojas (León, 1991). Se encuentra presente desde Venezuela hasta Ecuador desde los 2700m hasta los 4050m (Briceño & Morillo 2002). En Venezuela, en el extremo superior de su distribución altitudinal se encuentra asociada a bosques de *Polylepis sericea* Weed (León, 1991). Según Yáñez (1998), en el sector de la estación La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, es una de las especies más frecuentes en la zona de transición bosque-páramo con un punto óptimo altitudinal de 3362m±130, que correspondería a un óptimo de temperatura media de 7.3°C± 0,81. En el estudio realizado por Ramírez (2008) a lo largo de la transecta estudiada, *D. venezuelense* aparece

como leñosa dominante en los páramos abiertos a menor altitud (3330); disminuye su densidad a lo largo del gradiente altitudinal y está ausente en los páramos de mayor altitud (3550m). Se encontró en los bosques a 3260 m como una especie rara, pero es la especie dominante en las islas de bosque a 3420 m y en los bordes de contacto bosque-páramo. En su rango máximo de distribución ha sido reportada dentro de los bosques de *Polylepis*.

Los arbustos o pequeños árboles del género *Diplostephium* son típicos del límite bosque páramo, y las especies pertenecientes a este género están distribuidas en zonas altas desde los Andes de Venezuela hasta el norte de Chile y una especie en Costa Rica. Según Vander Hammen & Cleff (1986), el género es un elemento de origen neotropical que pudo haber llegado a los páramos de latitudes sureñas; en el cual, las especies arbóreas primitivas se encuentran en bosque altoandino y subparamo, mientras que los miembros más recientes, en términos evolutivos, son más numerosos en los páramos de mayor altitud. En Ecuador, Bader y col (2007a) reportan que las plántulas de este género son comunes en las áreas de páramo abierto inmediatamente por encima de los bosques.

1.5.2.2. *Cybianthus marginatus* Benth.

Árbol perteneciente a la familia Mirsinaceae. También es conocida como *Grammadenia alpina* Mez, *G. marginata* Benth y *G. hexasperma* Pittier (Yáñez 1998). Se encuentra distribuida en Colombia, Ecuador y Venezuela. En Venezuela se reporta desde los 2800m hasta los 3700m y es típica del bosque paramero (Briceño & Morillo 2002). En el Sector La Aguada de la Sierra Nevada de Mérida, es una especie de la transición bosque-páramo con un punto óptimo altitudinal de 3158 ± 151 m que corresponde a un óptimo de temperatura promedio de $8.5 \pm 0,93$ °C (Yáñez 1998). Ramírez (2008) la reporta como la especie dominante en las lenguas de bosque a 3330 m, y sigue estando presente dentro de las pequeñas islas de bosque a mayor altitud. En los bordes de las lenguas de

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

bosque a 3330m es una de las especies abundantes, pero a los 3420m en los bordes de bosque se encuentra como una especie rara. En zonas de páramo abierto se encontró en muy bajas densidades a 3330m, estando ausente en páramos a mayores altitudes.

BIBLIOGRAFIA

- Andressen R. & 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.
- Azócar A. & M Monasterio. 1980, Estudio de la variabilidad meso y micro climática en el Páramo de Mucubají. En: Monasterio M. (Ed). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela: 225-262
- Bader M., Rietkerk Y. & A Bregt. 2007a. Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 39:353–364
- Bader M, Geloof, Y. & Y., Rietkerk. 2007b. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology*, 191: 33-45
- Beckker M. 2005. Positive feedback between tree establishment and patterns of subalpine forest advancement, Glacier National Park, Montana, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37: 97–107
- Berg A. & S Suchi. 2001. La vegetación de los páramos La Aguada, La Fría y Espejo en los Andes Venezolanos. *Plántula*, 3: 47-64
- Briceño B. & G Morillo. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledoneas (Magnoliopsida). *Acta Botánica Venezolana*, 25: 1-46
- Cadwell M., Robberecht R. & W Billings. 1980. A steep latitudinal gradient of solar ultraviolet-B radiation in the arctic alpine zones. *Ecology*, 61: 600-611
- Callaway R. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review*, 61: 306-349.
- Camarero J. & E Gutiérrez. 1999. Patrón espacial de un ecotono bosque subalpino-pastos alpinos (Las Cutas, Ordesa, Pirineos Centrales). *Invest. Agr. Sist. Recur. For*, 8: 171-205
- Cañadas L. 1992. Reserva ecológica El Ángel: Delimitación y diagnóstico del área. Ministerio de agricultura y ganadería. Quito. Ecuador
- Choler P., Michalet R. & R. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Journal of Ecology*, 82: 3295-3308.
- Cuatrecasas J. 1968. Páramo vegetation and its life forms. *College of Geography*, 9:163-186
- Cuevas J. 2002 Episodic regeneration at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra de Fuego, Chile. *Ecology*, 90:52-60

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

- Di Pascuale G., Marziano M., Impagliazzo S., Carmine L., De Natale A. & M. Bader. 2007. The Holocene treeline in the Northern Andes (Ecuador): First evidence of soil charcoal. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 39: 353–364
- French D., Miller G. & R. Cummins. 1997. Recent development of high-altitude *Pinus sylvestris* scrub in the northern Cairngorm Mountains, Scotland. *Biological conservation*, 79:133-144.
- Holtmeier F. & G. Broll. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 395-410
- Körner Ch. & J. Paulsen. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31: 713–732
- Körner Ch. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115:445-459
- Körner Ch. 1999. Alpine plant life. Foundation plant ecology of high mountain ecology stem. Springer. Germany.
- León Y. 1991. Estudio de la vegetación vascular de tres bosques de *Polylepis sericea* Weed : ubicados en la Sierra Nevada de Mérida. Tesis de licenciatura en Biología. Universidad de los Andes, Mérida. Venezuela
- Monasterio M. 1980, Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En Monasterio, M. (Ed). *Estudios ecológicos en los páramos andinos*. Editorial 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: M. Monasterio (Ed): *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Editorial de la Universidad de Los Andes, Mérida, pp. 47-91.
- Pugnaire F. & M. Luque. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93: 42-49.
- Rada F., Goldstein G., Azócar A., & F Meinzer. 1985. Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany* 36(167): 989-1000
- Rada F., González J. Azócar A., Briceño B. & Jaimez, R. 1992. Net photosynthesis-leaf temperature relations in plant species with different height along an altitudinal gradient. *Acta Oecologica* 13(5): 535-542
- Rada F., Azócar A., González J., Briceño B. & García-Núñez, C. 1996. Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical tree-line species. *Trees* 10: 218-222.
- Rada F; García-Núñez C & S. Rangel. 2009. Low temperature resistance in saplings and ramets of *Polylepis sericea* in the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica*, 35: 5, 610-613.
- Ramírez L. 2008. Estructura de la vegetación en la zona de transición entre el bosque y el páramo en la sierra Nevada de Mérida. Trabajo especial de Grado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.

- Rundel P. 1994. Tropical alpine climates. En: Rundel P., Smith A. & F. Meinzer (Eds). *Tropical alpine environments. Plant form and function*. Cambridge University press, 21-44 pp.
- Sarmiento F. 2002. Impulsores de cambio del paisaje: dinámica de las líneas de árboles en la montología neotropical. *Ecotropicos*, 15:129-146.
- Sarmiento G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier F., Monasterio M. (Eds). *High Altitude Tropical Biogeography*, Oxford University Press, Oxford, pp. 11-45
- Sarmiento G., Monasterio M., Azócar A., Castellano E. & J. Silva. 1971. Vegetación integral de las cuencas de los ríos Chama y Capazón. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.
- Slatyer R. & I. Noble. 1992. Dynamics of montane treelines. En: Hansen A. & F. Di Castri (Eds). *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows*. Springer New York. 346- 359.
- Smith A. & T. Young. 1987. Tropical alpine plant ecology. *Annual Review Ecology and Systematic*, 18:137-158
- Tranquillini W. 1979. Physiological ecology of the alpine treeline: tree existence in the high altitudes with special reference to the European Alps. Springer-Verlag. Berlin.
- Van Der Hammen T & A. Cleef. 1986. Development of high andean páramo flora and vegetation. En: Vuilleumier F. y Monasterio M. (Eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford. 153-201 pp.
- Wardle P. 1974. Alpine timberlines. En: Ives JD. Barry R. G. (Eds). *Arctic and Alpine Environments*. Methuen, Londres, 370-402
- Wiegand H., Camarero J., Rüger N & E. Gutiérrez. 2006. Abrupt population changes in treeline ecotones along smooth gradients. *Journal of Ecology* 94, 880–892
- Wille M., Hooghiemstra H., Hofstede R., Fehse J. & J. Sevenik. 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
- Yáñez A. 1998. Análisis de la distribución de especies vegetales a lo largo de un gradiente altitudinal páramo-selva nublada del parque nacional Sierra Nevada, Venezuela. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela

CAPÍTULO 2. DISTRIBUCIÓN Y ESTABLECIMIENTO DE *Diplostephium venezuelense* Cuatrec. Y *Cybianthus marginatus* Benth.: PATRONES A DOS ESCALAS ESPACIALES DE ANÁLISIS

INTRODUCCIÓN

La fase de establecimiento de plántulas es un factor crítico para la persistencia de poblaciones vegetales y puede influenciar la distribución y abundancia de las especies. La presencia y densidad de plántulas depende no sólo de la disponibilidad de las semillas sino también de la frecuencia de “sitios seguros” ofrecidos por el ambiente (Harper 1977). Estos sitios seguros pueden estudiarse analizando la distribución espacial local de las plántulas, porque la supervivencia y crecimiento de las plantas es influenciada por la interacción con otras plantas y condiciones ambientales en la vecindad inmediata alrededor de un individuo (“*el punto de vista de la planta*” de Turkington & Harper 1979); cada planta en una población experimenta un microambiente más o menos único que ejerce una gran influencia sobre su desempeño y supervivencia. Generalmente, el tamaño, la distancia, la disposición espacial y la identidad de los vecinos difieren de otras

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

plantas (Hutchings, 1997) teniendo las condiciones locales bióticas y abióticas gran impacto sobre la dinámica y estructura de las poblaciones de plantas. Por ejemplo, la agregación espacial local de individuos coespecíficos y heteroespecíficos puede resultar en una mayor intensidad de interacciones positivas y negativas de facilitación y competencia. La segregación espacial puede producir un efecto opuesto. Tales interacciones pueden cambiar a su vez la estructura espacial de la comunidad. Así por ejemplo, una intensa competencia interespecifica tendería a producir segregación espacial de heteroespecíficos, mientras que la reproducción y dispersión local tendería a incrementar la agregación de coespecíficos (Janzen 1970; Llambí 2002).

Grime (1979) propone que la competencia es un factor importante en comunidades de plantas donde la producción primaria es alta mientras que la *facilitación* puede ser más importante en ambientes estresantes debido a que la vegetación vecina puede mejorar el ambiente físico local para permitir el establecimiento de las plántulas (Choler y col. 2001, Urbanska 1997, Callaway 1995). Las interacciones positivas pueden a su vez influenciar los patrones espaciales y estructura de la comunidad promoviendo la coexistencia (Maher y col. 2005, Bader y col. 2007 A).

Por otro lado, estudios poblacionales como el análisis de las estructuras de edades y/o tamaños a lo largo de gradientes espaciales y temporales pueden ayudar a entender los procesos que determinan la dinámica poblacional y los factores que controlan los patrones espaciales (Wiegand y col. 2006). En este sentido, la estructura demográfica de una población de plantas es el reflejo de las oportunidades del pasado y presente para el establecimiento, supervivencia y reproducción (Hutchings, 1997).

Estudios en la línea de árboles en sistemas templados han analizado la importancia de las interacciones entre especies en el proceso de establecimiento de leñosas. Camarero & Gutiérrez (1999) y Camarero y col. (2000) reportan que los árboles enanos o “*krummholz*” pueden proteger sus plántulas de las duras

condiciones climáticas en el ecotono, lo cual es un indicio de facilitación intraespecífica. Por ejemplo, los adultos modifican su microambiente y el de plántulas vecinas, aumentando la supervivencia de plántulas de *Pinus uncinata* en los Pirineos. Para *Pinus sylvestris*, una especie que ha ido colonizando la alta montaña en Escocia, French y col. (1997) reportan que los factores que afectan la colonización en la línea de árboles incluyen la distancia del bosque (principal fuente de semillas) y la vegetación presente en la zona alpina (tipo y altura de heteroespecíficos). En *Pinus mugo*, la especie más importante que coloniza pasturas abandonadas subalpinas (pionera en sitios donde han ocurrido disturbios o en pastizales abandonados) y predominante en la línea de bosques, Dullinger y col. (2003) encontraron que en lugares de pasturas abandonadas, la colonización disminuye por *competencia* con el dosel de los pastizales. Estos autores sugieren que el fenómeno se debe a que las plántulas de *P. mugo* tienen altos requerimientos de luz. Además indican que las interacciones bióticas y el cambio de uso de la tierra pueden tener un mayor impacto sobre la dinámica del límite que el cambio climático a escala local.

En los Andes tropicales, el papel de las interacciones locales planta-planta en la organización de la comunidad ha recibido poca atención. En este sentido vale la pena resaltar trabajos realizados en el páramo por: a) Smith (1981,1984), estudiando el papel de las interacciones intraespecíficas en la dinámica de poblaciones de rosetas caulescentes; y los trabajos de Ramsay & Oxley (1996), Ramsay (2001) y Llambí y col. (2003), que analizan el papel de la estructura espacial local sobre la dinámica sucesional de poblaciones de plantas luego de quemas y agricultura.

Recientemente Bader y col. (2007a) realizaron un estudio experimental de los procesos que controlan el ecotono de la línea de árboles en el páramo ecuatoriano. Estudiaron los patrones de establecimiento de plántulas y realizaron transplantes entre el bosque y el páramo de las especies leñosas presentes. Estos autores reportan que el número de rebrotes y plántulas de

leñosas en el páramo abierto disminuye con el incremento de la distancia al límite del bosque continuo. Las plántulas de árboles mostraron una fuerte dependencia de la sombra, y sólo las especies tolerantes a altos niveles de radiación pudieron regenerarse naturalmente en el páramo. Bader y col. (2007a) sugieren que existe un fenómeno de retroalimentación positiva entre la vegetación y el ambiente en que el microclima creado por el bosque favorece su regeneración. Así mismo, indican que la vegetación de páramo posiblemente tiene un efecto de facilitación sobre las plantas que logran establecerse debido a que las gramíneas en macolla que dominan estas áreas proveen un cierto nivel de sombra.

Teniendo en cuenta estos antecedentes, el objetivo general de este capítulo es analizar los patrones espaciales de establecimiento de dos especies de leñosas dominantes del bosque paramero superior (*D. venezuelense* y *C. marginatus*) en la zona de transición bosque-páramo en la Sierra Nevada de Mérida. Los objetivos específicos y las hipótesis planteadas son:

Objetivo específico 1. Determinar la abundancia de individuos de *Diplostephium venezuelense* y *Cybianthus marginatus* bajo el dosel de bosque prepáramero y en el páramo abierto a lo largo del gradiente altitudinal de transición entre ambos ecosistemas.

Hipótesis 1. La abundancia de individuos de D. venezuelense y C. marginatus que logran establecerse disminuye a lo largo del gradiente altitudinal en la transición entre el bosque y el páramo.

Se ha demostrado que el éxito reproductivo de los árboles disminuye con la altitud (Körner 1999), debido a factores abióticos dada la relación entre disminución de temperatura promedio con el incremento de la altitud, alta radiación y disminución de la precipitación (Monasterio & Reyes 1980). Las bajas temperaturas y altos niveles de radiación solar, pueden estar afectando el establecimiento de plántulas y posteriormente el crecimiento de los árboles a

mayor altitud, por lo que se espera que a medida que aumenta la altitud también disminuya la abundancia de individuos de *D. venezuelense* y *C. marginatus* en el páramo abierto.

Hipótesis 2. La abundancia de individuos de C. marginatus a una misma altitud en la transición de bosque-páramo disminuye, desde el interior del bosque hacia el páramo abierto.

Esto, puede ser debido a la variabilidad ambiental existente en el páramo, donde las fluctuaciones de las temperaturas son más altas que dentro del bosque y debido a otro factor fundamental como lo son los mayores niveles de radiación. El interior del bosque está protegido por el dosel manteniendo la temperatura relativamente constante, (Azócar & Monasterio 1980, Körner & Paulsen, 2004; Bader y col. 2007b) menores niveles de radiación y mayor cantidad de agua disponible, favoreciendo el establecimiento de plántulas de árboles, manteniendo el bosque. Teniendo en cuenta que, *C. marginatus* es una especie dominante del bosque (Ramírez, 2008), probablemente durante su estadio juvenil es una especie tolerante a la sombra, viéndose afectado su establecimiento en el páramo ya que las especies tolerantes a la sombra tienen menor plasticidad y menor aclimatación a la luz, de esta manera se pudiera estar dando una retroalimentación positiva que ocurre cuando las comunidades de plantas modifican su ambiente favoreciéndose ellas mismas (Wilson & Agnew 1992, Beckker 2005, Bader y col. 2007a), y en este caso manteniendo el bosque.

Hipótesis 3. La abundancia de individuos de D. venezuelense a una misma altitud en la transición de bosque-páramo aumenta, desde el interior del bosque hacia el páramo abierto.

Según el estudio realizado por Ramírez (2008), *D. venezuelense* es una especie que alcanza la máxima abundancia en páramo y es capaz de establecerse a

menores altitudes. Además, adaptaciones morfológicas como la pubescencia podrían permitirle soportar mayores niveles de radiación. Adicionalmente, pudiera tener mayores requerimientos lumínicos por lo cual no podría colonizar el bosque, debido a que probablemente se comporte como una especie pionera de la sucesión. De otro lado, el efecto de la radiación sobre el establecimiento en páramo abierto fue estudiado por Bader y col. (2007a) en el norte de Ecuador, mediante transplantes de plántulas de especies arbóreas y arbustivas del bosque en páramo abierto en condiciones naturales y con sombra, encontrando que las especies que se establecen naturalmente en el páramo tienen adaptaciones de protección al efecto directo del exceso de radiación y que el género *Diplostephium* presenta las mayores tasas de supervivencia (Bader y col. 2007a).

Objetivo específico 2. Caracterizar las características del sustrato y la estructura de la comunidad vegetal de la vecindad inmediata de los individuos de *D. venezuelense* que se establecen en el ecotono bosque-páramo y en el páramo.

Hipótesis. El establecimiento de *D. venezuelense* en el páramo depende de micrositios favorables para el establecimiento que pueden estar asociados a variaciones locales en la cobertura de la vegetación y la presencia de rocas.

La facilitación tiende a ganar relativamente mayor importancia en ambientes estresantes como las áreas alpinas (Choler y col. 2001, Pugnaire & Luque 2001, Urbanska 1997, Callaway 1995), porque la cobertura vegetal de otras plantas puede proteger a las plántulas de las temperaturas extremas, y de la alta radiación solar (Callaway 1995, Urbanska 1997). En las áreas templadas alpinas se han documentado fuertes asociaciones espaciales entre plantas que sugieren interacciones de facilitación, porque la vegetación vecina puede mejorar el ambiente físico local favoreciendo el establecimiento de especies leñosas (French y col. 1997, Camarero 2000, Camarero y col. 2004). En líneas de árboles en el trópico se ha sugerido que las plántulas de especies leñosas dependen de un efecto de facilitación mediado por la sombra (Bader y col. 2007a).

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

2.2. MÉTODOS

2.1.2. Transecta de Estudio

El trabajo se realizó a lo largo de la segunda transecta establecida dentro del proyecto LEAF en la zona entre la Estación La Aguada y la Laguna La Fría en la Sierra Nevada de Mérida (exposición SO). En esta transecta se encuentran dispuestas una serie de estaciones automáticas de medición de variables climáticas y se cuenta con un análisis detallado de los cambios en la estructura de la vegetación (Ramírez 2008) y de las características edáficas.

La transecta estudiada abarca un gradiente altitudinal desde los 3260m hasta los 3550m, es decir 290m de altitud, y unos 50 m de amplitud aproximada (en la dirección perpendicular a la pendiente). Toda las parcelas ubicadas en la transecta tienen aproximadamente la misma exposición SO y todos los sitios de muestreo estuvieron ubicados en posición topográfica de ladera, con pendientes fuertes entre los 10 y 30°. Se evitó las áreas de cañadas, ya que estas presentan condiciones muy particulares, especialmente de humedad. La vegetación tanto de bosque como de páramo, a lo largo de la transecta, tiene una cobertura continua y no se incluyeron en la transecta zonas con grandes alforamientos rocosos o con cambios marcados de pendiente (ej. zonas relativamente planas). La cobertura de rocas a nivel de la superficie del suelo es también baja, encontrándose rocas relativamente pequeñas de manera esporádica, siendo su presencia más evidente y su tamaño un poco mayor en las islas y lenguas de bosque paramero. Los sitios de muestreo se distribuyeron de la siguiente forma (Ver Figura 5):

- **Matriz de bosque paramero continuo a 3260 m de altitud**

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

- **Matriz de bosque continuo con islas o lenguas de páramo** a 3350 m
- **Matriz de páramo con islas de bosques** a una altura de 3420
- **Matriz de páramo abierto** ubicada a 3550 m

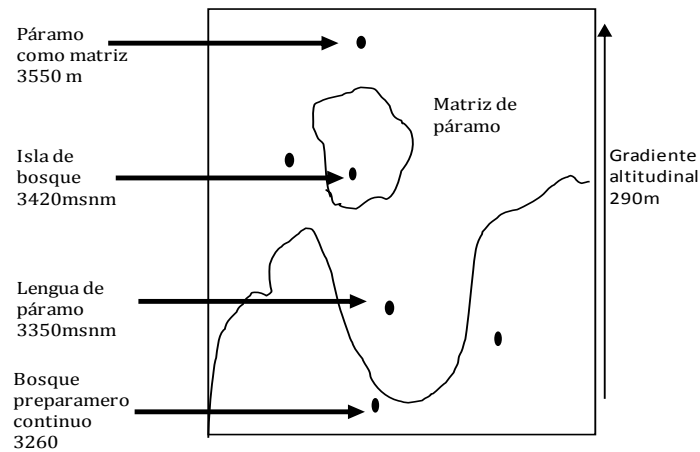


Figura 5. Situaciones encontradas a lo largo de la transición bosque-páramo en el sitio de estudio. La primera situación es una lengua de páramo y una matriz de bosque a 3350 m. La segunda, una isla de bosque en la matriz del páramo abierto a 3420 m. La tercera, es un páramo abierto a 3550m.

2.1.3. Densidad de Individuos de *Diplostephium venezuelense* y *Cybianthus marginatus*

Se muestrearon 32 parcelas de 2m x 15m (30m^2), ubicadas de forma paralela a la pendiente. En cada una de las parcelas se determinó la densidad de individuos de *D. venezuelense* y *C. marginatus* clasificados en cuatro clases de tamaño (en función de la longitud del tallo):

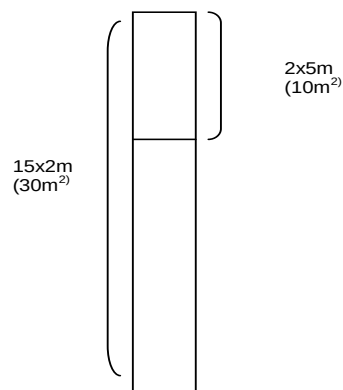


Figura 6. Representación de las parcelas para el análisis de la densidad de individuos de *D. venezuelense* y *C. marginatus*

- Primera clase de tamaño: ≤ 5 cm
- Segunda clase de tamaño: 5.1-10cm
- Tercera clase de tamaño: 10,1cm- 30cm
- Cuarta clase de tamaño: >30 cm

Los individuos de las tres primeras clases de tamaño se contaron para los 5 primeros metros de la parcela (Ver Figura 6) es decir en una subparcela de (2 x 5 m). Los individuos de la cuarta clase de tamaño se contaron en toda la parcela (2 x 15 m).

Las parcelas fueron ubicadas en cada altitud de manera aleatoria (Figura 7):

- **Matriz de bosque a una altura de 3260m:** en este primer sitio del gradiente se ubicaron 4 parcelas replicas.
- **Matriz de bosque con isla de páramo a 3350m:** En este sitio las parcelas se demarcaron dentro de la matriz de bosque, a lo largo del borde de bosque y en la isla de páramo. En cada situación se establecieron cuatro réplicas; es decir, que se realizó un total de 12 parcelas.
- **Matriz de páramo con isla de bosque ubicada a 3420m:** se realizaron parcelas dentro del bosque, en el borde del bosque y fuera del bosque, con cuatro réplicas en cada uno de los sitios; es decir, un total de 12 parcelas.
- **Matriz de páramo ubicada a 3550m:** se ubicaron 4 parcelas réplicas.

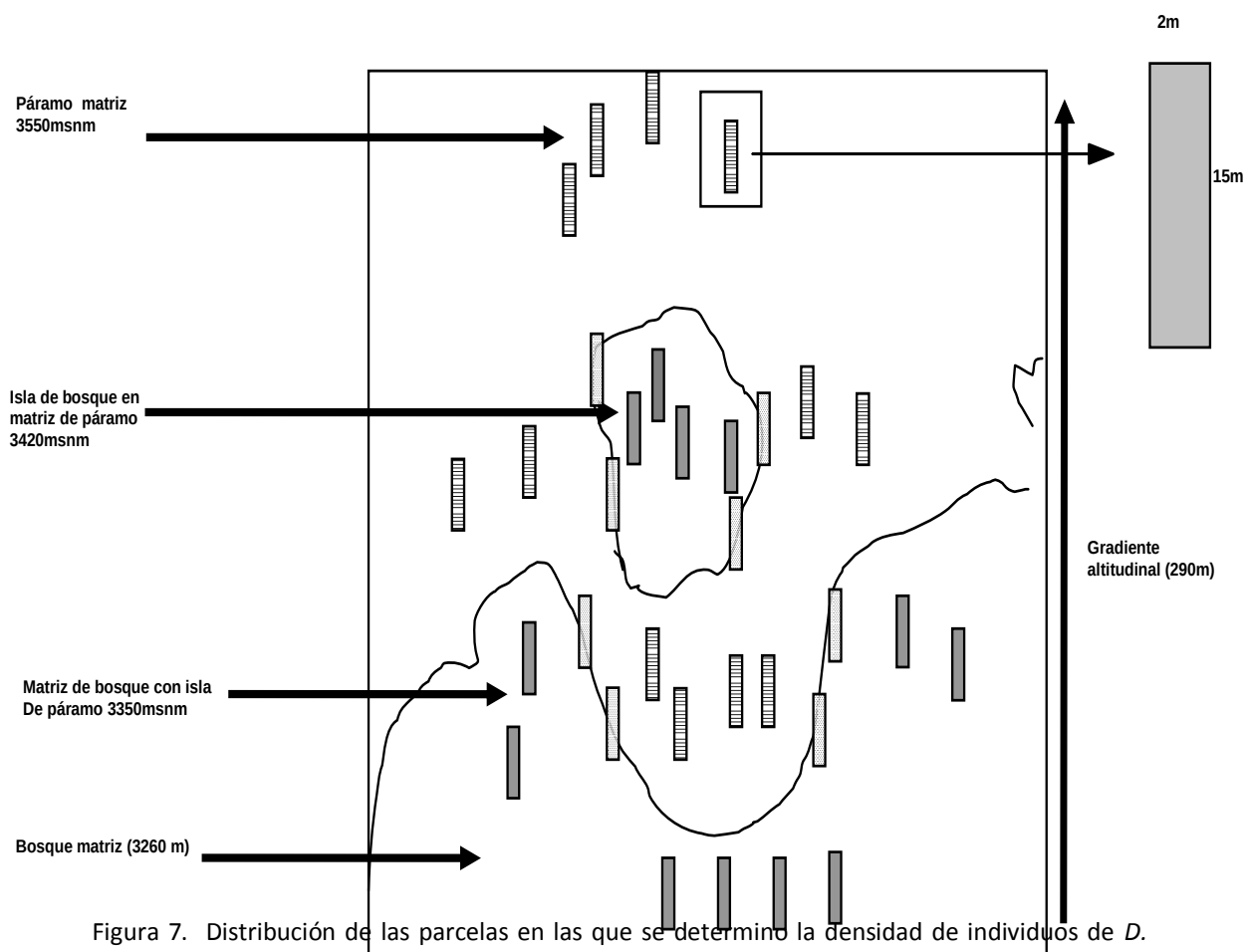


Figura 7. Distribución de las parcelas en las que se determinó la densidad de individuos de *D. venezuelense* y *C. marginatus*, a lo largo de un gradiente altitudinal. Gris: parcelas en bosque; punteado: parcelas en borde de bosque, líneas horizontales: parcelas en páramo.

2.1.4. Supervivencia y Caracterización de la Vecindad Inmediata de Individuos de *D. venezuelense*

Esta parte del estudio se realizó en el límite superior de la distribución altitudinal de *D. venezuelense* en la transecta de estudio, a 3420 m. El área corresponde a una isla de bosque paramero rodeada de páramo abierto de pajonal-rosetal. En particular, se estudiaron individuos de *D. venezuelense* establecidos en el borde de la isla de bosque y en el páramo abierto adyacente, en un área de aproximadamente 400 m².

2.1.4.1. Supervivencia De Juveniles

En esta área se marcaron 84 juveniles (longitud del tallo < 3.5cm) de *D. venezuelense* que se encontraban en el borde del bosque (n=54) y en el páramo (n=30) con el fin de evaluar la supervivencia mensualmente durante la época seca y el inicio de la época húmeda. Se seleccionaron todos los individuos presentes en el sector. Estos individuos se marcaron en el mes de Noviembre de 2007 (final de la época húmeda) y se monitoreó su supervivencia hasta el mes de Abril del 2008.

2.1.4.2. Caracterización de aspectos del ambiente biótico y abiótico en la vecindad inmediata de juveniles y adultos.

En este mismo sector, se seleccionaron al azar 10 de los individuos juveniles marcados en cada uno de los sitios (borde de bosque y páramo). Además, se seleccionaron al azar 10 individuos adultos (longitud del tallo > 50 cm). En ambas situaciones alrededor de cada uno de estos individuos se establecieron parcelas de forma circular, ubicando la planta en estudio como el centro de la parcela. Para los juveniles el radio de la parcela fue de 10 cm (Figura 8), mientras que para los adultos el radio fue de 25 cm (Figura 9). El radio de la parcela se escogió asumiendo que corresponde aproximadamente a la distancia en que la planta percibe con mayor intensidad las condiciones bióticas y abióticas en su vecindad inmediata. Por lo tanto, asumimos que a distancias mayores las condiciones bióticas y abióticas tienen una influencia menor sobre el establecimiento, crecimiento y supervivencia de estas plantas.

En cada una de las parcelas circulares se determinó la densidad de leñosas y la cobertura de todas las especies de plantas presentes por medio del método del cuadrado puntual (20 puntos aleatorios dentro de cada círculo) (Greig & Smith 1986). Las plantas fueron identificadas hasta nivel de especie, excepto para las gramíneas y las plantas no vasculares. Los muestreos fueron realizados entre los meses de Marzo y Abril del 2008 (inicio de la época húmeda). También se utilizó el método del cuadrado puntual para determinar la cobertura de rocas y suelo

desnudo en cada parcela con el fin de caracterizar factores abióticos fácilmente medibles en la vecindad de los individuos.

Con el fin de poder comparar las condiciones bióticas y abióticas en la vecindad inmediata de *D. venezuelense* con las condiciones ambientales promedio en el sector estudiado, se procedió de la siguiente manera: Tanto en el páramo como en el borde del bosque se ubicaron al azar 10 parcelas circulares de 0,1m de radio y de 0,25m de radio (concéntricas). En cada una de ellas se evaluaron, utilizando la misma metodología que en el caso anterior, la densidad de leñosas, la cobertura de plantas vasculares y no vasculares y la cobertura de rocas y suelo desnudo (ver Figura 10).



Figura 8. Forma de la parcela para evaluar las condiciones en la vecindad inmediata de *D. venezuelense* para individuos juveniles (tallos de longitud < 3.5 cm). El radio de la parcela fue de 0,1m y cada individuo seleccionado fue ubicado en el centro de la misma.



Figura 9. Parcela para evaluar las condiciones en la vecindad inmediata de los individuos adultos de *D. venezuelense* (longitud del tallo >50 cm). El radio de la parcela fue de 0,25m y cada individuo seleccionado fue ubicado en el centro de la misma.

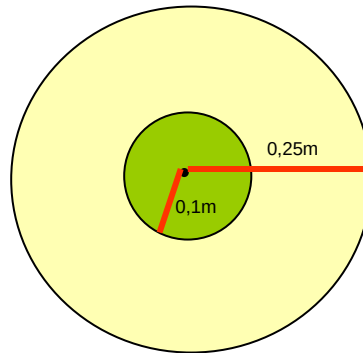


Figura 10, Parcelas ubicadas al azar en el área de estudio para la evaluación de las condiciones bióticas y abióticas promedio en cada situación (páramo abierto y borde del bosque). Se utilizaron parcelas circulares concéntricas cuyos tamaños corresponden a las usadas para los juveniles y adultos de *D. venezuelense*.

2.2. ANÁLISIS DE LOS DATOS

2.2.1. Análisis de las Densidades

Para las dos especies (*D. venezuelense* y *C. marginatus*), se determinó el promedio y error estándar de la densidad de individuos por m² en cada uno de los sitios de estudio (n=4). Posteriormente se aplicó un ANDEVA de una vía ($\alpha=0,05$) para evaluar si habían diferencias en cada una de las altitudes; cuando hubo diferencias significativas, se aplicó el test *post hoc* de Bonferroni para evaluar entre qué sitios se daban tales diferencias. Luego para determinar si existen cambios de densidad para los sitios a lo largo de la transecta en que existen bosques, bordes y páramos en la misma altitud (3350 y 3420 m) se aplicó un ANDEVA de dos vías ($\alpha=0,05$) teniendo como variables independientes la altitud y las situaciones (bosque, borde de bosque y páramo) y como variable dependiente la densidad de cada especie; posteriormente se aplicó la prueba *post hoc* de Bonferroni para saber entre que grupos existían tales diferencias. Para realizar todos los análisis estadísticos descritos se utilizó el programa SPSS 12.0.

2.2.2. Análisis de la Distribución de Clases de Tamaños de *D. venezuelense* y *C. marginatus*

Para el análisis estadístico de la distribución de clases de tamaño, inicialmente la densidad de individuos/m² se promedió y se calculó el error estándar en las cuatro clases de tamaño del tallo (<5cm, 5.1-10, 10.1-30 y >30cm) para todos los sitios de muestreo (n=32). Se aplicó un ANDEVA de una vía ($\alpha=0,05$) para saber si habían diferencias significativas entre las clases de tamaños por separado para cada una de las situaciones de muestreo; cuando se encontraron diferencias significativas se aplicó la prueba *post hoc* de Bonferroni con un $\alpha=0,05$.

Para evaluar cambios en la densidad para cada clase de tamaño en las diferentes altitudes se realizó una ANDEVA de una vía ($\alpha=0,05$). Cuando se encontraron diferencias significativas, se aplicó la prueba *post hoc* de Bonferroni con un $\alpha=0,05$.

Para analizar si hay cambios en la densidad de los individuos de <5cm y >30cm (asumimos que los <5cm son individuos recién establecidos y los >30 cm son individuos ya establecidos) en las altitudes intermedias de 3350m y 3420m y entre situaciones de bosque, borde y páramo utilizamos un ANDEVA de dos vías ($\alpha=0,05$) y cuando existieron diferencias se procedió a utilizar una prueba *post hoc* de Bonferroni ($\alpha=0,05$).

2.2.3. Análisis de las Condiciones Bióticas y Abióticas en la Vecindad Inmediata de Individuos de *D. venezuelense*

Los análisis se realizaron para dos ambientes (borde de bosque y páramo) y para los individuos juveniles y adultos de la especie por separado (n=10). Se determinó la cobertura de cada una de las especies encontradas dentro del

muestreo con el fin de comparar su cobertura alrededor de los individuos de *D. venezuelense* con la cobertura encontrada en sitios seleccionados al azar en cada uno de los ambientes. Estas coberturas se compararon con un ANDEVA de una vía ($\alpha=0,05$).

Para aquellas especies que estuvieron ausentes en las 10 réplicas en la vecindad inmediata de *D. venezuelense* o en las parcelas ubicadas al azar en el ambiente, evaluamos si el patrón de presencia-ausencia puede ser explicado al azar utilizando tablas de contingencia de 2-vías y pruebas de χ^2 . Esta prueba nos permitió comparar los valores esperados y los observados en la vecindad inmediata vs. las parcelas circulares ubicadas al azar en el ambiente, con el fin de determinar que especies están asociadas positiva o negativamente a *D. venezuelense*.

También se construyeron matrices con la abundancia de las especies vs. los sitios muestreados con las parcelas circulares. Se construyeron dos matrices, una para todos los sitios muestreados con las parcelas de 10 cm de radio y otra matriz que incluyó todos los censos realizados en parcelas de 25 cm de radio. A partir de estas matrices se realizó un Análisis de Correspondencia Linealizado (ACL) con el programa CANOCO 4.0, Este análisis permitió comparar la estructura de la comunidad en la vecindad inmediata de *D. venezuelense* con la estructura comunitaria promedio en parcelas seleccionadas al azar. De este modo, nos permite evaluar si la comunidad vegetal que “percibe” *D. venezuelense* en los micrositios donde se establece y desarrolla es diferente de la comunidad promedio en el área de estudio.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Densidad y Distribución de *Diplostephium venezuelense* Y *Cybianthus marginatus* a lo Largo del Gradiente Altitudinal

DENSIDAD DE *D. venezuelense*- En la transecta estudiada *D. venezuelense* está presente a partir de una altura de 3350m hasta los 3420m y está ausente en las parcelas muestreadas a 3260m y 3550m; estas son las parcelas de menor y mayor altitud respectivamente y donde se encuentra una matriz continua de bosque y una matriz continua de páramo. En las altitudes en que estaba presente, el número de individuos aumentó de $1,5 \pm 0,45$ individuos/m² (media $\pm$ error estándar) a una altitud de 3350m a $2,89 \pm 1,2$ ind/m² a una altitud de 3420m.

A los 3350m encontramos mayor densidad poblacional en el páramo ($2,75 \pm 0,74$ ind/m²), mientras que a 3420m encontramos la mayor densidad en el borde de bosque ($7,52 \pm 2,39$ ind/m², ver Figura 11). Utilizando un ANDEVA de dos vías se determinó que no existen diferencias significativas entre altitudes ($p = 0,14$) pero si entre los sitios de muestreo (bosque, borde de bosque y páramo, $p=0,006$). Mientras que las densidades de *D. venezuelense* en el borde de bosque y en el páramo no presentaron diferencias significativas entre ellas (prueba *post hoc* de Bonferroni, $p=0,10$), los sitios dentro del bosque presentan diferencias significativas con respecto a los sitios de borde y páramo (prueba *post hoc* de Bonferroni, $p<0,05$) (Figura11). El término de interacción entre los sitios y la altitud es significativo ($p=0,004$), lo cual se debe a que a 3350m la mayor

densidad se encuentra en el páramo ($2,75 \pm 0,7$ individuos/m²), y a 3420m ésta es mayor en el borde de bosque ($7,5 \pm 2,3$ individuos/m²).

DENSIDAD DE *C. marginatus*- Se encuentra presente desde menores altitudes que *D. venezuelense*, aunque a los 3260m, dentro de la matriz bosque paramero continuo, aparece con densidades relativamente bajas ($0,09 \pm 0,07$ individuos/m²). A los 3420 m aumenta la densidad ($0,62 \pm 0,36$ individuos/m²), en donde se encuentra restringida a bordes de bosque y al interior de la isla de bosque. La especie logra establecerse en el páramo abierto, pero solo en su zona de contacto con el bosque continuo (3350m) y en densidades muy bajas ($0,14 \pm 0,14$ individuos/m²). La especie no fue detectada en las áreas de páramo muestreadas a mayores altitudes (ver Figura 12).

Utilizando un ANDEVA de dos vías ($\alpha=0,05$) se determinó si existen diferencias en densidad entre los sitios de muestreo. Se encontraron diferencias significativas de densidad entre unidades fisionómicas ($p=0,031$) pero no entre altitudes ($p=0,2$) y el término de interacción no resultó significativo ($p=0,7$). Los sitios de páramo mostraron diferencias significativas con los de bosque y borde de bosque. Sin embargo, los bordes y los bosques no mostraron diferencias significativas entre si (prueba *post hoc* de Bonferroni $\alpha=0,05$ (Figura 12).

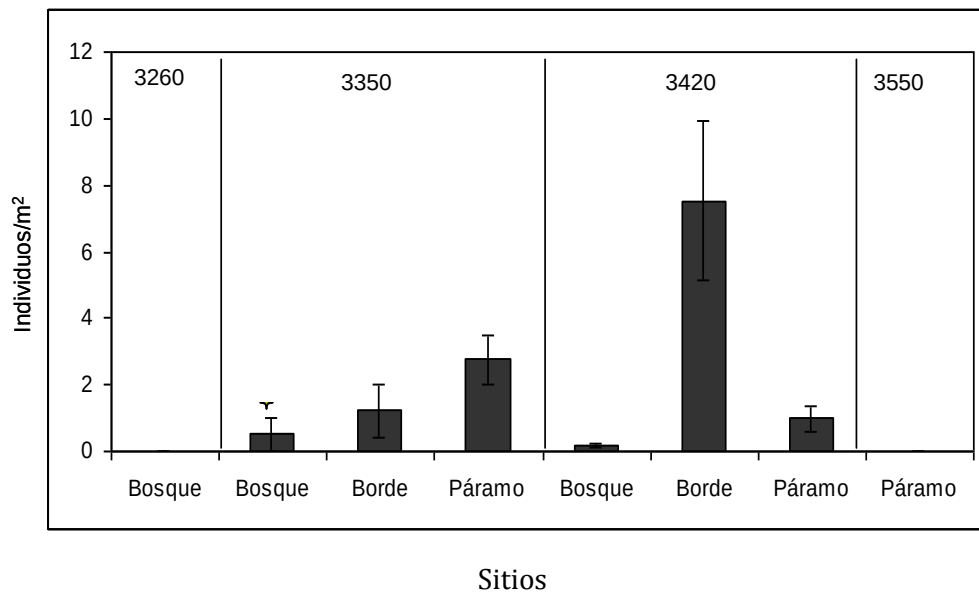


Figura 11. Promedios de densidad de *D. venezuelense* en los sitios de muestreo. Barras de error: error estándar.

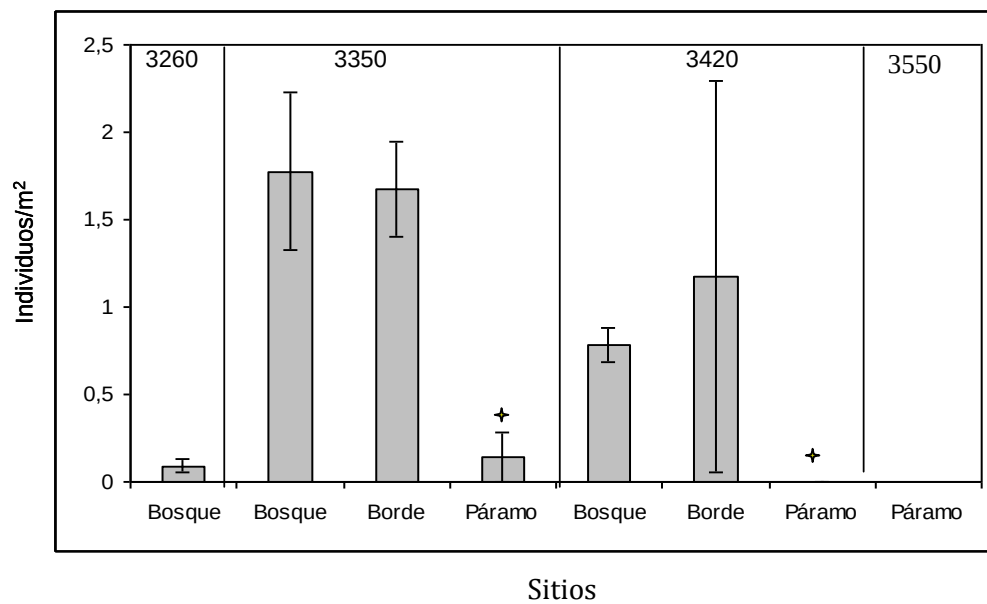


Figura 12. Promedios de densidad de *C. marginatus* en los diferentes sitios estudiados. Barras de error: error estándar.

2.3.2. Estructura de Tamaños de Poblaciones de *Diplostephium venezuelense* Y *Cybianthus marginatus*

2.3.2.1. Estructura de Tamaños de *D. venezuelense*.

Se determinó la densidad de *D. venezuelense* teniendo en cuenta cuatro clases de tamaño (<5cm, 5,1-10cm, 10,1-30cm y >30cm) a lo largo del gradiente altitudinal y a una misma altura en: bosque, borde de bosque y páramo. Encontramos que en toda la población muestreada, la mayor densidad de individuos se encuentra en las clases de tamaños de <5cm y >30cm ($0,84 \pm 0,25$ y $0,5 \pm 0,12$ individuos/m² respectivamente), en tanto que en las clases de tamaño intermedias están las menores densidades de la población. Para evaluar si hay diferencias significativas de densidad entre las diferentes clases de tamaño promediando todas las situaciones de muestreo, aplicamos una ANDEVA de una vía, encontrando que si existen diferencias ($p=0,04$). La clase de tamaño <5cm mostró diferencias significativas con las clases de tamaño 5,1-10cm y 10,1-30cm lo cual se debe a que estas dos últimas clases presentan las menores densidades de la especie a lo largo del gradiente, en tanto que la clase de tamaño de individuos >30cm no presentó diferencias significativas con las otras (prueba *post hoc* de Bonferroni $\alpha=0,05$).

Con el fin de evaluar diferencias de la densidad de juveniles en sitios de bosque, borde de bosque y páramo a las dos altitudes intermedias, se realizó una ANDEVA de dos vías encontrando que no hay diferencias entre altitudes ($p=0,32$) ni entre sitios ($p=0,21$). Esto puede ser debido a la variabilidad en la densidad de individuos encontrada en las réplicas que se refleja en las barras de error (Figura 13). Sin embargo, podemos observar que el máximo de densidad de juveniles se observó en el páramo a 3350 m y en el borde de las islas de bosque a 3420 m. El mismo análisis estadístico se realizó en adultos, encontrando que no hay diferencias en las altitudes ($p=0,13$) pero si existen diferencias significativas

en los sitios ($p=0,002$); la densidad de adultos encontrada en el borde de bosque es mayor que en el páramo y el bosque (prueba *post hoc* de Bonferroni).

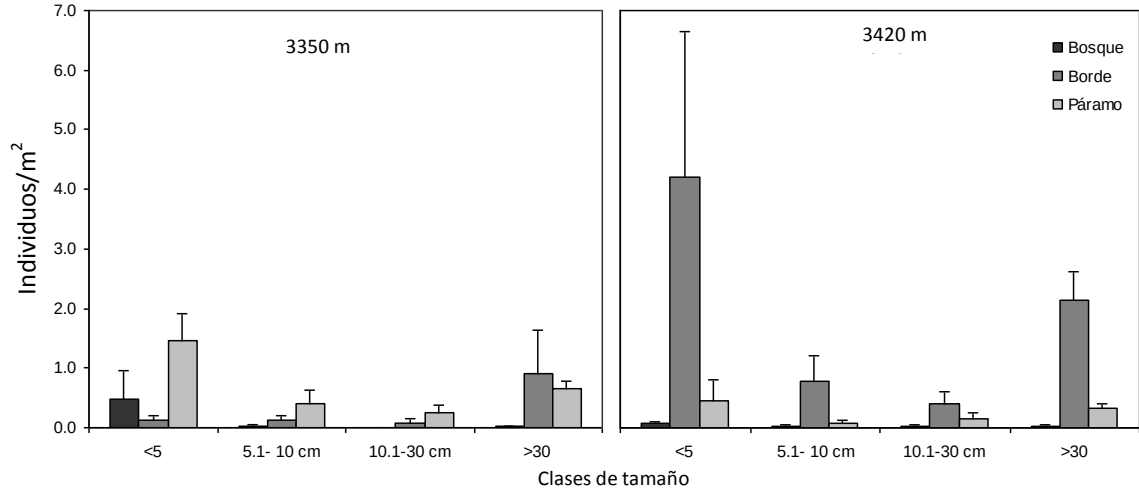


Figura 13. Promedio de individuos en las clases de tamaños a dos altitudes (3350 y 3420m) en situaciones de Bosque, Borde de Bosque y Páramo para *D. venezuelense*, las barras hacen referencia al error estándar.

2.3.2.2. Estructura de Tamaños en *C. marginatus*.

En la población muestreada a lo largo de la transecta, las clases de tamaños >30cm y <5cm tuvieron las mayores densidades ($0,27\pm0,16$ y $0,11\pm0,04$ individuos/m² respectivamente). Para saber si en toda la población a lo largo del gradiente altitudinal hay diferencias significativas de densidad en las diferentes clases de tamaño aplicamos ANDEVA de una vía y encontrando que si existen diferencias ($p=0,02$). Estas diferencias fueron encontradas entre la clase de tamaño de 5,1-10cm ($0,06\pm0,03$ individuos/m²) y >30cm ($0,27\pm0,16$ individuos/m²) (Bonferroni, $p<0,05$) que son los tamaños que presentan la menor y mayor densidad respectivamente.

Con el fin de evaluar diferencias de la densidad de juveniles <5cm en sitios de bosque, borde de bosque y páramo a las dos altitudes, se realizó una ANDEVA de dos vías ($\alpha=0,05$) encontrando que no hay diferencias entre altitudes ($p=0,88$) ni

entre sitios ($p=0,313$) (Figura 14). El mismo análisis estadístico se realizó en adultos, encontrando que hay diferencias en las altitudes ($p<0,01$) y en los sitios ($p<0,01$), además la interacción entre las variables altitud y sitios también resultó significativa ($p<0,01$); Los resultados de las pruebas *post hoc* indican que los individuos adultos de *C. marginatus* disminuyen en densidad con la altitud y que presentan una densidad mayor en el borde de bosque páramero a 3350m de altitud, como se observa en la figura 14.

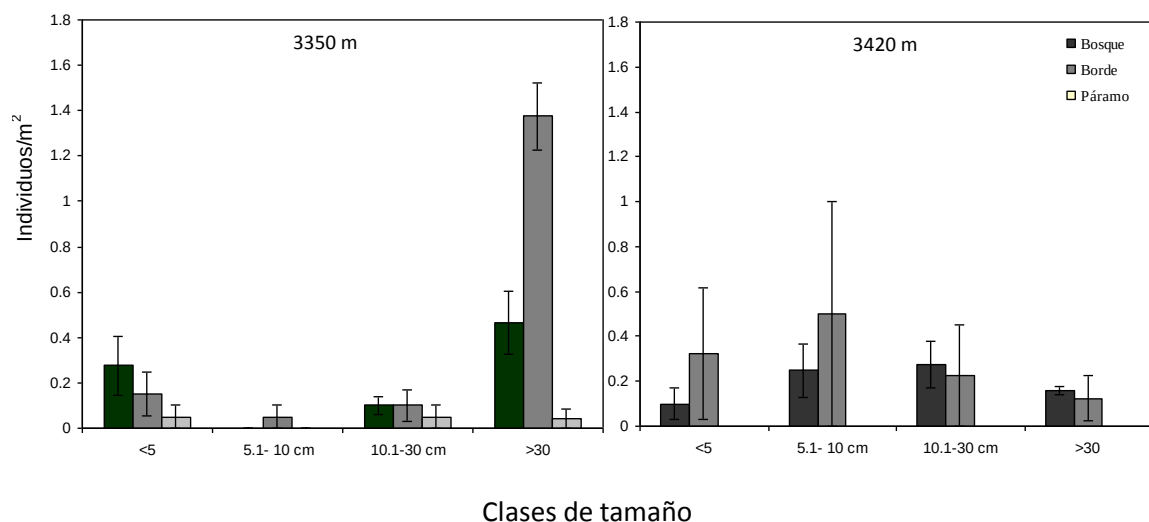


Figura 14. Individuos/m² en las clases de tamaños a dos altitudes (3350 y 3420m) en situaciones de Bosque, Borde de Bosque y Páramo para *C. marginatus*, las barras hacen referencia al error estándar.

2.3.3. Supervivencia y Caracterización de la Vecindad Inmediata de *D. venezuelense*.

2.3.3.1. Supervivencia

En general, encontramos una alta supervivencia de los juveniles de *D. venezuelense* durante el período estudiado, que corresponde a la época seca e inicio de la época húmeda (Diciembre 2007–Abril 2008). En el caso de los juveniles que se establecen en el borde de las islas de bosque, no se observó la muerte de ninguno de los 54 individuos marcados, con una supervivencia del 100%. Sin embargo, en los individuos presentes en el páramo murieron 6 del

total de 30 marcados con una supervivencia global para el período del 80% (Tabla 3).

Supervivencia	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero	Marzo	Abril
Borde (n=54)	54	54	54	54	54	54
Páramo (n=30)	30	30	25	25	25	24
Total (n=84)	84	84	79	79	79	78

Tabla 3. Supervivencia (número de individuos vivos para cada período) de *D. venezuelense* en el borde de bosque y en páramo (y el total) a una altura de 3420m. Se presenta en paréntesis el número de individuos marcados al inicio del monitoreo.

2.3.5.2. Caracterización de la estructura de la comunidad en la vecindad inmediata de Juveniles de *D. venezuelense*

En el borde de bosque en total se registraron 10 especies de plantas vasculares en las parcelas de 0,1m de radio ($0,0314\text{m}^2$) ubicadas al azar, mientras que en la vecindad *D. venezuelense* se registraron 5 especies además de las gramíneas y las plantas no vasculares (Figura 19). Las especies ausentes en la vecindad de los juveniles de *D. venezuelense* son *Pernettya prostrata*, *Hesperomeles obtusifolia*, *Ruilopezia atropurpurea*, *Hypericum caracasenum* y *Jamesonia imbricata*. Tanto *Lycopodium clavatum* como *Disterigma empetrifolium* (ANDEVA de una vía, $\alpha=0,05$) poseen mayores coberturas en la vecindad inmediata de *D. venezuelense* que en las parcelas ubicadas al azar en el área (Figura 15). Por otro lado, *Chaetolepis lindeniana* y las plantas no vasculares (ANDEVA de una vía, $p<0,05$) se encuentran con menor cobertura de los esperado en función de su abundancia promedio en el borde del bosque.

En el sitio de páramo se registraron un total de 8 especies en las parcelas ubicadas al azar y 4 especies en la vecindad de *D. venezuelense* (incluyendo a la propia *D. venezuelense*, Figura 16). Las especies ausentes en las parcelas centradas en *D. venezuelense* son: *Jamesonia imbricata*, *Ruilopezia atropurpurea*, *Hypericum caracasenum*, *Pernettya prostrata* y un helecho. Por otro lado, llama la atención la presencia de *Hypericum laricifolium* y *Disterigma empetrifolium* en

la vecindad de los juveniles de *D. venezuelense*, mientras que en las parcelas ubicadas al azar su abundancia no fue suficiente para que fueran registradas.

En cuanto a la cobertura de especies en el páramo y en la vecindad de juveniles de *D. venezuelense* que se encontraron presentes en ambas situaciones, no se encontraron diferencias significativas en ningún caso (ANDEVA de una vía, $\alpha=0,05$). Sin embargo, es interesante que cerca de los juveniles existe una mayor cobertura promedio de gramíneas, *Lycopodium clavatum* e individuos coespecíficos de *D. venezuelense* (Figura 16). Analizando los datos en términos de presencia-ausencia (vecindad de los juveniles vs. parcelas al azar), encontramos que la presencia de *H. laricifolium* esta asociada positivamente a la presencia de *D. venezuelense* ($\chi^2=6,667$; $p=0,01$). Por otro lado, *Jamesonia imbricata* ($\chi^2=6,66$; $p=0,01$) y *Ruilopezia atropurpurea* ($\chi^2=5$; $p=0,025$) mostraron una frecuencia menor a la esperada en la vecindad de los juveniles de *D. venezuelense* (Figura 16).

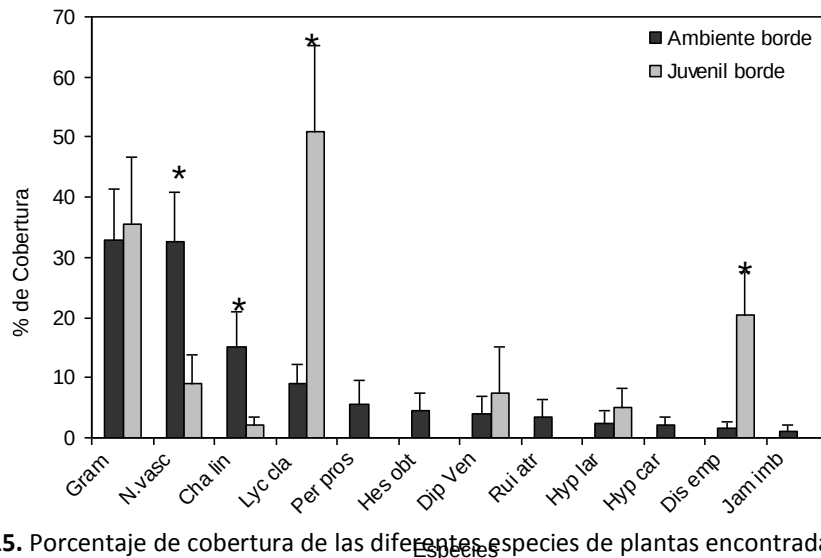


Figura 15. Porcentaje de cobertura de las diferentes especies de plantas encontradas en parcelas distribuidas al azar (ambiente borde) y en la vecindad de juveniles de *D. venezuelense* (juvenil borde). Barras de error: Error estándar, los asteriscos indican las especies que presentaron diferencias significativas en el porcentaje de cobertura cuando se encontraban como vecinos de *D. venezuelense* con respecto a el ambiente al azar (ANDEVA de una vía, $\alpha=0.05$). Las especies están ordenadas de acuerdo a su abundancia promedio en las parcelas ubicadas al azar. Gram: Gramíneas; N. vasc: No vasculares, Chalin: *Chaetolepis lindeniana*; Lyc cla: *Lycopodium clavatum*; Perpros: *Pernettya prostrata*; Hes obt: *Hesperomeles obtusifolia*; Dip ven: *Diplostegium venezuelense*; Rui atr: *Ruilopezia atropurpurea*; Hyp lar: *Hypericum laricifolium*; Hyp car: *Hypericum caracasenum*; Dis emp: *Disterigma empetrifolium*; Jam imb: *Jamesonia imbricata*.

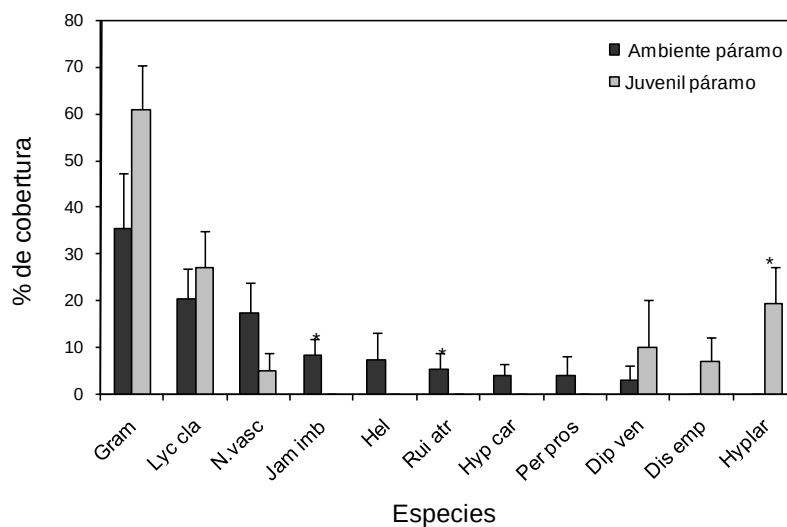


Figura 16. Porcentaje de cobertura de las especies de plantas encontradas en parcelas distribuidas al azar (ambiente páramo) y en la vecindad de juveniles de *D. venezuelense* (juvenil páramo). Barras de error: error estándar, los asteriscos indican las especies que presentaron diferencias significativas en la presencia-ausencia de las especies cuando se encontraban como vecinos de *D. venezuelense* con respecto a el ambiente al azar (χ^2 , $\alpha=0.05$). Las especies están ordenadas de acuerdo a su abundancia promedio en las parcelas ubicadas al azar. Gram: Gramíneas; Lyc cla: *Lycopodium clavatum*; N. vasc: No vasculares; Jam imb: *Jamesonia imbricata*; Hel: Helecho; Rui atr: *Ruilopezia atropurpurea*; Hyp car: *Hypericum caracasenum*; Perpros:

Pernettya prostrata; Luc: *Lucilia*; Dip ven: *Diplostephium venezuelense*; Dis emp: *Disterigma empetrifolium* e ; Hyp lar: *Hypericum laricifolium*.

2.3.5.3. Caracterización de la estructura de la comunidad en la vecindad inmediata de Adultos de *D. venezuelense*

En el borde de bosque en total se registraron 11 especies en las parcelas de 0,25m de radio ubicadas al azar y 11 especies en la vecindad de los adultos de *D. venezuelense* (Figura 21). Sin embargo, la identidad de las especies no fue igual en ambos casos. Mientras *Hesperomeles obtusifolia* y *Halenia viridis*, no estaban presentes en la vecindad de *D. venezuelense*; *Jamesonia imbricata*, *Ruilopezia atropurpurea* y *Geranium multiceps* no se detectaron en las parcelas ubicadas al azar pero si en la vecindad inmediata de *D. venezuelense*. *Lycopodium clavatum* y las plantas no vasculares (ANDEVA de una vía, $\alpha=0,05$) presentaron mayor cobertura en las parcelas ubicadas al azar, mientras que conespecíficos de *D. venezuelense*, *Jamesonia imbricata*, *Ruilopezia atropurpurea* y *Geranium multiceps* (ANDEVA de una vía, $\alpha=0,05$) tienen una mayor cobertura en la vecindad de adultos de *D. venezuelense* (Figura 17).

VECINDAD INMEDIATA DE ADULTOS EN PÁRAMO- En el páramo, se registraron 16 especies en parcelas ubicadas al azar y 12 especies en la vecindad de *D. venezuelense* (Figura 18). Entre las especies ausentes en la vecindad de los adultos de *D. venezuelense* se encuentran *Hesperomeles obtusifolia*, *Vaccinium meridionale* y *Halenia viridis*. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas para la cobertura de las especies vecinas de *D. venezuelense* y las especies encontradas en el páramo.

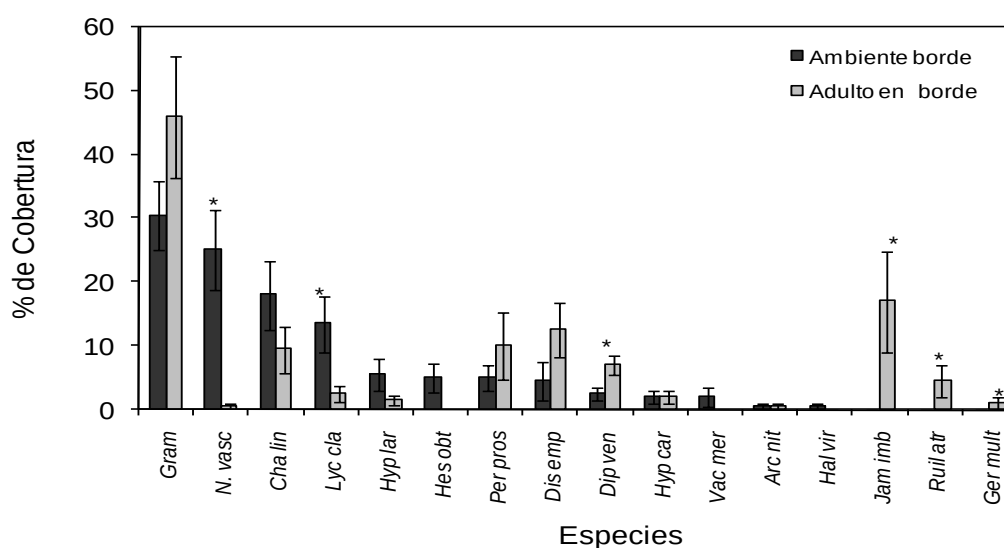


Figura 17. Porcentaje de cobertura de las diferentes especies de plantas encontradas en parcelas distribuidas al azar (ambiente borde y en la vecindad de adultos de *D. venezuelense*). Barras de error: error estándar. Las especies están ordenadas de acuerdo a su abundancia promedio en las parcelas ubicadas al azar. Gram: Gramíneas; N.vasc: No vasculares; Cha lin: *Chaetolepis lindeniana*; Lyc cla: *Lycopodium clavatum*; Hyp lar: *Hypericum laricifolium*; Hes obt: *Hesperomeles obtusifolia*; Per pros: *Pernettya prostrata*; Dis emp: *Disterigma empetrifolium*; Dip ven: *Diplostegium venezuelense*; Hyp car: *Hypericum caracasana*; Vac mer: *Vaccinium meridionale*; Arc nit: *Arcytophyllum nitidum*; Hal vir: *Halenia viridis*; Jam imb: *Jamesonia imbricata*; Rui atr: *Ruilopezia atropurpurea*; Ger mul: *Geranium multiceps*.

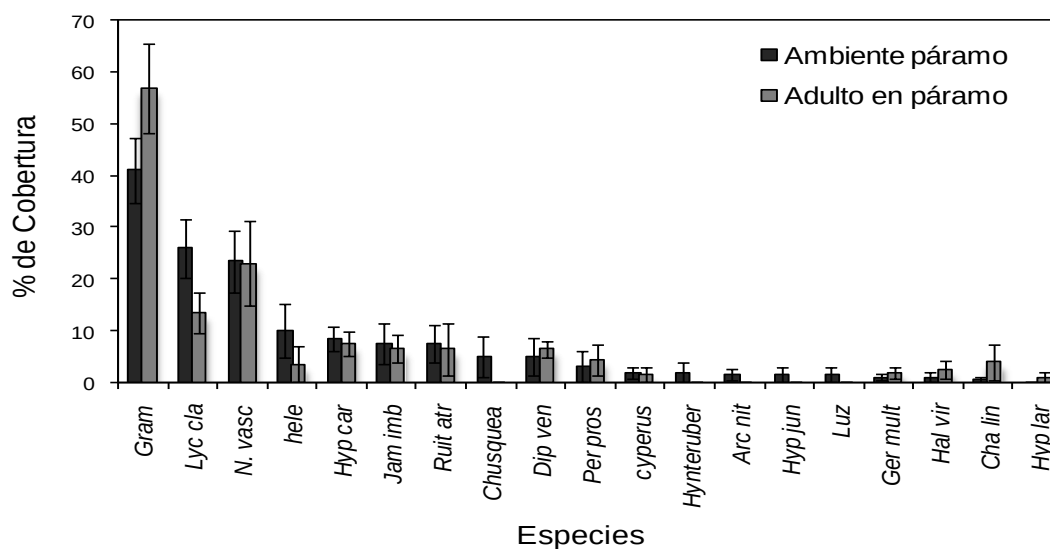


Figura 18. Porcentaje de cobertura de las diferentes especies de plantas encontradas en parcelas distribuidas al azar (ambiente páramo y en la vecindad de adultos de *D. venezuelense*). Barras de error: error estándar. Las especies están ordenadas de acuerdo a su abundancia promedio en las parcelas ubicadas al azar. Gram: Gramíneas; Lyc cla: *Lycopodium clavatum*; N. vasc: No vasculares; Hele: Helecho; Hyp car: *Hypericum caracasana*; Jam imb: *Jamesonia imbricata*.

2.3.5.4. Caracterización del Sustrato en la Vecindad de Juveniles y Adultos de *D. Venezuelense*

La cobertura del sustrato rocoso en la vecindad inmediata de juveniles de *D. venezuelense* fue mayor comparado con la cobertura promedio de rocas en el ambiente en sitios de borde de bosque. Sin embargo, la diferencia no resultó significativa ($p=0,10$). En el páramo los juveniles también mostraron preferencia en el establecimiento sobre sustrato rocoso, siendo en este caso la cobertura de rocas en la vecindad de los juveniles significativamente diferente de la cobertura de rocas promedio en el ambiente ($p=0,001$) (Figura 19). De hecho, en el páramo la cobertura de rocas fue lo suficientemente baja como para que no se detectaran en las parcelas ubicadas al azar, mientras que en la vecindad de los juveniles alcanzó valores promedio mayores al 50%.

En cuanto a los adultos encontramos que en el borde de bosque hay una cobertura en sustrato rocoso similar alrededor del adulto comparado con el ambiente de los bordes de bosque ($p=0,655$). Por otra parte, en el páramo si encontramos diferencias estadísticas ($p=0,002$), debido a que en el páramo hay mayor cobertura de sustrato rocoso alrededor de *D. venezuelense* comparado con el promedio ambiental (que de nuevo no es suficiente para que sean detectadas)

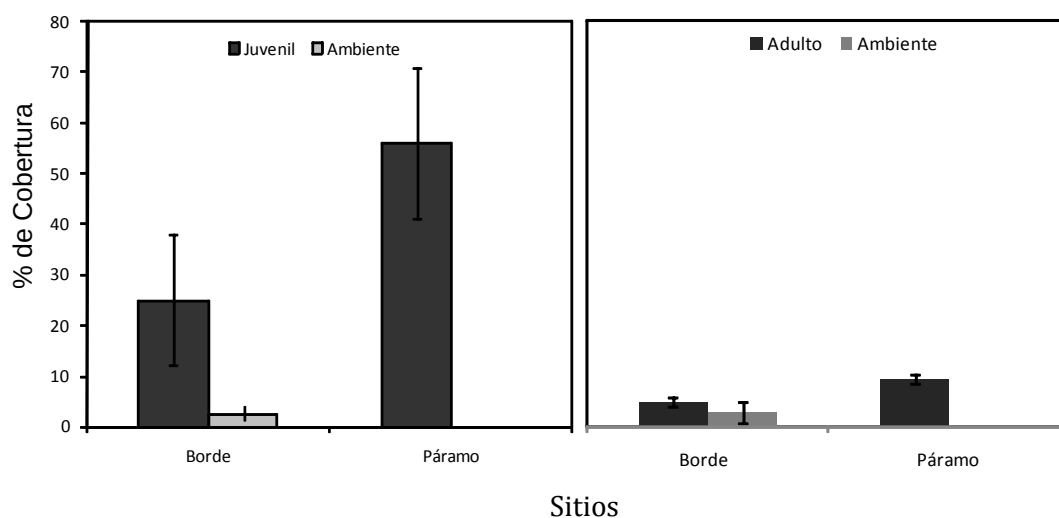


Figura 19. Cobertura de rocas en la vecindad inmediata de individuos juveniles y adultos de *D. venezuelense* con respecto a la cobertura encontrada al azar (ambiente) en los bordes de bosque y páramos con parcelas de 0,1m de radio para juveniles y 0,25 cm de radio para los adultos . Barras de error: Error estándar.

2.3.5.5 Densidad de Juveniles Co-especificos en la Vecindad Inmediata de Juveniles de *D. venezuelense*

Al evaluar la densidad de juveniles conespecíficos alrededor de juveniles de *D. venezuelense* en sitios de borde de bosque y páramo se encontraron valores muy altos de densidad en ambos casos (Figura 20). Si tomamos como referencia de la densidad promedio ambiental de juveniles en bordes y páramo los valores de densidades para individuos de tamaño menor a 5cm a esta misma altitud que reportamos anteriormente para las parcelas dispuestas al azar de 5x2 m , se observa que estas densidades son mucho menores que las encontradas en la vecindad inmediata de los juveniles. Esto sugiere que al establecerse, ocurre una fuerte agregación espacial de individuos juveniles conespecíficos de *D. venezuelense* en el borde de bosque y en el páramo.

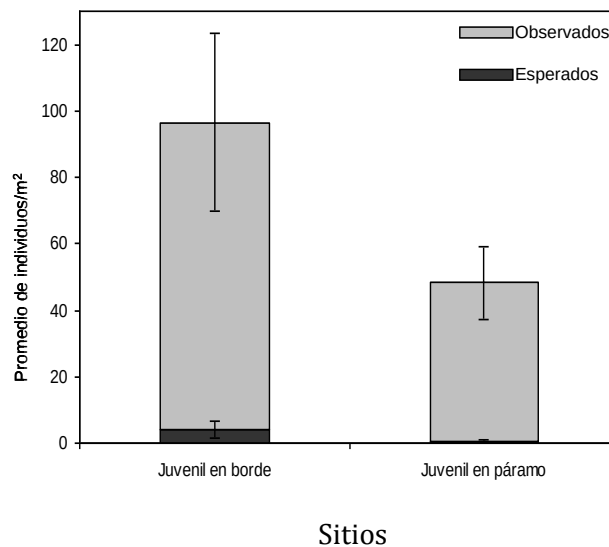


Figura 20. Densidad (individuos/m²) de *D. venezuelense* alrededor de juveniles de la misma especie. Se muestran los valores observados en parcelas de 0,1m de radio ubicadas alrededor de los juveniles con respecto a los valores esperados que fueron obtenidos con parcelas de 2x5m (10m²). Las barras muestran el error estándar.

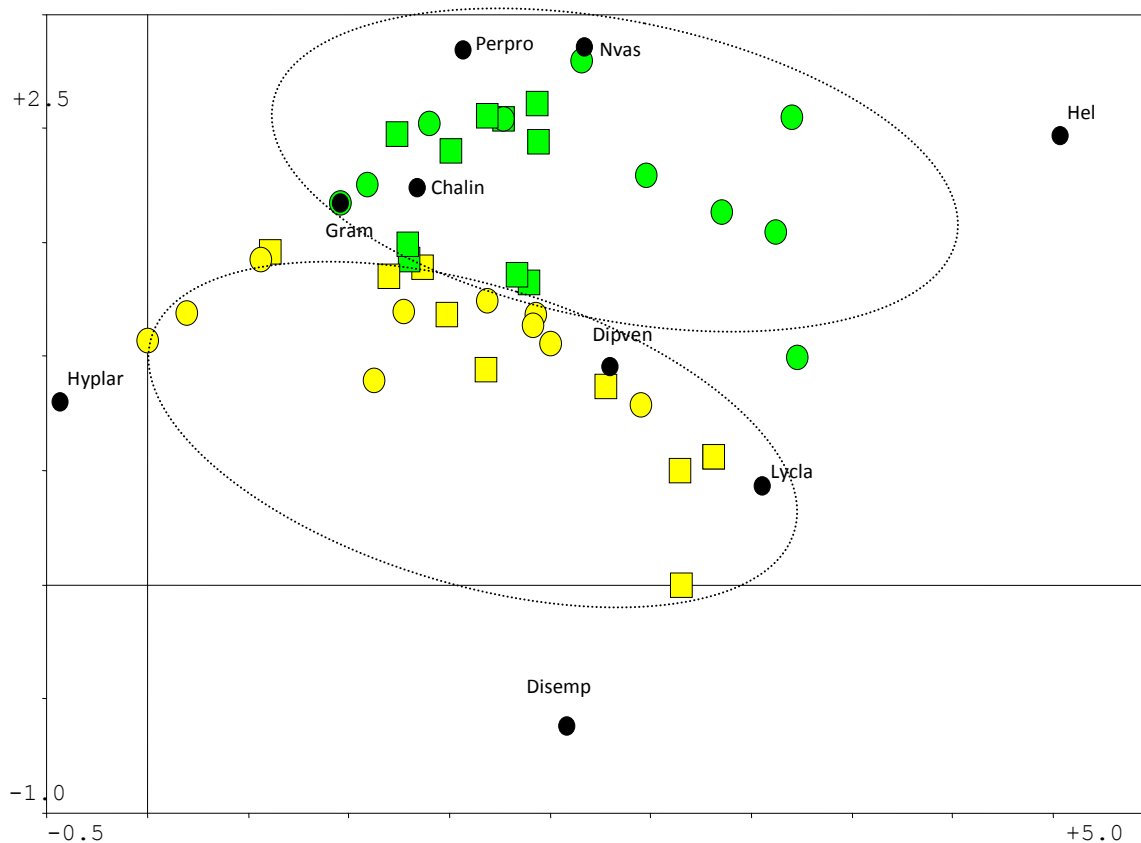
2.3.5.6. Análisis Multivariado Comparando la Estructura de la Comunidad en Parcelas al azar y en la Vecindad Inmediata de *D. venezuelense*

En la Figura 21, se presenta el Análisis de Correspondencia Linearizado (1er y 3er eje, Biplot de parcelas y especies) para las parcelas de 10 cm de radio, correspondiente al análisis de la vecindad inmediata de los juveniles en el borde del bosque y el páramo. En esta figura se utiliza el 3er eje debido a que este muestra más claramente que el 2do eje de ordenación las diferencias en la estructura de la comunidad entre las parcelas ubicadas al azar y las ubicadas en la vecindad inmediata de los juveniles. Se observa una clara separación en las parcelas realizadas en torno a individuos de *D. venezuelense*, las cuales tienden a ubicarse al sector inferior-izquierdo del diagrama de ordenación, mientras lo contrario ocurre con los censos ubicados aleatoriamente (Figura 21). Esto sugiere que el establecimiento de individuos juveniles de *D. venezuelense* no es aleatorio, sino que existen especies que están asociadas positiva y

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

negativamente a los micrositios donde están presentes los juveniles. Las zonas en la vecindad de los juveniles muestran una mayor cobertura de especies como *Lycopodium clavatum*, *H. laricifolium* y *D. empetrifolium*. Por otro lado, se observa como estos censos tienden a estar negativamente asociados a las plantas no vasculares y especies como *Pernettya prostrata*, *Chaetolepis lindeniana*, las cuales se ubican en el diagrama en el extremo superior del 3er eje de ordenación.

Por otro lado, el ACL de las parcelas de 25 cm de radio (para individuos adultos) muestra un cambio en la composición de especies de la comunidad cuando se encuentra presente *D. venezuelense* en el centro de la parcela vs. las ubicadas al azar (Figura 22). De nuevo, las parcelas centradas en *D. venezuelense* tienden a ubicarse al lado inferior izquierdo del diagrama (especialmente en el caso de los censos realizados en el borde del bosque), asociadas a valores altos de cobertura de *Jamesonia imbricata*, *Disterigma empetrifolium*, *Ruilopezia atropurpurea* y *Diplostephium venezuelense*. Por otro lado, tienden a mostrar bajas coberturas de *Hypericum caracasenum*, *Lycopodium clavatum*, *Hypericum laricifolium*, *Chaetolepis lindeniana* y plantas no vasculares, las cuales se ubican en el diagrama en el lado superior derecho. La separación de los censos centrados en adultos en los páramos de las parcelas ubicadas al azar resulta menos clara, con un alto grado de superposición entre ellas. Llama la atención que en este caso, la cobertura de *D. venezuelense* es mayor en las parcelas de la esquina inferior-izquierda, justamente las ubicadas en la vecindad de esta especie. Esto sugiere que el establecimiento de *D. venezuelense* es favorecido por la cobertura de co-específicos (posible agregación espacial entre la planta madre y los juveniles, especialmente en los bordes de bosque).



- Alrededor de juveniles (borde de bosque)
- Alrededor de juveniles (páramo)
- Parcelas al azar (borde de bosque)
- Parcelas al azar (páramo)

Figura 21. Análisis de Correspondencia Linearizado (ACL) de la matriz de cobertura de las diferentes especies en parcelas de 0,1m de radio ubicadas al azar y en la vecindad inmediata de juveniles *D. venezuelense* en el borde del bosque y el páramo (3420 m). Se presentan el primero y tercer eje de ordenación (18,4 y 13,01 % de varianza). Cuadrados amarillos: vecindad de juveniles en borde del bosque, Círculos amarillos: vecindad de juveniles en páramo, Cuadrados verdes: parcelas aleatorias en borde, Círculos verdes: parcelas aleatorias en páramo. Puntos negros: especies y variables ambientales. Chalin: *Chaetolepis lindeniana*, Dipven: *Dyplotsephium venezuelense*, Disemp: *Disterigma empetrifolium*, Gram: Gramíneas, Hel: Helecho, Hyplar: *Hypericum laricifolium*, Lycia: *Lycopodium clavatum*, Nvasc: No vasculares, Perpro: *Pernettya prostrata*,

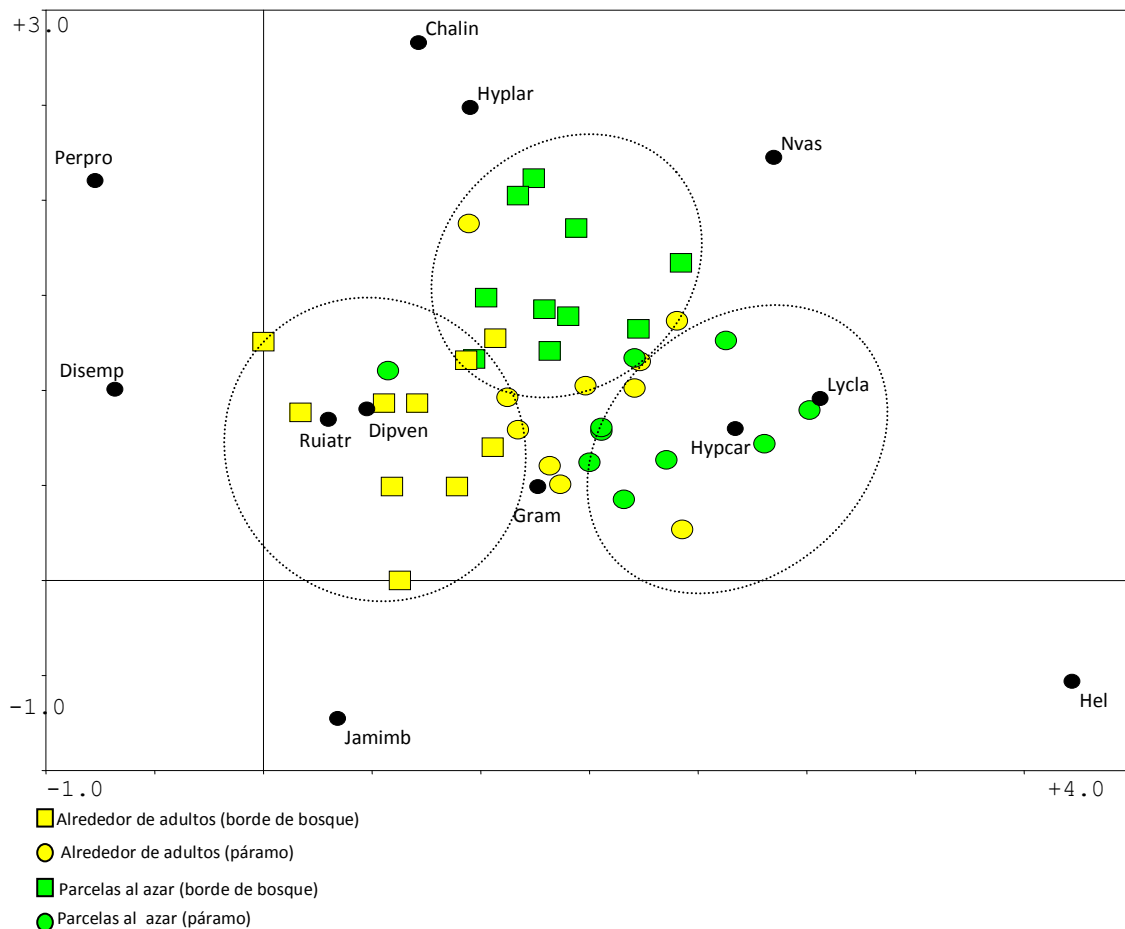


Figura 22. Análisis de Correspondencia Linearizado (ACL) de la matriz de cobertura de las diferentes especies en las parcelas de 0,25m de radio ubicadas al azar y en la vecindad inmediata de *D. venezuelense* en el borde del bosque y el páramo (3420 m). Se presentan el primer y segundo eje de ordenación (13,1 y 11% de varianza). Cuadrados amarillos: vecindad de adultos en borde del bosque, Círculos amarillos: vecindad de adultos en páramo, Cuadrados verdes: parcelas aleatorias en borde, Círculos verdes: parcelas aleatorias en páramo. Puntos negros: especies y plantas no vasculares. Chalín: *Chaetolepis lindeniana*, Dipven: *Dyplostephium venezuelense*, Disemp: *Disterigma empetrifolium*, Gram: Gramíneas, Hel: Helecho, Hyplar: *Hypericum laricifolium*, Hypcar: *Hypericum caracasenum*, Jamimb: *Jamesonia imbricata* Lycia: *Lycopodium clavatum*, Nvas: No vasculares, Perpro: *Pernettya prostrata*, Ruiatr: *Ruilopezia atropurpurea*.

2.4. DISCUSIÓN

En esta sección contrastamos nuestros resultados con los de otros estudios acerca del establecimiento de leñosas en la línea de árboles tanto en el trópico como en zonas templadas. Así mismo, discutimos cómo pudiera influenciar el proceso de establecimiento de árboles en zonas abiertas la dinámica del límite de los bosques montanos.

2.4.1. DENSIDAD DE *Diplostephium venezuelense* y *Cybianthus marginatus*

Nuestros resultados muestran que hay cambios claros en la densidad de individuos de *D. venezuelense* y *C. marginatus* a lo largo del gradiente altitudinal. Ambas especies tienen su óptimo de abundancia en la zona de transición entre el bosque y el páramo donde tienen las mayores densidades (figuras 11 y 12). Estos resultados coinciden con los reportados por otros autores en ecotonos de transición bosque páramo, para especies del género *Diplostephium* en Colombia (Van der Hammen & Cleff 1986), Ecuador (Wille y col. 2002, Bader 2007a) y Perú (Young & León 2006). En nuestro sitio de estudio, otros autores reportan también que *C. marginatus* es una especie dominante dentro de sitios de bosque en esta zona de transición (Berg & Sushi 2001; Ramírez 2008, Yáñez 1998).

En la menor altitud estudiada (3260m) (Figura 11), dentro de la matriz de bosque continuo, encontramos que *D. venezuelense* está ausente, mientras que *C. marginatus* está presente, pero en muy bajas densidades. A una altitud de 3350m donde hay una matriz de bosque con islas de páramo, *C. marginatus* se encuentra presente en los tres sitios (Bosque, borde de bosque y páramo) con su mayor densidad en el interior de bosque y borde de bosque, en tanto que en el páramo sus densidades son muy bajas, siendo la especie dominante de los

bosques (ver también Ramírez 2008); igualmente, *D. venezuelense* a esta altitud está presente en los tres sitios, con su mayor densidad en el páramo y en el borde de bosque con muy bajas densidades en el interior del bosque. Es decir, mientras que *D. venezuelense* pudiera caracterizarse como una especie de borde y páramo, *C. marginatus* pudiera caracterizarse como una especie que tiene su óptimo de abundancia en el interior y borde de bosques. Este tipo de patrón de distribución pudiera ser debido a diferencias en la capacidad de tolerancia a los factores ambientales limitantes en el páramo como los altos niveles de radiación, las bajas temperaturas, etc. (ver capítulo 3).

2.4.2. Estructura de tamaños de poblaciones de *D. venezuelense* y *C. marginatus*

2.4.2.1. Población de *D. venezuelense*

Teniendo en cuenta la estructura de tamaños de la población de *D. venezuelense* en las dos altitudes (3350m y 3420m) y en los sitios de interior de bosque, borde de bosque y páramo, se encontró mayor densidad de individuos en la clase de tamaño <5cm, que son individuos que posiblemente estén recién establecidos. A una altitud de 3350m encontramos que los individuos <5cm se encuentran principalmente en el páramo, pero los individuos >30cm no solo se encuentran en altas densidades en la zona de páramo sino también en el borde de bosque, sugiriendo que a esta altitud la especie pudiera estar colonizando el páramo desde el borde del bosque.

En contraste, a 3420m de altitud la especie presentó las mayores abundancias en las cuatro clases de tamaño en el sitio de borde de bosque, disminuyendo las densidades en el páramo. De hecho, en las zonas de borde la supervivencia de los juveniles durante el período desfavorable (época seca) también es mayor que en los páramos. La capacidad de *D. venezuelense* de establecerse en páramos abiertos bajos y su alta abundancia en los bordes de las islas de bosque a

mayores altitudes sugiere que esta especie pudiera actuar como pionera en escenarios de cambio climático que creen condiciones más favorables para su establecimiento en zonas de páramo abierto.

2.4.2.2. Población de *C. marginatus*

Como se puede observar en la figura 14, en *C. marginatus* hay cambios en la densidad de las diferentes clases de tamaño con el incremento de la altitud, pues mientras los individuos juveniles tienen mayores densidades dentro del bosque a 3350m, ascendiendo altitudinalmente estos son más abundantes en borde de bosque a 3420m; en contraste, los adultos tienen una tendencia diferente, pues estos que tienen su mayor abundancia en borde de bosque e interior de bosque a 3350 y disminuyen fuertemente su densidad con el incremento de la altitud. Sin embargo, hay una alta variabilidad entre réplicas.

Resultados similares en cuanto a altas densidades de juveniles en el borde de bosques se encontraron en “fragmentos” de bosques de *Polylepis pauta* y *Polylepis incana* por lo que Cierjacks y col. (2007) sugieren un efecto de borde donde hay un alto reclutamiento debido posiblemente a los requerimientos de luz de la especie. Wardle (1985) describe patrones similares para *Nothofagus* en Nueva Zelanda revelando que las condiciones fuera del bosque impiden la supervivencia de plántulas.

En *C. marginatus* en nuestra área de estudio, llama la atención que a 3350m hay más densidad de adultos que de juveniles, lo cual pudiera indicar que hay: 1) Poca producción de semillas, 2) Baja viabilidad de las semillas, 3) Limitaciones en la dispersión, 4) Bajas tasas de germinación, 5) Alta mortalidad de plántulas, 6) Que anterior a la época estudiada hubo alta mortalidad de individuos. También es posible que en esta especie predomine la reproducción clonal (se observaron en campo muchos rebrotes que no fueron contabilizados como juveniles independientes en este estudio). De hecho, el predominio de este tipo de reproducción ha sido reportado para muchas especies leñosas en zonas de alta

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE
PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

montaña (ver Korner 1999, Bader 2007a, Cierjacks y col. 2007, Cáceres 2008). Esto también contribuiría a explicar la baja densidad de juveniles y plántulas independientes. Sin embargo, a 3420m la mayor densidad de individuos esta presente en las menores clases de tamaño, lo que pudiera indicar que en estos sitios las poblaciones de la especie son más recientes.

2.4.3. VECINDAD INMEDIATA DE *D. venezuelense*

2.4.3.1. Vecindad en juveniles

Encontramos que los individuos juveniles de *D. venezuelense* que se establecen en áreas de bordes de bosque y páramo, se encuentran fuertemente asociadas a áreas rocosas y presentan en su vecindad una estructura de la comunidad vegetal característica, diferente de la estructura de la vegetación promedio en el área de estudio (Figura 16 y Figura 21). Así, tanto la estructura local de la comunidad de plantas en la vecindad inmediata de los juveniles como las características del sustrato sugieren que es posible identificar “sitios seguros” de establecimiento de juveniles de *D. venezuelense* que difieren de las condiciones promedio del área.

Como vimos en la sección anterior, a 3420 m, los sitios de borde de bosque tienen el mayor potencial de reclutamiento para la especie, además de estar asociados a valores más altos de supervivencia de juveniles durante la época seca. En los bordes, la especie parece establecerse preferencialmente en zonas con una alta densidad de *Lycopodium clavatum* y *Disterigma empetrifolium* (Figura 15). Estas dos especies son rastreras y muy dominantes a lo largo del ecotono en nuestra zona de estudio (Berg & Sushi 2001). *D. empetrifolium*, es una ericácea leñosa que es dominante en zonas de páramo y bosque paramero en Ecuador (Parque Nacional Podocarpus) (Keating 1999). Esto sugiere que estas especies actúan como potenciales facilitadoras para el establecimiento de *D.*

venezuelense. Sin embargo, no conocemos los mecanismos por los cuales pudiera darse esta facilitación; un gran número de factores ambientales estresantes que ocurren a lo largo de la línea de árboles pudieran ser potencialmente minimizados por las especies vecinas. En áreas alpinas tropicales y templadas algunos de los factores mencionados incluyen la protección contra fotoinhibición (Bader 2007a, Germino & Smith 1999, 2000), la reducción de la posibilidad de congelamiento y la protección de la herbívora. Sin embargo, dado que las especies asociadas positivamente con los juveniles de *D. venezuelense* no son especies que generen un dosel denso, sugerimos que no están ofreciendo a los propágulos protección de las altas radiaciones, sino más bien que pudieran crear micrositios donde las condiciones de humedad o disponibilidad de nutrientes son mayores y favorecen el establecimiento de *D. venezuelense*. Otra posibilidad es que no exista una interacción de facilitación ya que estas especies pudieran simplemente compartir requerimientos micro-ambientales similares (ej. disponibilidad de nutrientes, microclima local, etc.). Por otra parte, la asociación entre *D. empetrifolium* con individuos de *Diplostephium* spp y *D. huertassi* ya se ha evidenciado en el subparamo húmedo de la Cordillera Oriental Colombiana (Van der Hammen & Cleff 1986). Sin embargo, en el anterior trabajo, no manejan una asociación a escala local sino a nivel de la comunidad vegetal en su conjunto.

Por otro lado, se encontraron coberturas de plantas no vasculares significativamente menores alrededor de los juveniles de *D. venezuelense* que las registradas en promedio en los sitios de borde de bosque (Figura 15, Figura 21). Esto indica que probablemente las plantas no vasculares tienen efectos negativos en el establecimiento de *D. venezuelense* (sin que podamos descartar que tengan requerimientos de micro-hábitat muy contrastantes). Es interesante que para *Polylepis australis* se ha reportado también una correlación negativa entre la abundancia de plántulas y la cobertura de musgos y helechos, lo cuál ha sido atribuido a la producción de sustancias alelopáticas (Enrico y col., 2004). Sin embargo, es necesario realizar estudios más detallados sobre el rol de las plantas

no vasculares en el establecimiento de leñosas a lo largo de la línea de árboles. En plántulas de *Picea engelmannii* y *P. glauca* (especies que están colonizando la tundra), los líquenes crean un ambiente inhospitalario para el establecimiento (Fraser 1956, Cowles 1982 citados por Scott 1987), en tanto que los musgos parecen acelerar el establecimiento en *Picea glauca* (Morin & Payette 1984 citados por Scott 1987).

Otra especie que mostró una relación espacial negativa con los juveniles de *D. venezuelense* en nuestro estudio fue el arbusto paramero *Chaetolepis lindeniana*. Cabe resaltar que este arbusto es el dominante en los páramos de mayor altitud en nuestro sitio de estudio (Ramírez 2008).

En los sitios de páramo abierto a la misma altitud, se encontró una cobertura significativamente mayor del arbusto paramero *H. laricifolium* en la vecindad inmediata de las plántulas de *D. venezuelense* respecto al promedio ambiental (que de hecho fue de 0 individuos/m²). La ausencia de *H. laricifolium* en las parcelas ubicadas al azar en el páramo muestreado posiblemente se debe a que: a) en estos páramos de pajonal fuertemente dominados por *Calamagrostis* sp., *H. laricifolium* no es una especie abundante (con abundancias relativas menores al 10% en términos de cobertura, Ramírez 2008); b) las superficies muestreadas con las microparcels de 10 cm de radio es muy pequeña para permitir la detección de la especie. Por otro lado, las coberturas de *D. empetrifolium* y *L. clavatum*, fueron también mayores en la vecindad de *D. venezuelense* que el promedio ambiental, aunque las diferencias en este caso no fueron estadísticamente significativas.

Es interesante que la densidad de las gramíneas fuera ligeramente más alta en la vecindad de los juveniles que en el promedio de las áreas de páramo, aunque de nuevo las diferencias no fueron significativas. Así, no encontramos evidencias claras de facilitación de la cobertura de gramíneas sobre el establecimiento de los juveniles relacionadas a una asociación espacial positiva. Sin embargo, la cobertura alta y relativamente homogénea de gramíneas en estos páramos de

pajonal, posiblemente dificulte detectar relaciones espaciales entre estas y el establecimiento de las leñosas (lo cual no implica que la cobertura de las mismas no genere condiciones microclimáticas favorables). En este tipo de ambientes tropicales de ecotono bosque-páramo se ha propuesto que las gramíneas facilitan el establecimiento de leñosas debido a que proveen sombra (Bader 2007a). En contraste, en especies arbóreas templadas como *Pinus silvestris* (Castro y col. 2002) y *P. mugo* (Dullinger y col. 2003), el establecimiento de juveniles es impedido por la competencia con las gramíneas por luz, obstruyendo su expansión sobre las praderas alpinas.

Al observar los resultados del análisis multivariado se confirma la existencia, tanto en las zonas de borde como de páramo, de una estructura de la comunidad claramente diferenciada entre la vecindad inmediata de los juveniles de *D. venezuelense* y la comunidad vegetal promedio en estas áreas.

Los resultados también indican que hay altas densidades de juveniles co-específicos de *D. venezuelense* en la vecindad de los juveniles, sugiriendo una fuerte agregación espacial en este estadio (figura 20) tanto en sitios de borde de bosque como de páramo. Este tipo de agregaciones espaciales en el estadio juvenil ha sido reportada para otras especies de la zona de páramo como *Espeletia schultzii* (Llambí 2002). Lamentablemente, no se registró la densidad de juveniles en la vecindad de los adultos, lo cual hubiera permitido evaluar el posible papel de estos como nodrizas en el establecimiento de juveniles. Aunque los datos de cobertura de juveniles en la vecindad de los adultos no dan una indicación clara de que exista una asociación espacial positiva entre ambos estadios en el caso del páramo, si sugieren la existencia de este tipo de efecto nodriza en condiciones de borde. En este caso, se observa una cobertura significativamente mayor de co-específicos, en la vecindad de los adultos que en el promedio ambiental.

Por otro lado, encontramos que los juveniles de la especie tienden a establecerse principalmente sobre sustrato rocoso tanto en el borde de bosque como en el

páramo, siendo la asociación más fuerte en las zonas de páramo (en el caso de los adultos también se observó este mismo comportamiento). La agregación local entre los juveniles de *D. venezuelense* y pequeñas “islas” rocosas pudiera deberse a que estas crean condiciones microambientales favorables desde el punto de vista hídrico o térmico. Este sería un mecanismo que actúa a una escala mucho más pequeña que la asociación reportada en la literatura entre los bosques de *Polylepis* y escarpes rocosos que funcionan como refugios térmicos (Goldstein y col. 1994, Enrico y col. 2004).

2.4.3.2. Vecindad inmediata de adultos de *D. venezuelense*

Al analizar la cobertura de los vecinos alrededor de adultos de *D. venezuelense* (Figura 17), solo en el caso de los bordes se detectaron algunas diferencias. En este caso, llama la atención que se mantiene una cobertura menor de plantas no vasculares en la vecindad de los adultos, manteniéndose mayor cobertura de *Disterigma empetrifolium* y a la vez hay mayor cobertura de individuos de *D. venezuelense* (ver arriba). Por otro lado, también llama la atención que las especies leñosas presentes en la vecindad inmediata de adultos de *D. venezuelense* y en el ambiente promedio, son leñosas pertenecientes a la zona de páramo. No se detectó ninguna leñosa del interior de bosque que pudiera establecerse bajo la copa de los arbolitos de *D. venezuelense*. Esto contradice la hipótesis sugerida por Ramírez (2008), que *D. venezuelense*, al ser una de las pocas leñosas arbóreas capaces de establecerse en páramos abiertos, pudiera facilitar el establecimiento de otras leñosas provenientes del bosque bajo su copa, y cuestiona su posible papel como promotora en el proceso de avance del bosque sobre el páramo.

En síntesis, los resultados presentados en este capítulo apoyan nuestras hipótesis de que el establecimiento de *D. venezuelense* pudiera depender de “micrositios” favorables que pueden estar asociados a variaciones locales en la

cobertura de la vegetación y la presencia de rocas, como se ha observado en otras especies leñosas en la zona alpina en áreas templadas (Maher y *col.*, 2005, Castro y *col.* 2004; Choler y *col.* 2001, Bekker, 2005).

BIBLIOGRAFÍA

- Azócar A. & M. Monasterio. 1980, Estudio de la variabilidad meso y micro climática en el Páramo de Mucubají. En: Monasterio, M. (Ed). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 225-262
- Bader M., Geloof I. & M. Rietkerk. 2007a. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant ecology*. 191:33-45
- Bader M., Rietkerk M & A. Bregt. 2007b. Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 39: 3
- Becker M. 2005. Positive feedback between tree establishment and patterns of subalpine forest advancement, Glacier National Park, Montana, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37: 97–107
- Berg A. & S. Suchi. 2001. La vegetación de los páramos La Aguada, La Fría y Espejo en los Andes Venezolanos. *Plántula*, 3: 47-64
- Black R. & L. Bliss. 1980. Reproductive ecology of *Picea mariana* (Mill.)BSP. At treeline near Inuvik, Northwest Territories, Canada. *Ecological Monographs* 50:331-354
- Black R. & L. Bliss. 1980. Reproductive ecology of *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. at tree line near Inuvik, NWT, Canada. *Ecological monographs*, 50:331-354
- Cáceres Y. 2008. Intercambio gaseoso y mecanismos de resistencia a bajas temperaturas de *Vaccinium meridionale*, en el páramo de “La Aguada”. Mérida-Venezuela. Trabajo especial de Grado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Callaway R. Walker. L. 1997. Competition and facilitation; A synthetic aproach to interactions in plant communities. *Ecology*. 78(7): 1958-1965
- Callaway R. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review*, 61: 306-349.
- Camarero J. & E. Gutierrez. 1999. Patrón espacial de un ecotono bosque subalpino-pastos alpinos (Las Cutas, Ordesa, Pirineos Centrales). *Invest. Agr. Sist. Recur. For.* 8: 171-205
- Camarero J. Gutierrez, E. & M. Fortin. 2000, Spatial pattern of subalpine forest-alpine grassland ecotones in the Spanish Central Pyrenees. *Forest Ecology and Management*. 134: 1-16.
- Castro J., Zamora R., Hodar J. & J. Gómez. 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*. 92: 266–277
- Choler P., Michalet R. & R. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Journal of Ecology*, 82: 3295-3308.

- Cierjacks A., Wesche A. & I. Hensen. 2007. Potential lateral expansion of *Polylepis* forest fragments in central Ecuador. *Forest Ecology and Management*. 242: 477-486
- Cuevas J. 2002. Episodic regeneration at the *Nothofagus pumilio*. alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. *Journal of Ecology* 90 :52–60
- Dullinger S. Dirnböck, T. & 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
- Dyer J. & K. Moffett. 1999. Meadow Invasion from High-Elevation Spruce-Fir Forest in South-Central New Mexico. *The Southwestern Naturalist*, Vol. 44, No. 4, 444-456
- Enrico L., Funes. G., & M. Cabido. 2004. Regeneration of *Polylepis australis* Bitt. in the mountains of central Argentina. *Forest Ecology and Management* 190: 301–309
- French D., Miller G. & R. Cummins. 1997. Recent development of high-altitude *pinus sylvestris* scrub in the northern Cairngorm Mountains, Scotland. *Biological conservation*, 79 :133-144.
- Germino M. & W. Smith. 1999. Sky exposure, crown architecture, and low temperature photoinhibition in conifer seedlings at alpine treeline. *Plant cell and environment* 22: 407-415.
- Germino M. & W. Smith. 2000. Differences in microsite, plant form, and low-temperature photoinhibition in alpine plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 32:388–396.
- Germino M. & W. Smith. 2001. Relative importance of microhabitat, plant form and photosynthetic physiology to carbon gain in two alpine herbs. *Functional Ecology* 15:2, 243–251
- Goldstein G., Meinzer F. & 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
- Greig-Smith P. 1983. Quantitative Plant Ecology. University of California Press, Berkeley.
- Grime J. 1979. Plant strategies and vegetation processes. New York: J. Wiley & Sons
- Harper J. 1977. Population Biology of plants, academic press, New York
- Hutchings M. 1997. The structure of plant populations. En: Crawley, M.J (ed). *Plant ecology*. Oxford: Blackwell science. 325-359pp
- Janzen, D.. 1970, Herbivores and the number of the tree species in tropical forest. *American naturalist*, 104: 501-508
- Keating P. Changes in Paramo Vegetation Along an Elevation Gradient in Southern Ecuador. *Journal of the Teorical Botanical Society*, Vol. 126, No. 2.
- Körner Ch. & J. Paulsen. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31: 713–732

- Körner Ch. 1999. Alpine plant life. Foundation plant ecology of high mountain ecology stem. Springer. Germany.
- Lescop-Sinclair K. & Payette S. 1995 Recent advance of thearctic treeline along the eastern coast of Hudson Bay. *Journal of Ecology*, 83: 929–936
- Llambí L. 2002. Old-field succession in the high tropical Andes. Ecophysiology, local spatial interactions and plant community development. Tesis de Doctorado, Universidad de York, Londres, Inglaterra.
- Llambí L., Law R. & A. Hodge. 2003. Temporal changes in local spatial structure of late-succesional species: establishment of an Andean caulescent rosette plant. *Jornal of Ecology*, 92: 122-131.
- Maher E., Germino M. & N. Hasselquist. 2005. Interactive effects of tree and herb cover on survivorship, physiology, and microclimate of conifer seedlings at the alpine treeline-ecotono. *Canadian Journal of Forest Research*. 35: 567-574
- Moir L. & Huckaby L. Displacement Ecology of Trees near Upper Timberline. En: Bears: Their Biology and Management, Vol. 9, Part 1: A Selection of Papers from the Ninth International Conference on Bear Research and Management, Missoula, Montana. February 23-28, 1992, (1994), pp. 35-42
- Monasterio M. & S. Reyes. 1980, Diversidad ambiental y variación de la vegetación en los páramos de los Andes Venezolanos. En: M. Monasterio (Ed). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*, Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela: 47-91.
- Okitsu S. 1997. Distribution, grow and regeneration of *Larix gmelinii* (Rupr) along the timberline ecotone of Mt. Dal’Nyaya ploskaya, central Kamchatka. *Polar Biology* 10, 179-187
- Payette S., Deshayes J. & H. Gilbert. 1982. Tree seed populations at the treeline in Riviere aux Feuilles Area, Northen Quebec, Canada. *Artic, antartic and alpine research* 14:215-221
- Pugnaire F & M. Luque. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93: 42-49.
- Ramírez L. 2008. Estructura de la vegetación en la zona de transición entre el bosque y el páramo en la sierra Nevada de Mérida. Trabajo especial de Grado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Ramsay P. & E. Oxley. 1996. Fire temperatures and postfire plant community dynamics in a Ecuadorian grass páramo. *Vegetatio*, 124:129-144
- Ramsay P. 2001. Diurnal temperature variation in the major growth forms in a Ecuadorian páramo plant community. En: Ramsay, PM. (Ed). *The ecology of volcan Chiles: High altitude ecosystems of the Ecuador-Colombia border*. 101-112.
- Scott P, Hansell R. & D Fayle. 1987. Establishment of White Spruce Populations and Responses to Climatic Change at the Treeline, Churchill, Manitoba, Canada. *Arctic and Alpine Research*, Vol. 19, No. 1,45-51

- Shrestha B., Ghimire B, Lekhak H. & P. Jha. 2007. Regeneration of Treeline Birch (*Betula utilis* D. Don) Forest in a Trans-Himalaya. *Mountain Research and Development*; 27, 3
- Smith A. 1981. Growth and population dynamics of Espeletia (Compositae) in the Venezuela Andes. *Smithsonian contributions to botany*. 48:1-45
- Smith A. 1984. Postdispersal parent-offspring conflicts in plants: antecedent and hypothesis from the Andes. *American naturalist*. 123:354-370.
- Turkington R. & H. Harper. 1979. The grow, distribution and neighbour relationships if *Trifolium repens* in a permanent pasture. Ordination, pattern and contact. *Journal of Ecology* 67:201-218
- Urbanska K. 1997. Safe sites-interface of plant population ecology and restoration ecology. En: Urbanska, K.M. Webb, N.R. & P.E. Edwards (Eds). *Restoration Ecology and sustainable development*. United Kingdom. 81-110
- Van Der Hammen T & A. Cleef. 1986. Development of high andean páramo flora and vegetation. En: Vuilleumier F. y Monasterio M. (eds.). *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford. 153-201 pp.
- Vareschi W. 1970. Flora de los páramos. Universidad de Los Andes (Eds). Mérida, Venezuela.
- Wardle P. 1985. New Zealand timberlines. Grow and survival of native and introduce tree species in the Crairburn Range, Canterbury. *New Zealand Journal of Botany*, 23:219-234
- Wardle P. & M Coleman. 1992. Evidence for rising upper limits of four native New Zeland forest trees. *New Zeland Journal of Botany*. 30:303-314
- Wiegand T., Camarero J., Ruger N. & E Gutiérrez. 2006. Abrupt population changes in treeline ecotones along smooth gradients. *Journal of Ecology* 94: 880-892
- Wille M., Hooghiemstra H., Hofstede R., Fehse J. & J Sevenik. 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
- Yáñez A. 1998. Análisis de la distribución de especies vegetales a lo largo de un gradiente altitudinal páramo-selva nublada del parque nacional Sierra Nevada, Venezuela. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela
- Young K. & León B. 2006. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. B*. 362. Pag 263-272

CAPÍTULO 3. RESPUESTA A LAS BAJAS TEMPERATURAS Y LA RADIACIÓN EN LA FASE DE ESTABLECIMIENTO DE *Diplostephium venezuelense* Cuatrec y *Cybianthus marginatus* Benth.

INTRODUCCIÓN

La extensión del bosque por encima de la línea de árboles depende de la habilidad de los árboles para establecerse en ambientes abiertos de alta montaña. Dicha habilidad puede estar influenciada por la interacción de diferentes factores bióticos y abióticos, como: bajas temperaturas, exceso de radiación solar, interacciones de competencia y/o facilitación con la vegetación de páramo, disponibilidad de nutrientes del suelo, patrones de dispersión, distancia a la fuente de propágulos y frecuencia de disturbios (ej. fuego, pastoreo) entre otros.

Una de las principales características del clima en la alta montaña tropical es la alta variabilidad climática de los ciclos diarios, con temperaturas congelantes durante las primeras horas de la mañana (Sarmiento 1986). Se ha planteado que la temperatura es uno de los principales factores que determina el reclutamiento, supervivencia, productividad y distribución geográfica de las plantas (Sakai & Larcher, 1987). Según Tranquilini (1979), la temperatura puede

determinar la distribución altitudinal de los árboles de dos formas: por un lado, afectando directamente la supervivencia por medio de la ocurrencia de temperaturas congelantes que pueden causar daños en las plantas; por otro lado, las bajas temperaturas disminuyen las tasas de fotosíntesis, lo que puede dar lugar a un balance de carbono negativo.

Según Körner (1999), las temperaturas congelantes pudieran afectar el crecimiento, especialmente a nivel celular, y el límite altitudinal de los árboles se extendería hasta la altitud donde los tejidos puedan sobrevivir bajo condiciones de bajas temperaturas inducidas por la sombra generada por el dosel del bosque. Como consecuencia, Körner plantea que las raíces no reciben suficiente calor para continuar la división celular, teniendo los árboles umbrales específicos entre 5 y 7°C de temperatura promedio anual en la zona radicular a nivel global.

Las plantas que se encuentran en altitudes elevadas han desarrollado mecanismos que les permiten soportar temperaturas congelantes; estos mecanismos se pueden dividir en dos categorías: la “**evasión**” y la “**tolerancia**” al congelamiento (Levitt 1980). En plantas leñosas de la alta montaña tropical se han encontrado mecanismos tanto de evasión (Squeo y col.1991; Azócar & Rada 2006) como de tolerancia (Rada y col.2001).

La **evasión** ha sido observada en *Polylepis sericea*, una especie arbórea de la alta montaña tropical, que se encuentra por encima de la línea de árboles con un patrón de distribución marcadamente insular, asociado a las paredes rocosas, los cuales pueden considerarse como verdaderos refugios térmicos (Azócar & Monasterio 1980). En arbustos como *Hypericum laricifolium*, *Hinterhubera lanuginosa* y *Valeriana parviflora*, Alvizu (2004) reporta que a medida que se asciende en el gradiente altitudinal (entre el piso andino y altiandino) aumentan su capacidad de evasión a través del sobreenfriamiento.

Según Azócar y Rada (2006), los mecanismos de evasión son suficientes cuando las temperaturas mínimas no descienden por debajo de -12°C, el cual parece

representar el límite de evasión al congelamiento. Cuando las temperaturas mínimas están por debajo de este nivel, en general, las plantas responden tolerando el congelamiento (Azócar y col.1988; Sakai & Larcher 1987). Es decir, que la respuesta adaptativa depende fundamentalmente del régimen microclimático térmico al cual las plantas están expuestas.

En la alta montaña, la tasa de mortalidad de plántulas y juveniles usualmente es influenciada por las temperaturas. Las plántulas pequeñas sufren de mayor estrés térmico (ya que las variaciones de temperatura tienden a ser más extremas cerca de la superficie del suelo), y las plantas jóvenes son menos resistentes que los adultos de la misma especie (Larcher 1995; Azócar y Rada 2006). Pero no solo la temperatura puede determinar el establecimiento de plántulas y juveniles. La combinación de bajas temperaturas nocturnas y altas radiaciones tienen una potencial importancia en el establecimiento de plántulas de especies leñosas en áreas templadas (Germino & Smith 1999, 2000, 2001) y posiblemente, en zonas montañas tropicales (Bader y col, 2007, Fetene y col. 1997). La combinación de las temperaturas congelantes seguidas de altas radiaciones, ha sido interpretada recientemente dentro del contexto de la fotoinhibición de la fotosíntesis (Jordan & Smith 1994).

Long y col. (1994) definieron la fotoinhibición como la disminución dependiente de la luz de la fotosíntesis que resulta en una aparente reducción de la eficiencia cuántica, un aumento en la fluorescencia de la clorofila a (Chl a), y disminución de las tasas de fotosíntesis a saturación lumínica, bajo exposición prolongada a luz excesiva. El proceso fotoinhibitorio se basa principalmente en una inactivación del sistema transportador de electrones en los tilacoides, cuyo efecto dominante es la alteración de los centros de reacción del fotosistema II (PSII), lo que conduce a un descenso de la eficiencia fotoquímica primaria de la fotosíntesis (Krause y col, 1999).

La energía lumínica, capturada por las clorofilas y carotenoides del complejo antena tilacoidal, es transferida al centro de reacción del PSII, donde la

separación de cargas inducida por fotones tiene lugar entre el aceptor y dador primario de electrones. El complejo PSII es una de las multi-subunidades de los tilacoides, y está compuesto por más de 30 proteínas. Las proteínas D1 y D2 son de particular importancia. Bajo iluminación excesiva de luz visible, la proteína D1 se convierte en blanco de fotodaño, el cual inhibe el transporte de electrones en el fotosistema II. La degradación de la proteína D1 (proteína de unión al centro de reacción del PSII), ha sido sugerida como el sitio inicial causante de fotoinhibición (Krause y *col.*, 1999).

Además del exceso de luz, otros factores de estrés ambiental tales como bajas, altas temperaturas, déficit hídrico y deficiencia de nitrógeno pueden conducir a la fotoinhibición aún con luz moderada (Tezara y *col.*, 2005). La fotosíntesis se inhibiría a baja temperatura debido a la reducción en el transporte de electrones del PSII, causada por daños en el centro de reacción del mismo fotosistema y por un incremento de la velocidad de disipación no radiativa (emisión de calor) de la energía de excitación (NPQ coeficiente de extinción no fotoquímico) (Demmig-Adams y *col.* 1996; Krause y *col.*, 1999).

Los procesos de fotoinhibición asociados a bajas temperaturas han sido estudiados en zonas templadas (Germino & Smith 1999, 2000, 2001, Maher y *col.*, 2005) y en zonas montañas tropicales Africanas (Fetene y *col.* 1997). Sin embargo, no existen estudios previos sobre este proceso en los altos Andes tropicales. En el caso del límite bosque-páramo, los estudios han sido enfocados hacia la presencia de adaptaciones anatómicas, encontrándose que las especies leñosas que se regeneran naturalmente en zonas abiertas de páramo, inmediatamente por encima del dosel continuo del bosque, tienen adaptaciones para protegerse del efecto de las altas radiaciones. Entre estas adaptaciones se encuentra la pubescencia de las hojas (que pudiera contribuir a reflejar el exceso de radiación incidente), la producción de pigmentos fotoprotectores y el incremento del grosor de la hoja con la altitud (Bader y *col.* 2007).

En especies típicas de zonas de páramo abierto como las pertenecientes al género *Espeletia*, se ha reportado un incremento del espesor de la hoja y la pubescencia con la altitud (Meinzer & Goldstein 1985; Meinzer y col 1985; Cross 2001). Adicionalmente Cross (2001) propone que la pubescencia, aunque puede ser importante como una adaptación a bajas temperaturas y baja disponibilidad de agua, también influye en la reflexión de los altos niveles de radiación UV registrados en la alta montaña tropical.

Por otro lado, muchas especies de árboles pueden establecer propágulos viables solo dentro de la sombra del bosque. Dicha dependencia es común en muchos ecosistemas naturales (Callaway 1995) y pudiera ser importante en la dinámica del ecotono de la línea de árboles (Bader y col. 2007). Por ejemplo, la cobertura de las gramíneas y de los árboles sobre las plántulas facilitan la supervivencia de *Pinus albicaulis*, *Picea engelmannii* y *Abies lasiocarpa* (Germino & Smith 1999, Maher y col. 2005), porque la cobertura de los árboles disminuye la radiación solar.

Lo anterior nos lleva a plantearnos que las bajas temperaturas y altas radiaciones pudieran ser factores limitantes en el establecimiento de leñosas en zonas de páramo abierto por encima del límite forestal montano tropical. Así mismo, la densa cobertura de gramíneas presente en los páramos de pajonal por encima del bosque continuo pudiera contribuir a mitigar este efecto, protegiendo a los juveniles de los altos niveles de radiación del páramo y facilitando el establecimiento de las leñosas.

Para evaluar estas preguntas, comparamos en la zona de transición bosque-páramo en la Sierra Nevada de Mérida, los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas y la respuesta de la supervivencia y la fotosíntesis a cambios en los niveles de radiación de: *Cybianthus marginatus* (especie que se encuentra dentro de bosques a lo largo del ecotono de la línea de árboles y que no es exitosa colonizando áreas de páramo abierto) y *Diplostephium venezuelense* (especie

exitosa colonizando áreas abiertas de páramo a lo largo del ecotono de la línea de árboles).

Los objetivos de este capítulo son:

Objetivo específico 1. Evaluar y comparar las temperaturas del aire y los niveles de radiación incidentes bajo el dosel de un bosque paramero y en un páramo abierto adyacente.

Hipótesis 1. Las temperaturas promedio del aire y las temperaturas mínimas diarias serán mayores en el interior del bosque que en el páramo, en tanto que la temperatura y radiación incidente máximas serán mayores en el páramo abierto.

Objetivo específico 2. Determinar la temperatura de congelamiento y daño en hojas de juveniles de *D. venezuelense* y *C. marginatus* de la zona de contacto bosque-páramo.

Hipótesis 1. *D. venezuelense* tiene mayor capacidad de resistencia a bajas temperaturas que *C. marginatus*.

Las plantas que crecen a mayor altitud en el trópico, son las que tienen mayor resistencia a bajas temperaturas (Azócar & Rada 2006). Este mismo comportamiento se espera para *D. venezuelense*, debido a que logra establecerse en áreas de páramo y además alcanza mayores altitudes que *C. marginatus* (Briceño & Morillo 2002). *C. marginatus* pudiera ver limitado su establecimiento porque no tiene los mecanismos suficientes de resistencia a bajas temperaturas, razón por la cual permanece dentro de los bosques.

Objetivo específico 3. Analizar experimentalmente el efecto de cambios en los niveles de radiación inducidos por cambios en la cobertura de la vegetación circundante sobre la sobrevivencia y respuesta de la fotosíntesis en juveniles de *D. venezuelense* y *C. marginatus* en la zona de contacto bosque-páramo.

Hipótesis. En condiciones de mayor radiación como las experimentadas en el páramo, *C. marginatus* presenta fotoinhibición crónica por altas radiaciones mientras que *D. venezuelense* no es afectada.

En la alta montaña se reporta que los individuos no llegan a establecerse fuera del bosque debido a que la combinación de bajas temperaturas y alta radiación que conlleva a fotoinhibición crónica de la fotosíntesis en plántulas de especies de árboles causando una alta mortalidad (Germino & Smith 1999, 2000, 2001), el mismo fenómeno pudiera ser importante en zonas de páramo por encima del límite del bosque (Bader y col 2007). Además las plantas de sombra tienen bajo potencial para aclimatación fotosintética, por lo cual se espera que los individuos de especies de sombra como *C. marginatus* que sean expuestos a altos niveles de radiación, presenten fotoinhibición, mientras que las especies que se regeneran naturalmente en el páramo como *D. venezuelense* no presenten fotoinhibición crónica de la fotosíntesis puesto que tienen adaptaciones para protegerse de las altas radiaciones (Körner & Diemer 1987)

3.2. MÉTODOS

3.2.1. Variables microclimáticas.

A una altitud de 3350m dentro de una lengua de bosque y en una zona de páramo abierto adyacente, el equipo de trabajo del proyecto LEAF, colocó estaciones climáticas (HOBO Micro Station Logger H21-002). Los sensores colocados midieron simultáneamente las temperaturas del aire y radiación total (Watts/m²) cada 10 minutos (a 1,5 m de altura sobre el suelo). Utilizamos las temperaturas promedio, mínimas y máximas diarias, al igual que la radiación máxima diaria, variables que fueron evaluadas durante 21 días desde el 14 de mayo de 2008 al 4 de junio de 2008, correspondientes a los días de nuestros experimentos de manipulación de los niveles de radiación para los juveniles de las dos especies en estudio (ver abajo). Las temperaturas promedio, mínimas absolutas y máximas absolutas, y la radiación máxima, se compararon entre el bosque y el páramo por medio de una prueba *t* de medias repetidas ($\alpha=0.05$).

3.2.2. Temperatura de Congelamiento y Daño.

TEMPERATURA DE CONGELAMIENTO- Para realizar las mediciones de temperaturas de congelamiento se tomaron 3 replicas para las dos especies las cuales corresponden con las altitudes donde estas especies tienen la mayor densidad. Para cada una de las replicas se realizó lo siguiente: en campo se colectaron los individuos juveniles (<10cm de altura) completos de las dos especies en las dos altitudes.

Para *D. venezuelense* tomamos los individuos del borde de bosque y de páramo; para *C. marginatus* tomamos individuos del borde del bosque y del interior del bosque; estos fueron sumergidos en bolsas plásticas con agua para evitar que se afectaran sus potenciales hídricos durante el transporte al laboratorio. El tejido (hojas) se colocó dentro de tubos de ensayo sellados herméticamente con tapas

que poseen termopares de cobre constantan que quedaron unidos al tejido y que a su vez estuvieron conectados a una tarjeta de registro (modelo PA-7018 ICP.CON). La temperatura se registró con un computador. Los tubos de ensayo se colocaron en un baño refrigerante (Modelo Grant, Cambridge, LTD England) que permite trabajar dentro del rango de +10°C a -30°C con una tasa de enfriamiento constante, que para el caso de nuestro estudio fue de 10°C/Hora. Las temperaturas del tejido se registraron continuamente en el computador. La aparición de una exoterma, dada por la liberación de calor durante el proceso de congelamiento, indica la temperatura en la cual comienza el **congelamiento**.

TEMPERATURA DE DAÑO- Para determinar la temperatura de daño en cada una de las replicas (n=3), se tomaron 21 hojas de cada especie. Estas hojas se colocaron dentro de tubos de ensayo sellados herméticamente. Los tubos de ensayo se colocaron en un baño refrigerante (Modelo Grant, Cambridge, LTD England). Cada vez que la temperatura disminuyó 5°C se retiró tres muestras. Posteriormente, cada una de las muestras fue introducida en frascos debidamente etiquetados y dentro de una solución de agua desionizada que se colocó dentro de una nevera. 48 Horas después se tomaron medidas de conductividad eléctrica de la solución (conductividad inicial). Posteriormente, estas muestras se sumergieron en nitrógeno líquido, para que liberaran los electrolitos remanentes dentro de las células y nuevamente se llevaron a la nevera por un tiempo entre 24 a 48 horas para luego medir la conductividad eléctrica final. Finalmente se aplicó la siguiente formula:

Liberación relativa de electrolitos=conductividad inicial/conductividad final x 100

Este método, llamado el test de electrolitos (Linden, 2002), se basa en que el daño de las membranas celulares da como resultado la liberación de electrolitos (principalmente K+) de la célula. Así, determinando la cantidad de electrolitos liberados se puede estimar el daño de los tejidos.

Con el fin de determinar si la especie es evasora o tolerante al congelamiento, las temperaturas de congelamiento y daño se compararon estadísticamente con una prueba t ($\alpha=0.05$), teniendo en cuenta que si no existen diferencias significativas entre la temperatura de congelamiento y la temperatura de daño, esto sugiere que la especie en estudio es evasora al congelamiento. Por el contrario, si el tejido presenta diferencias significativas entre la temperatura de congelamiento y de daño (con temperatura de daño menores), esto es indicativo de que la especie en estudio es tolerante al congelamiento.

3.2.3. Efecto de cambios en los niveles de radiación sobre juveniles de *C. marginatus* y *D. venezuelense*

EFFECTO DE LA RADIACION EN *D. venezuelense* y *C. marginatus*- En el caso de *C. marginatus*, se colectaron 20 individuos juveniles (≤ 10 cm de largo de tallo) establecidos dentro de una zona de bosque paramero continuo a 3350 m. Estos individuos fueron trasplantados a bolsas plásticas negras dentro del mismo sustrato en el cual se encontraban y mantenidos en aclimatación bajo el dosel del bosque aproximadamente a una distancia de 2m de la estaciones HOBO. Se dejaron aclimatar durante dos meses (desde marzo a mayo de 2008). Posteriormente, 10 de los individuos fueron transportados en sus bolsas fuera de la sombra del bosque y ubicados en una zona adyacente de páramo abierto a la misma altitud (3350m) aproximadamente a 4m de la estación HOBO, de tal manera que quedaron completamente expuestas a la radiación del páramo. Los 10 individuos restantes permanecieron bajo el dosel del bosque (controles).

En el caso de *D. venezuelense*, se seleccionaron al azar 20 individuos ya establecidos (altura ≤ 10 cm) en un páramo abierto a 3350m aproximadamente a 10m alrededor de la estación climática HOBO, inmediatamente adyacente a una zona de bosque continuo. A la mitad de estos juveniles (10) se les eliminó la cobertura aérea de plantas en la vecindad inmediata (en su gran mayoría compuesta de gramíneas altas de *Calamagrostis* sp). Para eliminar esta

cobertura, las gramíneas fueron fijadas al suelo con alambres en un radio de unos 20 cm. Se evitó podar las gramíneas para no alterar otros procesos a nivel subterráneo (ej. cambios en los niveles de nutrientes producto de la muerte de las raíces de las gramíneas). Los otros 10 individuos no fueron sujetos a ninguna manipulación y funcionaron como controles.

Para cada uno de los tratamientos en las dos especies, se evaluó la supervivencia de los individuos en los tratamientos y controles. Además, se evaluó la fluorescencia de la clorofila *a* como indicador de fotoinhibición teniendo en cuenta la relación F_v/F_m (Fluorescencia variable/ fluorescencia máxima) con un fluorímetro PALM2100. Estos parámetros se evaluaron 2, 15 y 21 días después del tratamiento experimental. En el caso de la fotoinhibición la medición se realizó entre el 14 de mayo a 4 de junio de 2008 (época húmeda). Las hojas se tomaron en campo y se adaptaron a la oscuridad cubriéndolas con papel aluminio, con el fin de oxidar los centros de reacción (ver abajo). Posteriormente, se transportaron al laboratorio donde se realizaron las mediciones de fluorescencia de la clorofila.

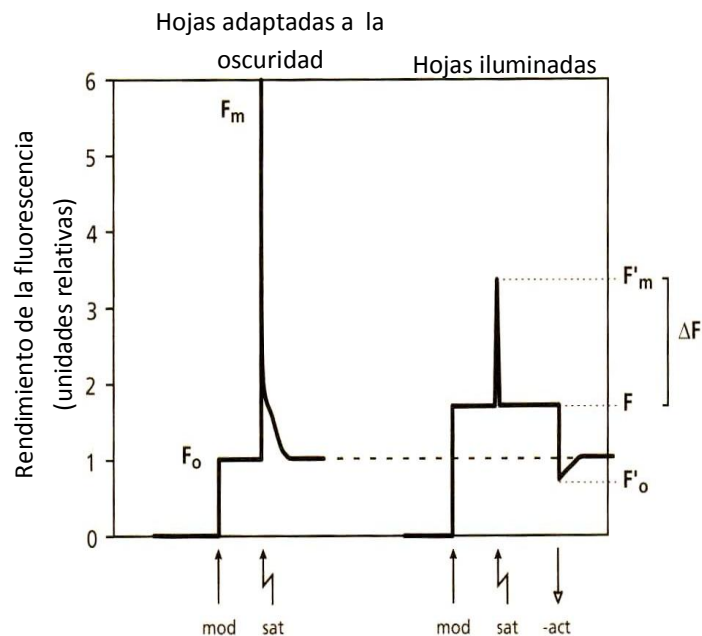


Figura 23. Secuencia de la fluorescencia en hojas adaptadas a la oscuridad. mod: luz modulada de medida, sat: pulso saturante de luz, F_o : Fluorescencia mínima, F_m : Fluorescencia máxima, F'_m :
 PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE
 PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

fluorescencia máxima en hojas iluminadas, Ft: Fluorescencia estable, F'_0 : fluorescencia mínima en hojas adaptadas a la luz .

La forma en que se realizó el cálculo de los parámetros de la fluorescencia se ejemplifica en la figura 23, que hace referencia a las mediciones típicas de fluorescencia. Las mediciones comienzan aplicando un curso de luz modulada (en hojas adaptadas a la oscuridad) de muy baja intensidad. Así, obtenemos el valor de la fluorescencia mínima (F_0). Este parámetro se determina cuando todos los centros de reacción están abiertos (totalmente oxidados), es decir que no hay ninguna restricción en el transporte de electrones. Posteriormente, se aplica un pulso de luz saturante y se toma la medida del parámetro de fluorescencia máxima (F_m), que se obtiene, debido a que se cierran momentáneamente todos los centros de reacción dando lugar a una restricción en el transporte de electrones y haciendo que toda la energía se pierda en forma de fluorescencia. La diferencia entre F_m y F_0 constituye la fluorescencia variable F_v .

Inicialmente tomamos el parámetro F_v/F_m , que hace referencia a la relación entre la fluorescencia variable y la fluorescencia máxima, es decir, es la medición del rendimiento cuántico del Fotosistema II. Este parámetro refleja el estado fisiológico del aparato fotosintético en las hojas, permitiendo estimar el grado de fotoinhibición en las plantas (bajo condiciones óptimas después de tener las hojas adaptadas a la oscuridad) este cociente asume valores óptimos cercanos a 0,83 para muchas especies de plantas (Björman & Demming 1987, Johnson *et al*, 1993). Generalmente, valores significativamente por debajo de 0,83 son indicadores de que la planta ha sido expuesta a estrés resultante en **fotoinhibición**. Este parámetro es dado por la siguiente ecuación:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$$

PROCESO FOTOQUIMICO

Eficiencia cuántica del fotosistema II (Φ_{PSII}) Este parámetro mide el rendimiento cuántico del PSII o la proporción de energía absorbida que es usada en fotoquímica. Se obtiene con la siguiente ecuación

$$\Phi_{PSII} = (F'_m - F_t) / F'_m$$

Siendo F'_m la fluorescencia máxima en la hoja posterior ha haber recibido luz, es decir en hojas previamente iluminadas; F_t hace referencia a la fluorescencia estable, que es la que se obtiene seguido de un pulso de luz saturante en hojas iluminadas.

Tasa de transporte de electrones (J). Representa la tasa de transporte de electrones fotosintética ($\mu\text{mol electrones m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$). Esta tasa es dada por la siguiente ecuación:

$$J = \Phi_{PSII} \times \text{RFA} \times 0,84 \times f \text{ (Krall y Edwards, 1992)}$$

Donde Φ_{PSII} representa la eficiencia cuántica fotoquímica; RFA corresponde a la densidad de flujo fotónico de la radiación fotosintéticamente activa medida en $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$; y f es la fracción de electrones que se transporta por el PSII dividido por el transporte total (fotosistema I y II); asumiendo que ambos fotosistemas están involucrados por igual en el transporte lineal de electrones, f es igual a 0,5.

J puede ser comparada con la tasa de asimilación de CO_2 y la evolución de O_2 . Para esta comparación se tiene en cuenta que 4 electrones deben ser transportados por cada molécula de CO_2 fijada. Sin embargo, apartir de la J no obtubimos para este estudio la asimilacion de CO_2 , ya que lo anterior no siempre ocurre o rara vez ocurre, pues el valor de $\text{ETR}/4$ no necesariamente es idéntico a la tasa de asimilación o la tasa de evolución de O_2 (discrepancias pueden resultar si ocurre flujo de electrones hacia fotorespiración, o si ocurre reducción del nitrito, entre otros procesos fisiologicos que requieren de la utilización de electrones).

EL COEFICIENTE DE EXTINCIÓN FOTOQUIMICO (**qP**)- Indica la proporción de los centros de reacción del PSII que están abiertos. Una expresión alternativa de esto es $1 - qP$, la proporción de los centros de reacción que están cerrados y es a veces llamada “presión de excitación sobre el PSII”. Φ_{PSII} y qP pueden relacionarse con un tercer parámetro, F_v/F_m (Genty y col.1989 en Maxwell & Johnson 2000); este es una medición de la eficiencia intrínseca (o máxima) del PSII (por ejemplo la eficiencia cuántica si todos los centros del PSII estuvieran abiertos).

EL COEFICIENTE DE EXTINCIÓN NO FOTOQUIMICO (**NPQ**) También puede tomarse del qN. Sin embargo, la escogencia del NPQ depende de su aplicación, ya que con el NPQ se parte de que el coeficiente de extinción no fotoquímico refleja la disipación de calor de la energía de excitación en el sistema antena, que esta relacionado con el ciclo de las Xantofilas. Estos parámetros se obtienen con las siguientes ecuaciones:

$$qP = (F'_m - F_t) / (F'_m - F'_o) \text{ (Schreiber et al., 1986)}$$

$$NPQ = (F_m - F'_m) / (F'_m) \text{ (Schreiber et al., 1986)}$$

3.3. RESULTADOS

3.3.1. VARIABLES CLIMÁTICAS.

TEMPERATURAS PROMEDIO DIARIAS. Como se observa en la figura 24, las temperaturas promedio diarias durante el periodo que se realizó el estudio (14 de mayo a 4 de junio) son ligeramente mayores en el páramo que en el interior de bosque y presentan diferencias significativas ($p < 0,05$, prueba t de medidas repetidas).

TEMPERATURAS MÍNIMAS DIARIAS. En la figura 25 se presentan las temperaturas mínimas diarias durante el período de este estudio. En el bosque, las temperaturas mínimas registradas fueron de $4,1^{\circ}\text{C}$ y en el páramo fueron de $4,57^{\circ}\text{C}$. Por otro lado, en la figura 24 se observa que las temperaturas mínimas tendieron a ser menores dentro del bosque que en el páramo, aunque estadísticamente no presentaron diferencias significativas ($p = 0,172$ prueba t de medidas repetidas).

TEMPERATURAS MÁXIMAS DIARIAS. En la figura 26 se observa que las temperaturas máximas diarias son siempre mucho mayores en el páramo que en el bosque con diferencias estadísticas ($P < 0,05$, prueba t de medidas repetidas), con fluctuaciones mucho más marcadas en el páramo.

RADIACION ($\text{Watts/m}^2.\text{s}$). En la figura 27, presentamos las radiaciones máximas diarias registradas. Estas fueron siempre mucho mayores, y en general más variables, en el páramo que en el bosque ($P < 0,05$ prueba t de medidas repetidas).

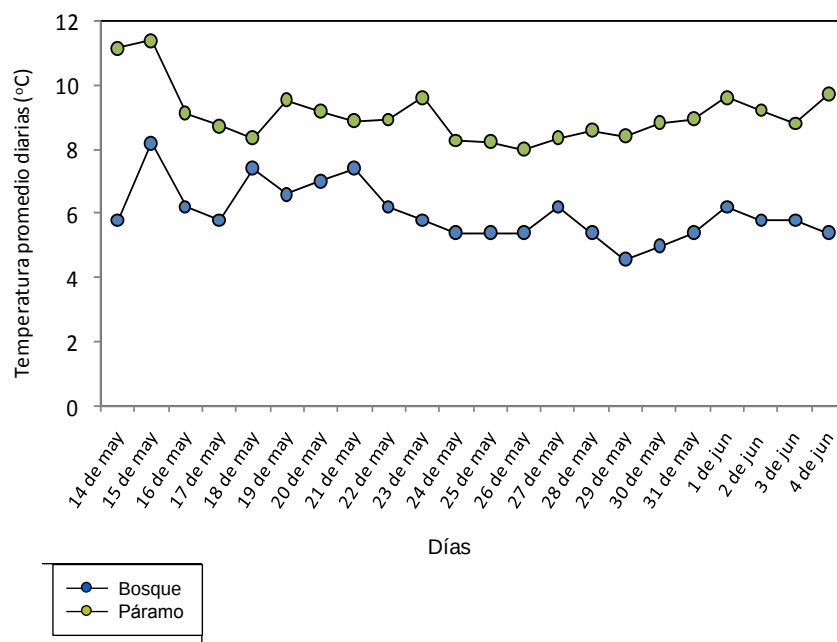


Figura 24. Temperaturas promedio diarias del aire (1.5 m) en el interior del bosque y en el páramo a una altitud de 3350m, desde el 14 de mayo al 4 de junio de 2008.

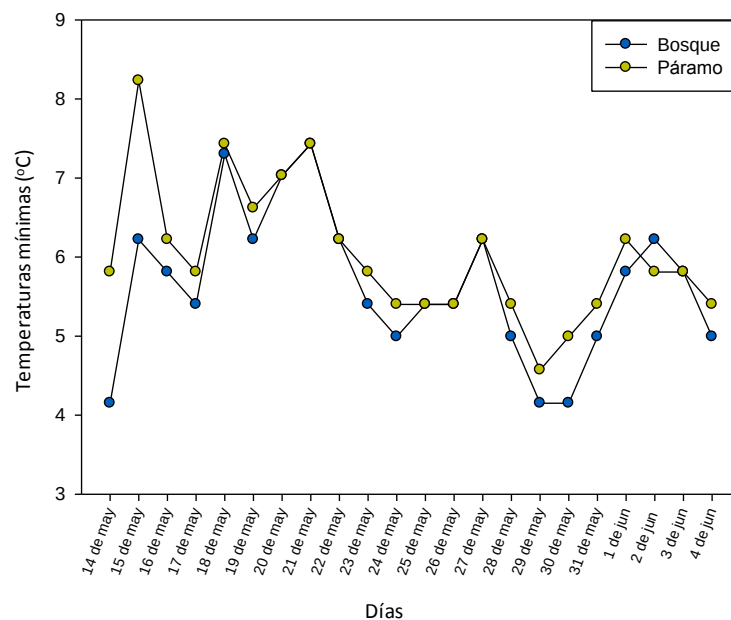


Figura 25. Temperatura (°C) mínima diaria del aire (1.5 m) en el interior del bosque y en el páramo a una altitud de 3350m, desde el 14 de mayo al 4 de junio de 2008.

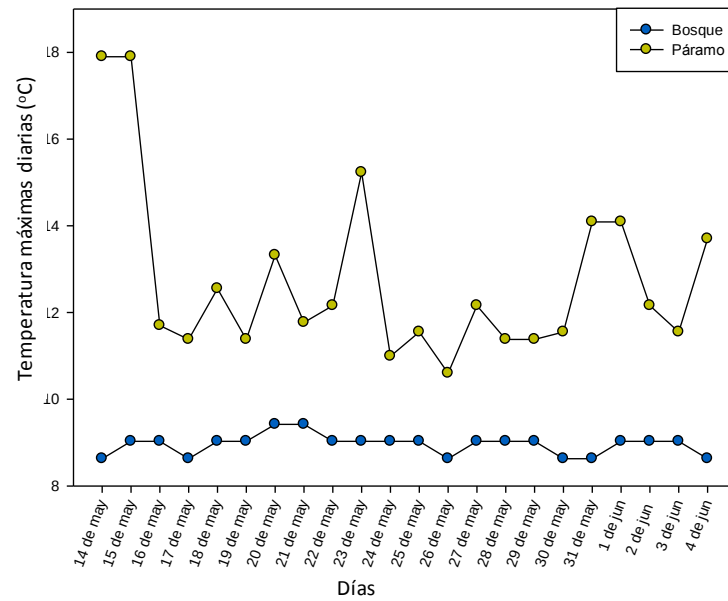


Figura 26. Temperatura máxima diaria del aire (1.5 m) en el interior del bosque y en el páramo a una altitud de 3350m, desde el 14 de mayo al 4 de junio de 2008.

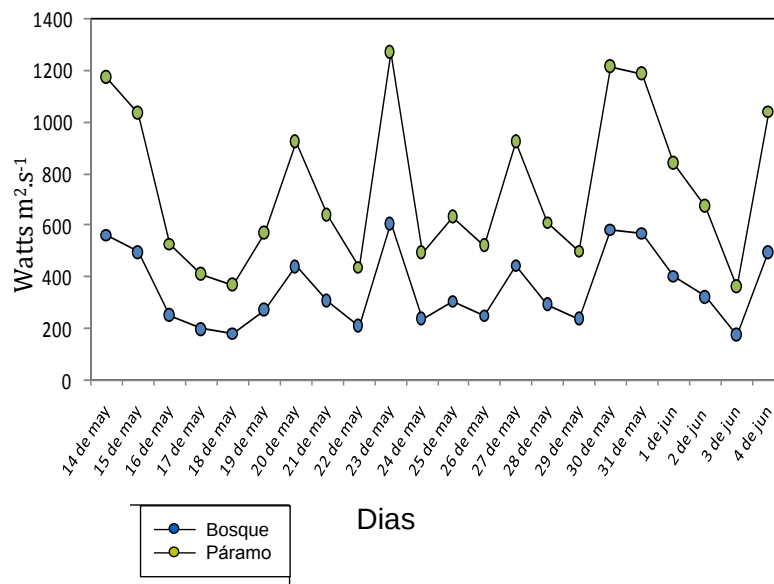


Figura 27. Radiación máxima diaria en el interior del bosque y en el páramo (medida a 1.5 m sobre el nivel del suelo) a una altitud de 3350m, desde el 14 de mayo al 4 de junio de 2008.

3.3.2. Mecanismos de Resistencia a las Bajas Temperaturas

Temperatura de congelamiento y daño

En la tabla 4 se observa que las hojas de los juveniles de las dos especies tienen temperaturas de congelamiento muy por debajo de 0°C. No existieron diferencias significativas entre las temperaturas de daño y congelamiento (Prueba *t*, $\alpha=0,05$). Este resultado indica que ambas especies son **evasoras** del congelamiento.

Por otro lado, si comparamos las temperaturas de daño por congelamiento entre las dos especies encontramos que *D. venezuelense* resiste temperaturas un poco menores que *C. marginatus* (diferencias significativas entre especies tanto para las temperaturas de daño como para las de congelamiento, Prueba *t*; $\alpha=0,05$).

	TDC °C	P C °C	MRC
<i>D. venezuelense</i>	-10,4±0,5	-9.02±0,42	Evasión
<i>C. marginatus</i>	-8.3±0,9	-8.11±0,13	Evasión

Tabla 4. Temperatura de daño por congelamiento (TDC), Punto de congelamiento (PC) y mecanismo de resistencia al congelamiento (MRC) en hojas de *D. venezuelense* y *C. marginatus*. Se presenta el error estándar en cada caso. N=3 en cada especie.

3.3.3. RESPUESTA A CAMBIOS EN LOS NIVELES DE RADIACIÓN SOLAR DE *D. venezuelense* Y *C. marginatus*

Teniendo en cuenta la supervivencia de los individuos utilizados en el experimento, se encontró que los individuos de *D. venezuelense* tuvieron una supervivencia del 100% tanto para los individuos control como para los individuos bajo el tratamiento de remoción de gramíneas en la vecindad inmediata. En el caso de *C. marginatus* se observó hasta el día 30 de medición el 20% de supervivencia en el tratamiento de transplante y el 100% en el tratamiento control.

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

La eficiencia cuántica de la fotosíntesis, F_v/F_m , determinada para *D. venezuelense* y *C. marginatus* en hojas adaptadas a la oscuridad en el laboratorio después de ser expuestas a diferentes tratamientos experimentales en campo, se presentan en la figura 28.

En los juveniles de *D. venezuelense* provenientes del páramo abierto se encontró que dos días después del tratamiento experimental de remoción de la cobertura de plantas vecinas, los valores de F_v/F_m en el control y el tratamiento mostraron diferencias significativas ($\alpha=0,05$) siendo menor el valor de este parámetro en el tratamiento sin sombra. En las mediciones hechas en los días 15, 21 y 30 aumentan los valores de F_v/F_m para el control (entre $0,71\pm0,04$ a $0,79\pm0,01$). En ninguno de estos días encontramos diferencias significativas ($\alpha=0,05$) entre el valor de F_v/F_m entre el control y el tratamiento.

En el caso de los juveniles de *C. marginatus* se observa que F_v/F_m es diferente en el control (individuos aclimatados en bolsas bajo cobertura del bosque) y en el tratamiento experimental (individuos transplantados en bolsas a condiciones de páramo abierto). En el control, en todas las mediciones, se encontró valores de F_v/F_m cercanos a 0,8 a diferencia de el tratamiento, donde estos valores fueron $<0,5$. El menor valor para el cociente se encontró dos días después del tratamiento experimental. Durante los días 2, 15 y 30 los valores de F_v/F_m mostraron diferencias significativas entre control y tratamientos ($\alpha=0,05$). Solo para el día 21 no se encontraron diferencias significativas ($\alpha=0,05$), aunque los valores de F_v/F_m en el tratamiento expuesto a los niveles de radiación del páramo se mantuvieron por debajo de los niveles del control. Esto sugiere que en el caso de esta especie si hay una fotoinhibición crónica debido a las altas radiaciones del páramo abierto, ya que no hubo una recuperación del aparato fotosintético a lo largo de los 30 días de duración del experimento.

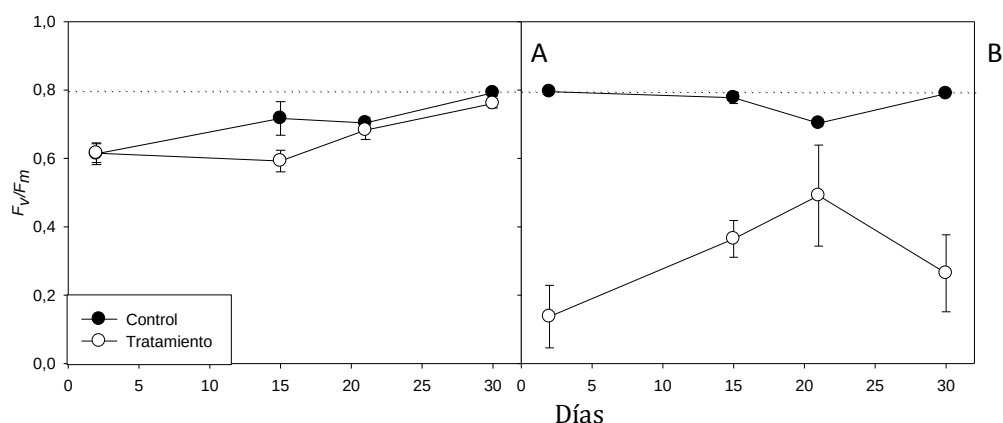


Figura 28. F_v/F_m medido en control y tratamiento de A. *D. venezuelense* y B. *C. marginatus*, a lo largo de 30 días de tratamiento. Barras de error: Error estándar.

3.3.3.1. Respuesta A La Radiación En *D. venezuelense*

TASA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES (J). Encontramos que la tasa de transporte electrones, tanto para el control como para el tratamiento, no muestran diferencias apreciables, indicando que no hay restricción en el transporte de electrones cuando individuos juveniles de *D. venezuelense* que se encuentran dentro de la cobertura de gramíneas son expuestas a las radiaciones del páramo (Figura 29).

EFICIENCIA CUÁNTICA DEL FOTOSISTEMA II (Φ_{PSII}). Dos días después del tratamiento encontramos que este parámetro fue similar en el control y el tratamiento. Luego de 15 días encontramos que hay mayor disminución de la Φ_{PSII} con el incremento de la luz para el control que para el tratamiento, al igual que en el día 21 donde el tratamiento presento mayor eficiencia cuántica de la fotosíntesis (Figura 30).

COEFICIENTE DE EXTINCIÓN FOTOQUÍMICO (qP). En cuanto a este parámetro no hay diferencias apreciables entre el control y el tratamiento y tampoco en los días de medición (Figura 31).

COEFICIENTE DE EXTINCIÓN NO FOTOQUIMICO (NPQ). Encontramos que dos días después del tratamiento hay mayor disipación de energía en forma de calor en el control y que aumenta a medida que aumenta la intensidad de PAR. Esta misma tendencia se encontró en todos los días en los que se realizaron mediciones, en tanto que los días 15 y 21 después del tratamiento aumenta el NPQ en el control y en el tratamiento (Fig 32).

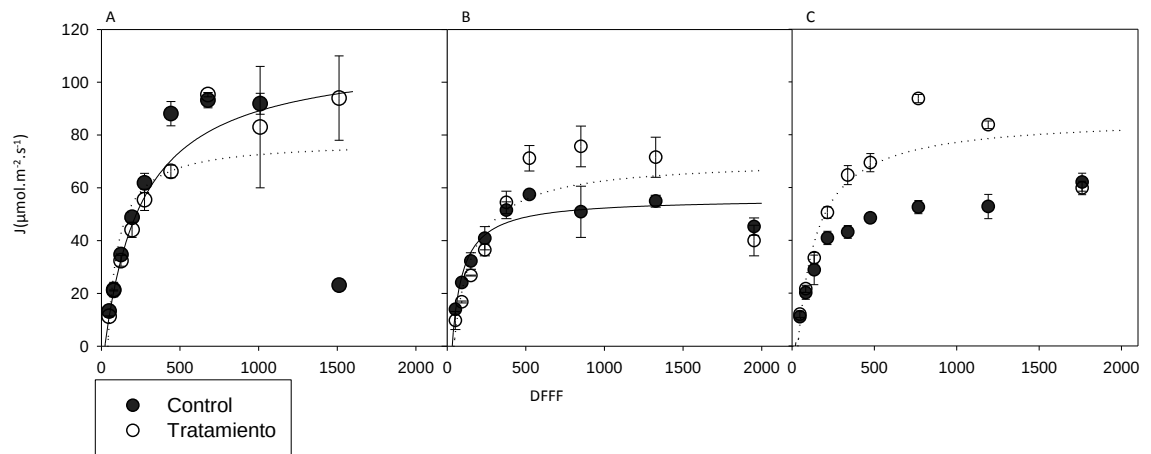


Figura 29. Tasa de transporte de electrones ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) en función de la densidad de flujo de fotones (DFFF) en juveniles de *D. venezuelense*, A) 2 días después del tratamiento, control: $R^2=0,49$; tratamiento $R^2=0,96$. B) 15 días después del tratamiento, control: $R^2=0,73$; tratamiento $R^2=0,89$ y C) 21 después del tratamiento $R^2=0,98$; tratamiento $R^2=0,84$. Se muestran el control y el tratamiento, barras de error: error estándar.

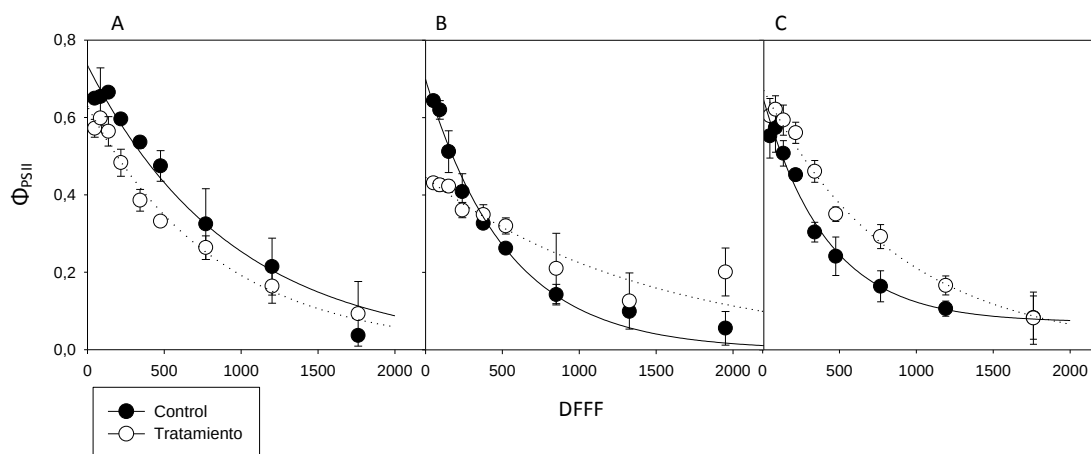


Figura 30. Φ_{PSII} en función de la densidad de flujo de fotones (DFF) para juveniles de *D. venezuelense*, A) 2 días después del tratamiento, control: $R^2=0,97$; tratamiento $R^2=0,98$ B) 15 días después del tratamiento, control: $R^2=0,98$; tratamiento $R^2=0,87$ y C) 21 días después del tratamiento, control: $R^2=0,98$; tratamiento $R^2=0,98$. Barras de error: error estándar.

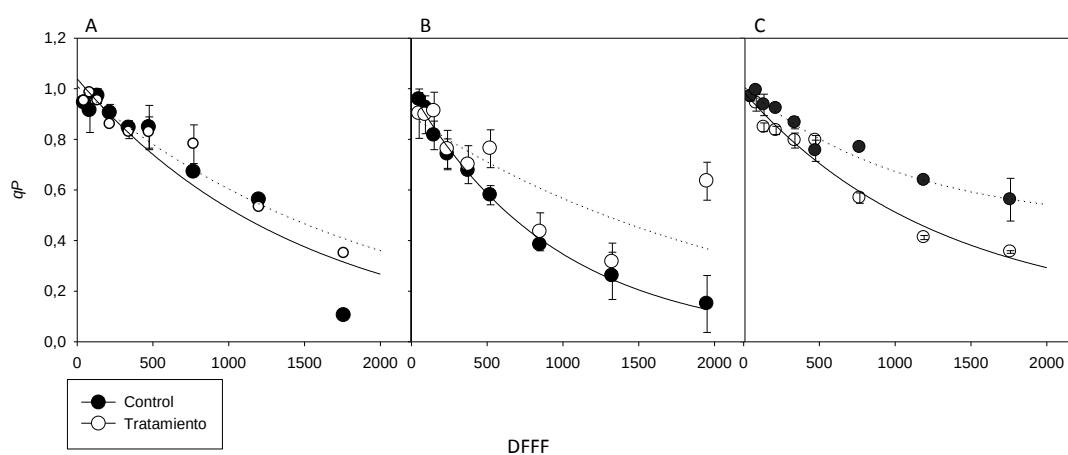


Figura 31. qP en función de la densidad de flujo de fotones (DFF) para juveniles de *D. venezuelense*. A) 2 días después del tratamiento, control: $R^2=0,87$; tratamiento $R^2=0,94$ B) 15 días después del tratamiento, control: $R^2=0,99$; tratamiento $R^2=0,58$ y C) 21 días después del tratamiento, control: $R^2=0,96$; tratamiento $R^2=0,96$. Barras de error: error estándar.

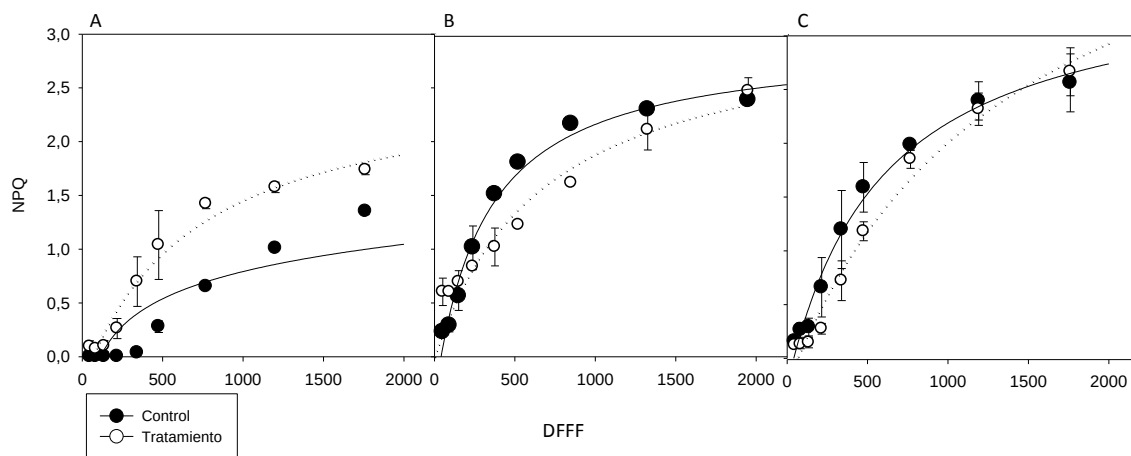


Figura 32. NPQ en función de la densidad de flujo de fotones (DFF) para juveniles de *D. venezuelense* A) 2 días después del tratamiento, control: $R^2=0,75$; tratamiento $R^2=0,97$ B) 15 días después del tratamiento, control: $R^2=0,98$; tratamiento $R^2=0,92$ y C) 21 días después del tratamiento, control: $R^2=0,98$; tratamiento $R^2=0,95$. Barras de error: error estándar.

3.3.3.2. Respuesta a la Radiación en *C. marginatus*

TASA DE TRANSPORTE DE ELECTRONES. Encontramos que las curvas de transporte de electrones (ETR) son muy bajas para las plantas expuestas a la radiación del páramo para los días 2 y 15 después de la medición comparadas con las plantas control. Sin embargo, 21 días después se observa que hay una caída en el transporte de electrones para el control, lo cual pudiera ser debido a factores climáticos no manipulados en el experimento. Llama la atención que por encima de $1500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ la J en el control disminuyó en todas las mediciones realizadas (Figura 33).

EFICIENCIA CUANTICA DEL FOTOSISTEMA II (Φ_{PSII}). La Φ_{PSII} es muy baja para el tratamiento de transplante los días 2 y 15 comparado con el control con bajas DFFF. Como se observa en la figura 25C, el día 21 la Φ_{PSII} no muestra grandes

diferencias entre el control y el tratamiento, debido a una disminución en la Φ_{PSII} de los individuos control (figura 34).

COEFICIENTE DE EXTINCIÓN FOTOQUIMICO (qP), mostró la misma tendencia que la Φ_{PSII} , con diferencias entre el control y el tratamiento principalmente los días 2 y 15. De nuevo llama la atención que el día 21 no hay diferencias claras entre el control y el tratamiento (Figura 35).

COEFICIENTE DE EXTINCIÓN NO FOTOQUIMICO (NPQ). Encontramos que dos días después del tratamiento hay mayor disipación de energía en forma de calor en el control y que aumenta a medida que aumenta la DFFF (Figura 36). Esta misma tendencia se encontró en todos los días en los que se realizaron mediciones, pero para el tratamiento de trasplante el NPQ es muy bajo principalmente dos días después del experimento. En contraste el día 21 hay una leve recuperación en el NPQ del tratamiento.

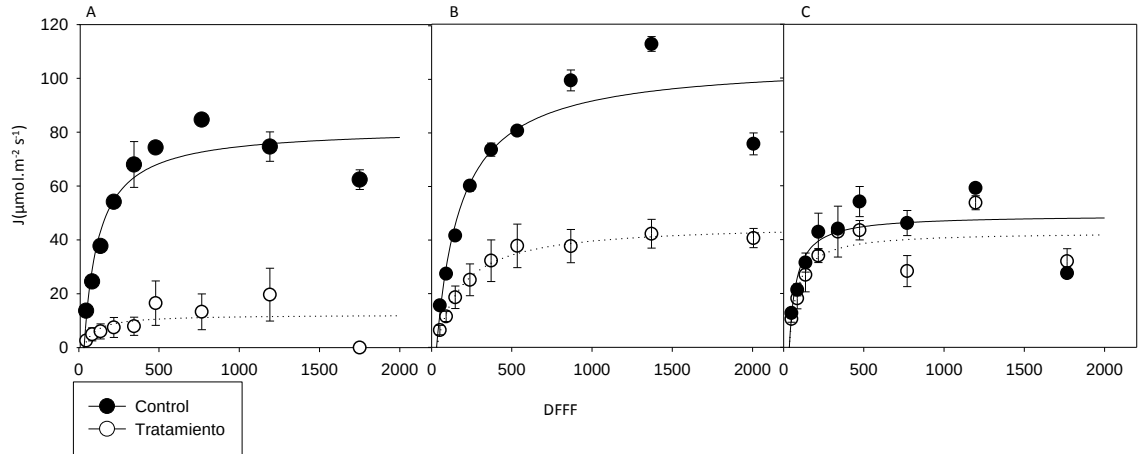


Figura 33. Tasa de transporte de electrones ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) en función de la densidad de flujo de fotones (DFF) para juveniles de *C. marginatus*, A) 2 días después del tratamiento, control: $R^2=0,89$; tratamiento $R^2=0,25$ B) 15 días después del tratamiento, control: $R^2=0,88$; tratamiento $R^2=0,98$ y C) 21 días después del tratamiento, control: $R^2=0,63$; tratamiento $R^2=0,66$. Barras de error: error estándar.

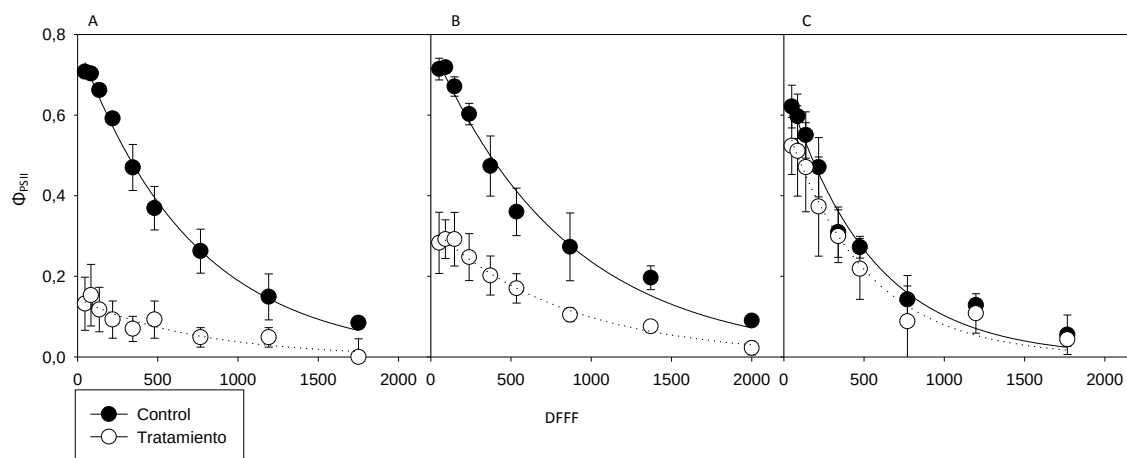


Figura 34. Φ_{PSII} en función de la densidad de flujo de fotones (DFF) en juveniles de *C. marginatus*, A) 2 días después del tratamiento, control: $R^2=0,99$; tratamiento $R^2=0,88$ B) 15 días después del tratamiento, control: $R^2=0,87$; tratamiento $R^2=0,98$ y C) 21 días después del tratamiento, control: $R^2=0,97$; tratamiento $R^2=0,97$. Barras de error: error estándar.

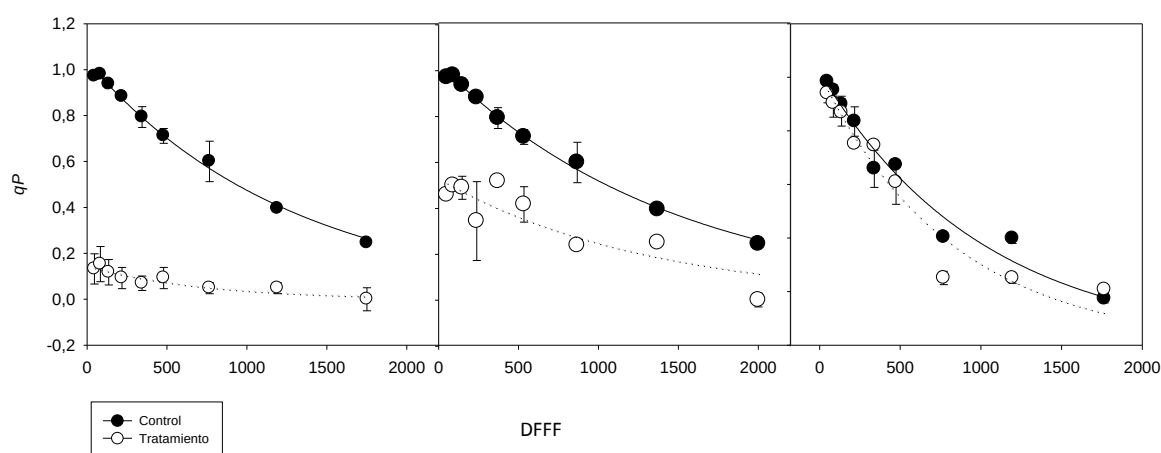


Figura 35. (qP), Coeficiente de extinción fotoquímico en función de la densidad de flujo de fotones (DFF) de *C. marginatus*, A) 2 días después del tratamiento, control: $R^2=0,96$; tratamiento $R^2=0,87$ B) 15 días después del tratamiento, control: $R^2=0,96$; tratamiento $R^2=0,87$ y C) 21 días después del tratamiento, control: $R^2=0,97$; tratamiento $R^2=0,94$. Barras de error: error estándar.

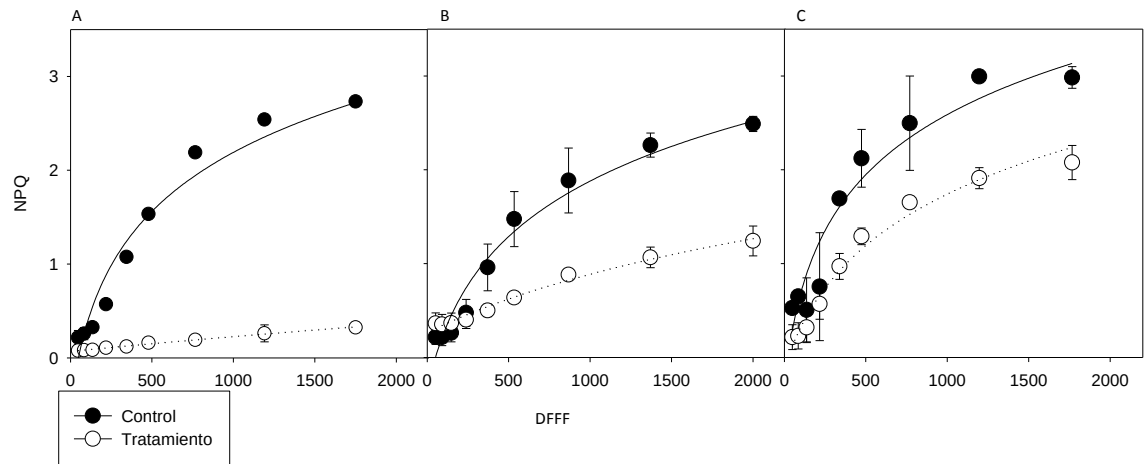


Figura 36. Coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ) en función de la densidad de flujo de fotones (DFF) para juveniles de *C. marginatus*, A) 2 días después del tratamiento, control: $R^2=0,97$; tratamiento $R^2=0,90$ B) 15 días después del tratamiento, control: $R^2=0,93$; tratamiento $R^2=0,97$ y C) 21 días después del tratamiento, control: $R^2=0,96$; tratamiento $R^2=0,98$. Barras de error: error estándar.

3.4. DISCUSIÓN

3.4.1. MICROCLIMA.

Los resultados del microclima mostraron que las temperaturas promedio y mínima diaria tienden a ser ligeramente menores dentro del bosque que en el páramo. Bader *y col* (2007) indican que las temperaturas mínimas tienden a ser menores fuera de la cobertura del dosel que bajo este, lo que contradice los resultados presentados arriba. Esta misma tendencia ha sido encontrada por Ataroff (Com pers 2009) en las tres transectas del proyecto LEAF para Venezuela. Esto pudiera deberse a que la cobertura densa de los árboles en el bosque paramero, genera entradas muy bajas de radiación dentro del bosque, lo que a su vez redonda en un balance de energía menos favorable que en el caso del páramo.

Por otra parte, como era de esperarse, las temperaturas máximas y las radiaciones incidentes fueron mayores y presentaron mayores fluctuaciones en el páramo que en el bosque, tal y como ha sido reportado por Sarmiento (1986), Bader (2007) y Reyes & Monasterio (1980).

3.4.2. TEMPERATURA DE CONGELAMIENTO Y DAÑO.

Los estudios de temperaturas de daño por congelamiento en plantas leñosas en la alta montaña tropical se han realizado principalmente en individuos adultos (Rada *y col.* 1985, Rada *y col.* 2001, Alvizu 2004). Sakai & Larcher (1987) sugieren que los individuos juveniles son más susceptibles a las temperaturas congelantes. Estudios en líneas de árboles de zonas templadas indican que la distribución de las especies puede ser determinada por procesos que ocurren a nivel de plántula (Germino & Smith 1999, 2000, 2002).

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

Determinamos que las hojas de los individuos juveniles de *D. venezuelense* y *C. marginatus* son evasoras al congelamiento, como es de esperar en zonas donde las temperaturas mínimas no son muy extremas. En la zona de estudio solo se han registrado temperaturas mínimas absolutas del aire de -3°C . Además, estas temperaturas ocurren con baja frecuencia (Ataroff com pers 2009). Por el contrario, especies en la alta montaña tropical que están sometidas a temperaturas muy por debajo de 0°C frecuentemente, presentan mecanismos de tolerancia (ej. *Draba chionophila*, Azócar y col. 1988; *Polylepis tarapacana*, Rada y col. 2001). Otras leñosas tropicales con mecanismos de evasión al congelamiento incluyen *Polylepis sericea* (Rada y col 1985), *Hinterubera lanuginosa*, *Hypericum laricifolium*, *H. juniperinum*, *Monticalia sclerosa*, *Oxylobus glandurifelus* y *Valeriana parviflora* (Alvizu 2004).

Por otro lado, en *D. venezuelense* y *C. marginatus* el mecanismo que les permite ser evasoras parece ser el **sobreenfriamiento**. Las hojas de juveniles de *D. venezuelense* sobreenfrían a una temperatura de hasta $-9,02^{\circ}\text{C}$, temperatura de sobreenfriamiento un poco menor que la de *C. marginatus* y similar a la de las hojas de los adultos de *P. sericea* (-9°C) (Rada y col. 1985) y algunos individuos pertenecientes al género *Espeletia* que se encuentran por encima de los 3100m de altitud (ver Goldstein y col.1985). La capacidad de sobreenfriamiento de *D. venezuelense* y *C. marginatus* pudiera estar asociada con bajo contenido de agua apoplástico. Varios autores reportan una relación entre el contenido relativo de agua apoplástica y el número de espacios intracelulares para especies del género *Espeletia* y en *P. sericea* (Goldstein y col.1985; Rada y col.1985 ; Rada y col. 1985a).

Ninguna de las dos especies objeto de nuestro estudio presentan tejidos que se encuentren aislados de la temperatura ambiental, como los tejidos en el género *Espeletia* en los Andes tropicales (Rada y col, 1985) y *Lobelia telekii* y *Senecio keniodendron* en las montañas africanas (Beck y col. 1982). Sin embargo, se pudiera pensar que la pubescencia presentada por *D. venezuelense* en el envés

de la hoja pudiera estar contribuyendo en su evasión al congelamiento. Según Hedberg (1964), la pubescencia puede determinar mayores temperaturas foliares en las horas nocturnas debido a que puede reducir la pérdida de calor hacia el ambiente.

Al comparar las dos especies vemos que *D. venezuelense* tiene menor temperatura de daño que *C. marginatus*, indicando que *D. venezuelense* puede soportar menores temperaturas ambientales. Comparando la temperatura de daño de *D. venezuelense* y *C. marginatus* con las temperaturas mínimas registradas en el área de estudio, se puede sugerir que si el único factor limitante fuera la resistencia al congelamiento, las dos especies tendrían la capacidad de ascender altitudinalmente. Por lo tanto, nuestros resultados sugieren que las temperaturas congelantes no son el principal filtro en el establecimiento de las dos especies y que la temperatura en la zona de estudio no es el principal o el único factor que este determinando el límite altitudinal del bosque – páramo. Esto apoya lo indicado por Körner (1998), quién no encontró correlación entre la temperatura mínima anual absoluta del aire y la posición de la línea de árboles a nivel global, concluyendo que es poco probable que el daño por congelamiento tenga un rol decisivo en la posición de la línea de árboles a escala global.

Sin embargo, debemos mencionar que las mediciones climáticas realizadas hasta ahora por el proyecto LEAF nos dan una aproximación en un corto tiempo de la temperatura de la zona, lo cuál no excluye que excepcionalmente se produzcan temperaturas mínimas limitantes para *D. venezuelense* y *C. marginatus*.

3.4.3. RESPUESTA DE *D. venezuelense* y *C. marginatus* A LAS ALTAS RADIACIONES

Bajo los niveles de radiación del páramo, *D. venezuelense* no mostró disminución en la proporción de F_w/F_m comparando el control y el tratamiento. Como se observa en la figura 28, hay una disminución de los dos tratamientos durante el

día 2 en el valor de F_v/F_m , pero posteriormente este parámetro se recupera. Esto indica que probablemente solo ocurrió fotoinhibición dinámica después del tratamiento. Esta rápida capacidad de aclimatación a altos valores de radiación es típico de especies de sol.

Los individuos juveniles a los cuales se les retiró la cobertura de gramíneas tienen similar comportamiento a los controles, indicando que los juveniles de la especie poseen los mecanismos fotoprotectores necesarios para disipar el exceso de energía que llega a la hoja. Sin embargo, ninguno de los individuos alcanzó un valor de F_v/F_m de 0,83, que es el valor reportado como el óptimo para especies que no están sometidas a ningún tipo de estrés por altas radiaciones (Björkman & Demming 1987). La respuesta de los individuos control pudo ser debida a que los juveniles de *D. venezuelense* pudieran haber estado sometidos a algún tipo de estrés. Otros factores ambientales como el déficit hídrico, la combinación de altas radiaciones y bajas temperaturas o deficiencias de nitrógeno pueden conducir a fotoinhibición aun con luz moderada (Tezara y col. 2005). Otra posibilidad es que el valor óptimo de F_v/F_m sea menor en esta especie.

Aunque en los Andes no se han realizado estudios de este tipo, resultados similares han sido reportados en las montañas de Etiopia para la roseta gigante *Lobelia rhynchopetalum*. Fetene y col. (1997) evaluaron la adaptación fotosintética a la combinación de las amplias fluctuaciones de temperatura, altas radiaciones, y baja presión parcial de CO_2 a una altitud de 4000m, encontrando que en un curso diario los individuos juveniles (acaules) disminuyen la eficiencia cuántica de la fotosíntesis. En las horas de la mañana, en las que los niveles de radiación son muy altos, algunos individuos mostraron valores menores a 0,65, recuperándose en horas de la tarde. En individuos adultos (caulescentes) se observó una disminución de este parámetro cuando las radiaciones son más altas, pero tal disminución nunca fue menor a 0.70, indicando que la altura de la planta mitiga el efecto de las fluctuaciones ambientales extremas que suceden a nivel del suelo. Esto permite suponer que los juveniles de *D. venezuelense*

podieran ser más susceptibles a las altas radiaciones del páramo que los adultos, lo cual pudiera explicar la ligera disminución de F_v/F_m .

Al igual que *L. rhynchoptalum*, *D. venezuelense* recupera la eficiencia cuántica de la fotosíntesis sin ver afectada su supervivencia, es decir que pudiera haber experimentado fotoinhibición dinámica. Se sabe que la fotoinhibición dinámica es reversible, presentándose debido al daño en la proteína D1 del centro de reacción del P_{SI}. De este modo la fotoinhibición dinámica juega un papel fotoprotector. Adams & Demming-Adams (1994) argumentan que la destrucción de la proteína D1 hace parte de la fotosíntesis y la fotoprotección. Desde este punto de vista, la fotoinhibición dinámica representaría una estrategia protectora que permite a las plantas mantener su actividad fotoquímica a bajo costo (Anderson y col.1997).

La respuesta de *D. venezuelense* es similar a la reportadas en zonas templadas por Streb y col. (1998), quienes encontraron que el incremento en la intensidad de la luz no generó una disminución significativa en el parámetro F_v/F_m en *Soldanella alpina* y *Ranunculus glacialis*, dos árboles que crecen a altitudes entre los 2400 a 2700m en los Alpes franceses. Estos autores también encontraron que esto es debido a mecanismos fotoprotectores.

Con las curvas de luz encontramos que la eficiencia cuántica del PSII (Φ_{PSII}) se ve disminuida con el incremento de la DFFF, mientras que el coeficiente de extinción no fotoquímico (NPQ) incrementa, indicando que el NPQ es un mecanismo muy importante por el cual los individuos juveniles de *D. venezuelense* protegen su aparato fotosintético disipando la energía en forma de calor por medio del ciclo de las xantofilas. Esto reduce la Φ_{PSII} para mantener un adecuado balance entre el transporte de electrones y el metabolismo del carbono. Aunque el máximo valor para el NPQ lo encontramos los días 15 y 21 con valores cercanos a 3 tanto para el control como para el tratamiento, este valor es menor al NPQ máximo que se encontró en las hojas de *L. rhynchoptalum* (4,5), lo cual pudiera ser debido a las características de la hoja

(ej. concentración de xantofilas). También pudiera ser debido a que *Lobelia* posiblemente esta adaptada a condiciones más extremas y el estudio fue realizado a una altitud de 4000m.

Además, la disminución del coeficiente de extinción fotoquímico (q_p) con el aumento de la DFFF, indica que la fracción de los centros de reacción que permanecen abiertos (oxidados) es alta. Nuestros resultados sugieren que los individuos juveniles de *D. venezuelense* a los cuales se les elimina la cobertura de gramíneas no poseen ninguna restricción en el transporte de electrones, indicando que la asimilación del CO_2 no se ve afectada por la radiación del páramo. Además nos permite inferir que posiblemente la cobertura de las gramíneas no está facilitando su establecimiento.

Según los resultados de las curvas de luz y de los valores de F_v/F_m , podemos sugerir que *D. venezuelense* se logra establecer en el páramo debido a que actúa como una especie pionera adaptada a altos niveles de radiación, al igual que especies pioneras en los bosques neotropicales (Krause y col. 2001).

Por otro lado, contrario a la respuesta de *D. venezuelense*, en *C. marginatus* encontramos que el F_v/F_m disminuye drásticamente a valores de 1,3 en el tratamiento expuesto a la radiación de páramo. Aunque posteriormente este valor aumenta el día 21 a $0,49 \pm 0,1$, esto no indica que haya una recuperación del aparato fotosintético, ya que en el día 30 los valores volvieron a caer. Por el contrario, las plantas control tuvieron valores cercanos a 0.8 en la mayoría de los días en que se realizó el experimento. Llama la atención una disminución en las plantas control del F_v/F_m a los 21 días, lo que coincide con las menores temperaturas promedio y mínimas absolutas registradas durante el experimento (Figuras 24 y 25). Así, la disminución del F_v/F_m pudiera haber sido influenciado por las bajas temperaturas. Finalmente, concluimos que en los juveniles de *C. marginatus* si hay fotoinhibición crónica, es decir, que no hay recuperación del PSII debido a que hay fotodaño. Esto sugiere que la radiación es un factor de estrés que pudiera ser determinante en la fase de establecimiento y que

posiblemente, las altas radiaciones, conducen a la fotoinhibición crónica de la fotosíntesis afectando la supervivencia. Esta pudiera ser una de las razones por la cual la especie no se establece en el páramo abierto con tanta facilidad como *D. venezuelense*. En el caso de *Pinus albicaulis*, en zonas del treeline templado, al removerse la cobertura de herbáceas y de árboles vecinos a sus plántulas, también ocurrió fotoinhibición crónica (Maher *et al*, 2005).

Nuestros resultados apoyan la hipótesis planteada por Bader *y col*, (2007) quién plantea que el establecimiento de los árboles por encima del límite del bosque es controlado por la fuerte radiación de los páramos andinos. Estos procesos de fotoinhibición pudieran ser más severos a bajas temperaturas (incluso por encima del punto de congelamiento), tal y como ha sido demostrado en zonas templadas con especies como *Abies lasiocarpa* (Germino & Smith, 1999, 2000, 2002; Brodersen *et al*, 2006).

Las curvas de luz de Φ_{PSII} , J , qP y NPQ , mostraron que los individuos expuestos a altas radiaciones tuvieron valores muy por debajo del control los días 2 y 15. En los días 2 y 15, la Φ_{PSII} fue muy baja a los diferentes niveles de DFFF y pocos centros de reacción se encontraban abiertos. Adicionalmente, el NPQ (ciclo de las xantofilas) no fue eficiente, lo que puede indicar que la energía lumínica que llegó a la planta fue perdida en forma de fluorescencia, pues la J también es muy baja. Esto nos permite sugerir que *C. marginatus* es susceptible a las altas radiaciones debido a una baja regulación del PSII y sus bajos valores de NPQ comparados con los de los individuos control. Es decir, la especie no posee los mecanismos fotoprotectores suficientes para soportar las radiaciones en el páramo.

Por otra parte, el día 21 hubo una disminución en el transporte de electrones en el control. Esto también pudiera deberse a que el transporte de electrones se vio afectado por las bajas temperaturas registradas dentro del bosque antes de la

toma de las muestras (figuras 24 y 25). Este comportamiento se ha reportado para especies de la alta montaña tropical, en las que el transporte de electrones disminuye drásticamente con la disminución de la temperatura (Fetene *et al*, 1997). El NPQ también pudo haber sido disminuido principalmente debido a la baja tasa de transporte de electrones y a la baja Φ_{PSII} , contrario a lo reportado en *L. rhyncopetalum* donde el NPQ incrementa con la disminución de la temperatura y disminuye con el incremento de la temperatura (Fetene *et al*, 1997). Por lo tanto, el ciclo de las xantofilas en *C. marginatus* pareciera ser poco eficiente y más aún con la disminución de la temperatura.

La recuperación del PSII en *C. marginatus*, no se observó en los individuos expuestos a las radiaciones del páramo. Resultados similares se han reportado para especies coníferas tolerantes a la sombra durante el invierno como *Abies alba* (Robakowsky 2005), aunque en esta especie si hubo recuperación del PSII durante el verano.

En síntesis, nuestros resultados nos llevan a la conclusión que, probablemente las altas radiaciones estén limitando el establecimiento de *C. marginatus* en el páramo, pues las radiaciones posiblemente conducen a la fotoinhibición crónica de la fotosíntesis afectando la supervivencia de la especie.

BIBLIOGRAFIA

- Adams W. & B. Demming-Adams. Carotenoid composition and down regulation of photosystem II in the three conifer species during the winter. *Physiologia Plantarum* 92:451-458
- Alvizu P. 2004. Complejidad y respuesta funcional de la vegetación de páramo a lo largo de gradientes altitudinales. Tesis de Doctorado. Universidad de los Andes Mérida, Venezuela
- Anderson J., Park Y., Chow W., Park Y. & W. Chow. 1998. Unifying model for the photoinactivation of Photosystem II in vivo under steady-state photosynthesis. *Photosynthesis Research* 56: 1-13
- Azócar A. & M. Monasterio. 1980, Estudio de la variabilidad meso y micro climática en el Páramo de Mucubají. En: Monasterio, M. (Ed). *Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos*. Editorial de la Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela: 225-262
- Azócar A. & F. Rada. 2006. Ecofisiología de plantas de páramo. Mérida. Venezuela
- Azócar A., Rada F., Goldstein G. 1988. Freezing tolerance in *Draba chionophilla*, a miniature caulescent rosette species. *Oecologia* 75: 156-160,
- Azócar A., Monasterio M. 1979. Variabilidad ambiental en el Páramo de Mucubají. En: Salgado-Labouriau, M.L. (Ed). *El Medio Ambiente Páramo*. Ediciones CIET-IVIC/MAB-UNESCO. Caracas, pp. 149-159.
- Bader M. Geloof I. & M. Rietkerk. 2007. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant ecology*. 191:33-45
- Beck E., Senser M., Scheibe R. Steiger H. & P. Pongratz. 1982. Frost avoidance and freezing tolerance in Afroalpine "giant rosette" plants. *Plant, Cell and Environment* 5:215-222
- Björman O. & B. Demming. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence at 77k among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170:489-504
- Briceño B., G. Morillo. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledoneas (Magnoliopsida). *Acta Botánica Venezolana*. 25: 1-46
- Brodersen C., Germino M. & W. Smith. 2006. Photosynthesis during an Episodic Drought in *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* across an Alpine Treeline. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, Vol. 38, No. 1, 34-41
- Callaway R. 1995. Positive interactions among plants. *Botanical Review*, 61: 306-349.
- Cross S. 2001. Adaptation of the giant rosette plant, *Espeletia picnophylla subsp. angelensis*, to ultraviolet radiation over and elevation gradient on Volcan Chiles. En: Ramsay, PM. (Ed). *The ecology of volcan Chiles: High altitude ecosystems of the Ecuador-Colombia border*

- Demmig-Adams B., Adams W., Barker D., Logan B., Bowling D., & Verhoeven, A., 1996: Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 98: 253-264.
- Fetene M., Nauke P., Lüttge U. & E. Beck. 1997. Photosynthesis and photoinhibition in a tropical alpine giant rosette plant, *Lobelia rhynchopetalum*. *New Phytology*, 137, 437-461
- Campbell G. & Norman J. 2009. Radiation Basics. En: An introduction to environmental Biophysics. Springer New York.
- Germino M. & W. Smith. 1999. Sky exposure, crown architecture, and low temperature photoinhibition in conifer seedlings at alpine treeline. *Plant cell and environment* 22: 407-415.
- Germino M. & W. Smith. 2000. Differences in microsite, plant form, and low-temperature photoinhibition in alpine plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 32:388–396.
- Germino M. & W. Smith. 2001. Relative importance of microhabitat, plant form and photosynthetic physiology to carbon gain in two alpine herbs. *Functional Ecology* 15:2, 243–251
- Goldstein G., Meinzer F. & Rada F. 1994. Environmental Biology of a Tropical Treeline Species, *Polylepis sericea*. Capítulo 7. Tropical Alpine Environments: Plant form and function. Rundel P., Smith A, Meinzer F. (Eds). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 129-149.
- Goldstein G., Rada F., Azócar A. 1985. Cold hardiness and supercooling along a altitudinal gradient in Andean giant rosette species. *Oecologia* 68: 147-152.
- Hedberg O. 1964. Features of Afroalpine plant ecology. *Acta phytogeographica Suecica*. 49 :1-144
- Jordan D & W. Smith. 1994. Energy balance analysis of night-time leaf temperatures and frost formation in a subalpine environment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 77: 359–372
- Johnson G., Young A., Scholes J. & P. Horton. 1993. The dissipation of excess of energy in British plants species. *Plant, cell and environment*, 16:673-679
- Körner Ch. & Diemer M. 1987. In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional ecology*, 1:179-194
- Körner Ch., 1998: A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115: 445–459.
- Körner Ch. 1999. Alpine plant life. Foundation plant ecology of high mountain ecology stem. Springer. Germany.
- Krall J. & G. Edwards. 1992. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiologia plantarum*, 86: 180-187.
- Krause G., Schmude C., Garden H., Koroleva O., & K. Winter. 1999. Effects of solar ultraviolet radiation on the potential efficiency of photosystem II in leaves of tropical plants. *Plant Physiology*, 121:1349–1358
- Krause H., Koroleva Y., Dalling W. & K. Winter. 2001. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree-fall gaps. *Plant Cell Environ*, 24: 1345-1352.

- Larcher W. 1995. Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. 3 edition. Springer Verlag. Berlin. 506 pp
- Levitt J. 1980, Responses of plants to environmental stresses. Vol 1, Chilling, freezing and high temperature stresses, second edition, Academic Press, New York
- Lindén L. 2002. Measuring cold hardiness in woody plants. University of Helsinki, Department of Applied Biology, Publication no. 10. Helsinki 57 p.
- Long S., Humphries, S., & Falkowski. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant physiology and plant molecular biology*, 45: 633-662
- Maher E., Germino M. & N. Hasselquist. 2005. Interactive effects of tree and herb cover on survivorship, physiology, and microclimate of conifer seedlings at the alpine treeline- ecotone. *Canadian Journal of Forest Research*, 35: 567-574
- Maxwell K. & G. Johnson. 2000, Chlorophyll fluorescence a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(355)
- Meinzer F. & G. Goldstein. 1985. Some consequences of leaf pubescence in the Andean giant rosette plant *Espeletia timotensis*. *Journal of Ecology*, 66: 512-520
- Meinzer F. & Goldstein G. & P. Rundel. 1985. Morphological changes along an altitude gradient and their consequence for an Andean giant rosette plant. *Oecologia*, 65: 278-283
- Rada F., Goldstein G., Azócar A & F. Meinzer. 1985. Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Plant, Cell & Environment*, 8: 501-507
- Rada F., García-Núñez C., Boero C., Gallardo M., Hilal M., González J., Prado F., Liberman-Cruz M. & Azócar A. 2001. Low temperature resistance in *Polylepis tarapacana*, a tree growing at the highest altitudes in the world. *Plant, Cell and Environment*, 24: 377-381.
- Robakowski P. 2005. Species specific acclimation to strong shade modifies susceptibility of conifers to photoinhibition. *Acta Physiologiae Plantarum*, 27 (3): 255-263
- Sakai A & W Larcher. 1987. Frost survival of plants. En: Billings F., Goolley O., Lange J., Olson J. & H Remert (Eds) *Ecological studies*, vol.62. Springer-Verlag, Berlin.
- Sarmiento G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier F., Monasterio M. (Eds). *High Altitude Tropical Biogeography*, Oxford University Press, Oxford, pp. 11-45
- Squeo F., Rada F., Azócar A. & G. Goldstein. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: Is it equally represented in species with different plant height?. *Oecologia* 86: 378-382.
- Schreiber U., U Schilwa, & W Bilger. 1986. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis research*, 10: 51-62.

- Streb P., Shang W., Feierabend. J. & R. Bligny. 1998. Divergent strategies of photoprotection in high-mountain plants. *Planta* (1998) 207: 313±324
- Tezara W., Marín O., Rengifo E., Martínez E., & A Herrera. 2005. Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. *Photosynthetica* 43 (1): 37-45
- Tranquillini W. 1979. Physiological ecology of the alpine treeline: tree existence in the high altitudes with special reference to the European Alps. Springer-Verlag. Berlin.

CAPITULO 4. DISCUSIÓN GENERAL

En esta última sección pretendemos dar una visión integrada y realizar una síntesis final de los resultados y conclusiones del trabajo, retomando la discusión planteada en la introducción sobre algunos de los procesos bióticos y abióticos que pudieran influenciar la dinámica de las leñosas en el límite del bosque en zonas montañosas tropicales. Así mismo, planteamos algunas limitaciones y recomendaciones para futuras investigaciones en la línea de árboles tropical.

En este estudio comparamos dos especies leñosas dominantes en la zona de transición bosque páramo con diferentes respuestas adaptativas reflejadas en sus patrones de distribución a lo largo del ecotono: una especie dominante en páramos bajos abiertos y bordes de contacto y otra más abundante en el interior de islas y lenguas de bosque en el ecotono. Abordamos escalas ecológicas desde el nivel de poblaciones y su distribución en gradientes ambientales, interacciones locales con las condiciones del sustrato y las otras especies vegetales presentes (“el punto de vista de la planta”), hasta la escala de fotosistemas a nivel celular. Consideramos que este tipo de estudios que integran varias escalas de análisis pudieran permitir desarrollar mejores modelos explicativos de las causas de los patrones espaciales de distribución y a entender mejor la dinámica y posibles causas de la posición altitudinal de la línea de árboles en el trópico.

4.1. PATRONES DE ESTABLECIMIENTO A ESCALA DEL PAISAJE Y LOCAL: IMPORTANCIA DE LAS INTERACCIONES LOCALES

En este trabajo, nos planteamos una serie de preguntas que han servido como guías de nuestra investigación (ver Fig. 3, Capítulo 1). En primer lugar, nos planteamos la pregunta general de cuáles son algunos de los factores bióticos y abióticos que pudieran influenciar la dinámica de establecimiento de las leñosas en el límite bosque-páramo. Para explorar posibles respuestas a esta pregunta, nos planteamos entonces si existían diferencias en la distribución espacial en el gradiente altitudinal de dos especies de leñosas, una capaz de establecerse en el páramo y otra con muy poca capacidad de establecerse en sitios abiertos (ver Ramírez 2008). Así mismo, nos planteamos analizar si es posible detectar micro-sitios favorables para el establecimiento de la especie leñosa más abundante en el páramo abierto, desde el punto de vista del sustrato y de la estructura de la comunidad vegetal a escala local.

Los resultados del capítulo II sugieren que al ascender en el gradiente altitudinal *D. venezuelense* y *C. marginatus* enfrentan condiciones climáticas que superan su capacidad adaptativa a las condiciones de la alta montaña tropical, ya que ninguna de las dos logra ascender hacia el páramo de mayor altitud, es decir hasta los 3550m. Esto confirma nuestra primera hipótesis (Capítulo II) de una disminución en densidad de ambas especies con la altitud. Por otra parte, ambas son especies que encontramos principalmente en las altitudes de 3350m y 3420m (justo sobre el ecotono bosque-páramo). Así mismo, en estas altitudes presentan diferencias en cuanto a los sitios o situaciones fisionómicas en las que tienen mayores densidades.

Mientras las mayores densidades de *C. marginatus* ocurren en el interior y los bordes del bosque, las de *D. venezuelense*, se encontraron en los páramos de menor altitud y bordes de contacto bosque-páramo (confirmando las hipótesis 2

y 3, Capítulo II, de la existencia de patrones contrastantes de distribución en ambas especies desde el bosque hacia el páramo a una misma altitud).

Durante su fase de establecimiento, *D. venezuelense* muestra además una fuerte agregación espacial local de conspecíficos tanto en el borde de bosque como en el páramo, lo que sugiere que su establecimiento se ve favorecido por condiciones particulares dentro de la matriz de páramos y bordes de bosque. A través del análisis de las características de la vecindad inmediata de los juveniles, pudimos observar que de hecho estos se establecen preferencialmente en lugares con una alta cobertura de rocas y con una composición de especies vegetales particular, que difiere de la estructura de la comunidad vegetal promedio en estas áreas. Esto confirma la última hipótesis planteada en el Capítulo II de que es posible identificar micrositios favorables para el establecimiento de esta especie. De hecho, un grupo de especies como *Disterigma empetrifolium*, *Lycopodium clavatum* e *Hypericum laricifolium*, están asociadas positivamente con los juveniles, lo que pudiera sugerir un efecto facilitador. Sin embargo, no es posible descartar sin realizar estudios más detallados, la hipótesis alternativa de que este grupo de especies tienen requerimientos de microhábitat muy similares, favoreciendo el que ocurran juntas.

Si estas especies asociadas positivamente, estuviesen facilitando el establecimiento de *D. venezuelense*, posiblemente no sea una facilitación mediada por la generación de sombra, como se ha sugerido en las líneas de árboles en zonas templadas (Germino & Smith 1999, 2000, 2001; Maher *et al* 2005) y tropicales (Bader *y col.* 2007), pues estas especies vecinas son plantas rastreras o de muy bajo porte y dosel muy abierto. Esto es apoyado en el experimento en el que retiramos la cobertura de plantas vecinas a los juveniles de *D. venezuelense*, ya que no observamos cambios en su supervivencia o procesos de fotoinhibición (Capítulo III). En consecuencia, pudiéramos plantear como hipótesis que la facilitación de estas especies asociadas positivamente con

D. venezuelense pudiera estar mediada por cambios inducidos en las condiciones hídricas (ej. mayor retención de agua en el suelo debida a la cobertura de estas especies rastreras).

Por otro lado, la asociación espacial negativa de los juveniles de *D. venezuelense* con plantas no vasculares (principalmente musgos) pudiera deberse a efectos alelopáticos. Sin embargo, se requieren estudios más detallados en cuanto a la relación de las plantas no vasculares con el establecimiento de leñosas en la línea de árboles tropical.

En cualquier caso, nuestros resultados sugieren que interacciones locales bióticas, tanto de interferencia o competencia como de facilitación, pudieran ser importantes en regular la dinámica de establecimiento de una de las pocas leñosas del bosque que es capaz de establecerse en el páramo, y por lo tanto, regular la dinámica del límite bajo escenarios de cambio climático. Esto apoya la propuesto por varios autores que han estudiado el papel de las interacciones bióticas sobre la dinámica del límite en ecosistemas templados (French y col 1997; Dullinger y col. 2003, Germino & Smith 1999, 2000, 2002, Urbanska 1997, Choler y col 2001, Camarero & Gutiérrez 1999, Maher y col 2005, entre otros)

4.2. PROCESOS ABIÓTICOS EN EL LÍMITE: TEMPERATURA Y RADIACIÓN

Volviendo a nuestras preguntas de investigación, nos planteamos también evaluar el papel de factores abióticos (bajas temperaturas y alta radiación) como posibles moduladores de las diferencias en distribución de ambas leñosas y por lo tanto, como moduladores de la dinámica de establecimiento de leñosas por encima del límite del bosque.

Al comparar las bajas temperaturas de sobreenfriamiento y daño encontradas para ambas especies (entre -10 y -8 °C) con las temperaturas mínimas registradas en la altitud del límite (-3 °C) podemos inferir que las temperaturas congelantes

no son, por si solas, determinantes en la posición de la línea de árboles de nuestra zona de estudio. Esto confirma lo reportado por Körner (1998) a nivel global. A su vez, los resultados encontrados en el capítulo III contradicen hipótesis donde planteamos que *D. venezuelense* tiene mayor resistencia a bajas temperaturas que *C. marginatus*.

La distribución contrastante de ambas especies en los páramos de menor altitud, donde *D. venezuelense* tiene altas densidades siendo exitosa colonizando el páramo abierto, en tanto que *C. marginatus* no es exitosa colonizando páramo (capítulo II), pudiera entonces ser debida a que *D. venezuelense*, tiene los mecanismos fotoprotectores necesarios para colonizar el páramo sin ver afectada su supervivencia por las altas radiaciones de ambientes abiertos. Nuestros resultados sugieren que en esta especie las altas radiaciones posiblemente, no afecten procesos metabólicos como la fotosíntesis, ya que la especie es capaz de disipar el exceso de energía radiante en forma de calor (capítulo III). Este comportamiento se mantiene tanto en condiciones de exposición total (remoción de cobertura en la vecindad) como bajo la cobertura de la vegetación vecina a los juveniles en páramo abierto.

En contraste, una de las razones por las que *C. marginatus* no logra establecerse en el páramo pudiera ser que las radiaciones a las que se expone en estos sistemas abiertos de alta montaña, conducen a la fotoinhibición crónica de la fotosíntesis de sus juveniles, afectando así mismo su supervivencia (ver Capítulo III). Es posible, por lo tanto, que esta especie no cuente con los mecanismos fotoprotectores necesarios. Esto apoya la Hipótesis propuesta en el Capítulo III, de que en condiciones de mayor radiación como las experimentadas en el páramo, *C. marginatus* presenta fotoinhibición crónica por altas radiaciones mientras que *D. venezuelense* no es afectada.

En la figura 37 presentamos, a manera de síntesis, algunos de los filtros bióticos y abióticos que deben pasar *D. venezuelense* y *C. marginatus* para lograr establecerse en el páramo abierto. Los filtros que están marcados con una

PATRONES Y MECANISMOS DE ESTABLECIMIENTO DE DOS ESPECIES LEÑOSAS EN LA TRANSICION ENTRE EL BOSQUE
PARAMERO Y EL PARAMO EN LOS ANDES TROPICALES

interrogante son los filtros que no analizamos en este estudio, pero que sin embargo pudieran afectar el establecimiento de las leñosas.

4.3. LA DINÁMICA DEL LÍMITE EN ESCENARIOS DE CAMBIO CLIMÁTICO

Lo anteriormente expuesto permite retomar el tema de los posibles factores que afectan la dinámica del límite del bosque continuo. Así, posiblemente la posición actual de la línea de árboles en el sitio estudiando, no se está desplazando ascendiendo altitudinalmente de manera proporcional con el incremento de la temperatura, tal como lo plantea Bader (2007) y como se ha encontrado en el ecotono Bosque-Tundra en el Parque Nacional Glacial en Montana (USA) (Bekker 2005, Alftine y col 2003). Esto contradice muchos modelos que relacionan directamente los cambios en la temperatura producto del cambio global con la posición altitudinal de la vegetación (ej. Arzac 2008, Jobágy & Jackson 2000, Liu & Col 2002). Si bien la temperatura es muy importante en los patrones de distribución de la vegetación en la alta montaña a nivel global, no es el único factor que determina la dinámica, ya que a nivel local los procesos de desplazamiento y cambio vegetación se ven afectados por una serie de factores como las interacciones bióticas de las leñosas con la vegetación alpina, el efecto del dosel del bosque sobre el establecimiento de las leñosas, los procesos reproductivos y la capacidad diferencial de dispersión de las especies, y los cambios en los regímenes de disturbio (ej. fuego o pastoreo) a que están sometidas las áreas cercanas al límite de crecimiento arbóreo (Holtmeier & Broll 2007).

Entre los factores bióticos que pudieran ser determinantes a nivel local podemos sugerir las posibles relaciones de los juveniles de las leñosas con los individuos conespecíficos y heteroespecíficos en su vecindad inmediata (facilitación, competencia). De este modo, no podemos asumir un ascenso *espacialmente uniforme* de las leñosas al aumentar la temperatura, ya que el establecimiento

será diferencial, al cambiar la estructura biótica de las comunidades en que pueden establecerse.

Entre los factores abióticos, hemos visto como el cambio en los niveles de radiación entre el dosel del bosque y el páramo abierto, pudiera constituir una barrera muy importante para el establecimiento de algunas especies del bosque, lo que contribuiría a estabilizar las zonas de contacto o ecotono a través de un proceso de retroalimentación positiva, tal y como sugieren Bader *y col*, (2007), y Wilson & Agnew (1992). Este tipo de procesos resulta de que el dosel de las plantas del bosque modifican el ambiente que ellas mismas experimentan, incluyendo los regímenes de radiación y temperatura. De este modo, el dosel del bosque genera condiciones favorables para su propio mantenimiento y esto dificulta la expansión del límite del bosque, al no estar las leñosas en general adaptadas a las condiciones fuera de la cobertura del mismo (ej. altos niveles de radiación característicos del páramo). Así, este fenómeno de estabilización del límite podría contribuir a generar un *lag* importante entre los cambios climáticos en temperatura o precipitación y la dinámica del límite, que debe ser explícitamente incorporado en los modelos de simulación y la generación de escenarios.

Por otro lado, las bajas temperaturas, altas radiaciones y limitaciones en la disponibilidad de agua en el suelo pudieran interactuar de forma más o menos compleja para afectar la dinámica del límite, lo que ayudaría a explicar porqué especies como *D. venezuelense*, que parecen ser resistentes a los altos niveles de radiación del páramo, muestran sin embargo, una disminución en abundancia con la altitud más allá del límite del bosque. La posible combinación de estos factores pudiera ser particularmente crítica en la época seca, cuando, por ejemplo, las temperaturas nocturnas pudieran descender por debajo de cero, seguido de altas radiaciones en el día, agudizando los procesos de fotoinhibición de la fotosíntesis.

En ecosistemas templados se ha observado un aumento en la colonización de las especies del bosque y un ascenso de la línea de árboles que parece coincidir con el incremento de la temperatura generado con el cambio climático global. Sin embargo, en estos sitios se han registrado también cambios en la historia del uso de la tierra, en los que específicamente se disminuyó o eliminó el pastoreo y la quema con el fin de declararlos áreas protegidas. En nuestra zona de estudio pudiera haber ocurrido un cambio similar de disminución en la presión del fuego y el pastoreo con la creación del Parque Nacional Sierra Nevada (1952), un aspecto importante que debe ser evaluado para una interpretación más completa de la dinámica del límite forestal.

4.4. LIMITACIONES DE ESTE TRABAJO Y ÁREAS POSIBLES DE INVESTIGACION ABIERTAS

A continuación plantearemos algunas de las limitaciones de nuestro estudio con el fin de sugerir posibles investigaciones entorno a la temática de la línea de árboles tropical (ver figura 37). En primer lugar, es obviamente necesario ampliar el número de especies leñosas y arbustivas estudiadas, para poder evaluar de manera más integral, cómo las diferencias en los patrones de distribución de estas especies en el ecotono bosque-páramo se relacionan con sus características adaptativas. Esto permitiría por ejemplo evaluar si las diferencias observadas entre *D. venezuelense* y *C. marginatus* en su respuesta a cambios en los niveles de radiación, se mantienen al estudiar a otras especies dominantes del bosque paramero.

Por otro lado, como lo sugerimos en el capítulo II, es importante realizar investigaciones acerca de la dispersión y viabilidad de semillas desde el interior del bosque y hacia la zona de páramo y en el gradiente altitudinal, con el fin de determinar la importancia de estos factores como posibles filtros en la colonización de las leñosas en la matriz de páramo. Existen antecedentes en este tipo de estudios que muestran la importancia de los procesos de dispersión (ej.

los estudios en *Nothofagus* de Cuevas 2000). Igualmente, es importante la evaluación de la densidad de *D. venezuelense* y *C. marginatus* en zonas con diferentes exposiciones, con el fin de determinar si cambios en los patrones de radiación relacionados con la exposición influyen en sus patrones de distribución.

En lo que se refiere a la evaluación de las interacciones locales (análisis de la vecindad inmediata) sería importante por un lado determinar la estructura biótica y abiótica de la vecindad inmediata de *C. marginatus*. Por otra parte, la alta variabilidad observada sugiere que es importante aumentar el número de replicas para los juveniles y adultos, además de evaluar la densidad de leñosas conespecíficas y heteroespecíficas en la vecindad de adultos de *D. venezuelense* en borde de bosque y páramo, para poder analizar con más claridad su papel de posible facilitador en el establecimiento (el análisis de abundancias basado en la estimación de las coberturas pudiera no haber sido suficientemente sensible).

Por otro lado, es fundamental analizar en más detalles los posibles mecanismos de interacción local entre especies, estudiando por ejemplo los cambios en parámetros como potenciales hídricos, contenido de nitrógeno foliar, tasas de crecimiento, etc., entre individuos con diferentes condiciones en su vecindad inmediata. Igualmente, evaluar en más detalle el posible papel de plantas no vasculares en el establecimiento de leñosas, es decir musgos y líquenes (ej. analizando si están produciendo sustancias alelopáticas inhibitoras del crecimiento).

Es importante que se realice una evaluación de la fluorescencia de la clorofila cuando las plantas son sometidas a bajas temperaturas seguidas de altas radiaciones, para determinar si en las zonas tropicales este factor pudiera conducir a la fotoinhibición crónica y así ser determinante en la posición altitudinal del bosque. Este mecanismo de fotoinhibición asociada a bajas temperaturas ha sido determinado para varias especies en zonas templadas (Germino & Smith 2000, 2002, Maher *et al* 2005) y tropicales (Fetene *et al* 1997).

Por otro lado, sería muy importante completar el experimento de trasplante de juveniles realizado, tomando por ejemplo juveniles de *D. venezuelense* de zonas de bosque cerrado o borde de bosque y sometiéndolas a condiciones de alta radiación en páramo abierto. Esto nos permitiría descartar el que las diferencias observadas entre las dos especies en su capacidad de resistencia a altas radiaciones, se deban exclusivamente a que ambas especies estaban aclimatadas antes del inicio del experimento en ambientes lumínicos contrastantes (bajo el dosel en *C. marginatus* y en páramo abierto en *D. venezuelense*).

Cabe así mismo resaltar la importancia de la evaluación de los potenciales hídricos, potencial de pérdida de turgor, etc., en especies con distribuciones contrastantes en el límite, para determinar la relevancia de las estrategias de resistencia al estrés hídrico en la posición del límite bosque-páramo.

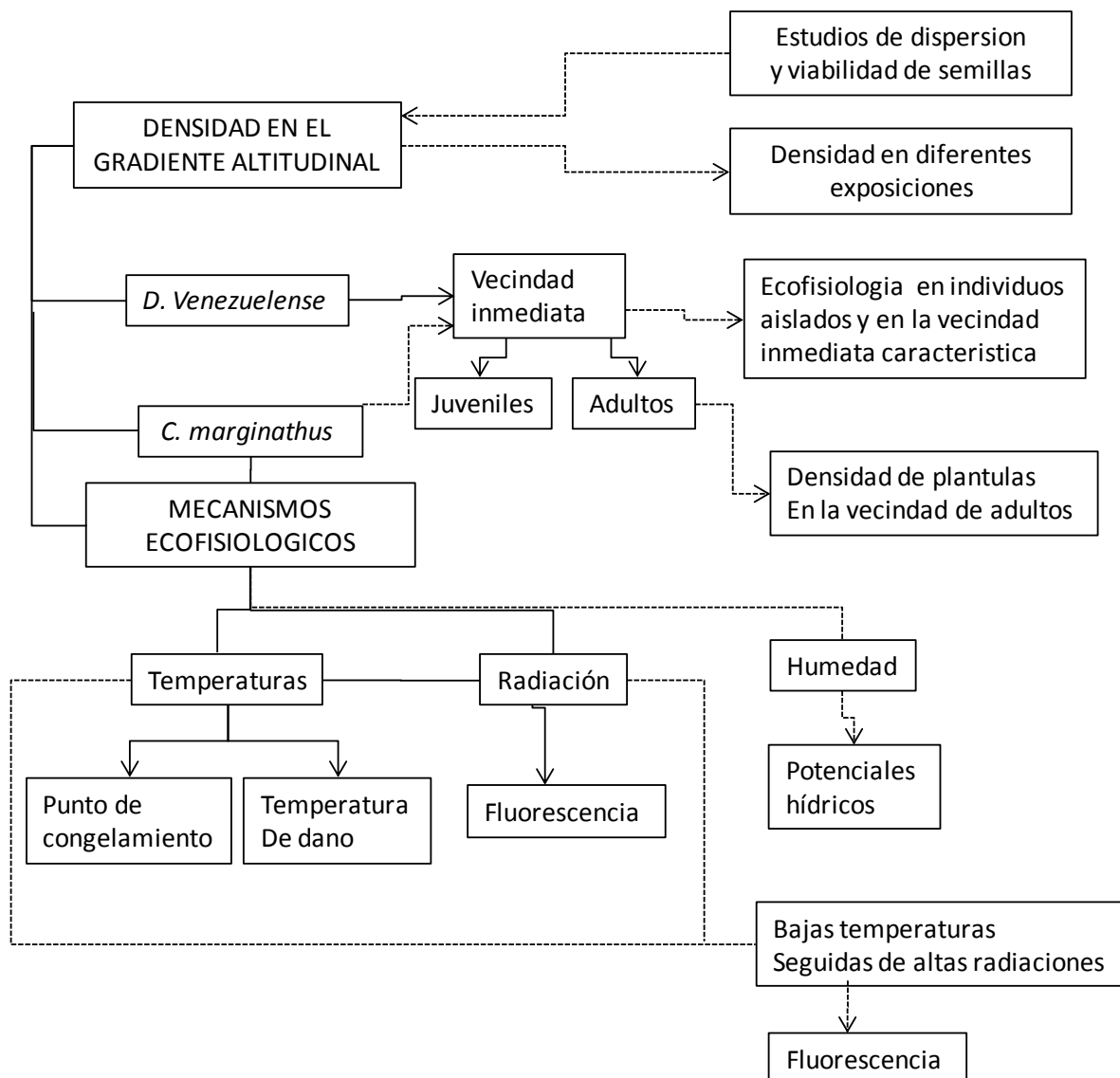


Figura 37. Esquema donde se integran los alcances de la presente investigación (líneas sólidas) y las recomendaciones para futuras investigaciones (líneas punteadas) que surgen a partir de este estudio.

BIBLIOGRAFIA

- Alftine K., Malanson G. & D Frage. 2003. Feedback-driven response to multidecadal climatic variability at an alpine treeline. *Physical Geography*, 24: 6, pp. 520–535.
- 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.
- Bader M., Geloof I. & M. Rietkerk. 2007. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant ecology*. 191:33-45
- Bekker M. 2005. Positive feedback between tree establishment and patterns of subalpine forest advancement, Glacier National Park, Montana, U.S.A. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37:1,97–107
- Camarero J. & E. Gutierrez. 1999. Patrón espacial de un ecotono bosque subalpino-pastos alpinos (Las Cutas, Ordesa, Pirineos Centrales). *Invest. Agr. Sist. Recur. For.* 8: 171-205
- Choler P. Michalet R. & R. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Journal of Ecology*, 82: 3295-3308.
- Cuevas J. 2002 Episodic regeneration at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra de Fuego, Chile. *Ecology*, 90: 52-60
- Dullinger S., Dirnböck T. & 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
- Fetene M., Nauke P., Lüttge U., & E. Beck. 1997. Photosynthesis and photoinhibition in a tropical alpine giant rosette plant, *Lobelia rhynchopetalum*. *New Phytology*, 137: 437-461
- French D., Miller G. & R. Cummins. 1997. Recent development of high-altitude *Pinus sylvestris* scrub in the northern Cairngorm Mountains, Scotland. *Biological conservation*, 79:133-144.
- Germino M. & W. Smith. 1999. Sky exposure, crown architecture, and low temperature photoinhibition in conifer seedlings at alpine treeline. *Plant cell and environment*, 22: 407-415.
- Germino M. & W. Smith. 2000. Differences in microsite, plant form, and low-temperature photoinhibition in alpine plants. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 32:388–396.
- Germino M. & W. Smith. 2001. Relative importance of microhabitat, plant form and photosynthetic physiology to carbon gain in two alpine herbs. *Functional Ecology* 15:2, 243–251
- Holtmeier F. & G. Broll. 2007. Treeline advance – driving process and adverse factors. *Landscape Online* 1, 1-33
- Jobbágy E. & R Jackson. 2000. Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology & Biogeography* 9, 253–268

- Körner C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115:445-459
- Liu H., Tang Z., Dai J., Tang Y. & H Cui. 2002. Larch timbeline and its Development iN North China. *Mountain Research and Development*, 22: 4, 359–367
- Maher E., Germino M. & N. Hasselquist. 2005. Interactive effects of tree and herb cover on survivorship, physiology, and microclimate of conifer seedlings at the alpine treeline-ecotono. *Canadian Journal of Forest Research*. 35: 567-574
- Ramírez L. 2008. Estructura de la vegetación en la zona de transición entre el bosque y el páramo en la sierra Nevada de Mérida. Trabajo especial de Grado. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- Urbanska K. 1997. Safe sites-interface of plant population ecology and restoration ecology. En: Urbanska K., Webb, N. & P. Edwards (Eds). *Restoration Ecology and sustaintable development*. United Kingdom. 81-110