

**UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
INSTITUTO DE CIENCIAS AMBIENTALES Y ECOLOGICAS**

**Ecofisiología de la Regeneración de *Polylepis sericea* WEDD: Tipo
de Reproducción y Mecanismos de Resistencia a las
Temperaturas Congelantes.**

**Trabajo Especial de Grado presentado por el
Bachiller Sairo Rangel Marquina
ante la Universidad de los Andes como requisito
parcial para optar al Título de Licenciado en Biología,
bajo la tutoría del Dr. Carlos García Núñez**

Mérida, Octubre 2004

**La investigación fue realizada en el
Laboratorio de Ecofisiología Vegetal
del Instituto de Ciencias Ambientales
y Ecológicas (ICAE) de la Facultad de
Ciencias de la Universidad de los Andes**

**Este trabajo fue realizado mediante el
Financiamiento otorgado por la IAI, Red de
Investigación cooperativa Andes-Sabanas
(RICAS). Proyecto 040**

AGRADECIMIENTOS.

Al Dr. Carlos García Núñez, tutor de esta tesis, de quien recibí magistrales consejos, guía, ayuda incondicional, amistad y orientación en todo momento.

Al Dr. Fermín Rada, cotutor de esta tesis, por abrirme las puertas del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), por guiarme, por la confianza dada y el estímulo brindado en todo momento.

Al Dr. Pablo Alvizú, por su incondicional ayuda, para orientarme en la caracterización climática.

A la MSc. Edyuly Márquez, por orientarme en la determinación de la temperatura de daño.

Al Sr. Alexander Nieto, por su colaboración en el trabajo de campo.

A la Lic. Maribel Colmenares, quien a través de múltiples conversaciones sobre el tema me ayudaron a orientarme durante este proceso.

Al Lic. Armando Briceño y la MSc. Thais Castro, por su ayuda en la transcripción e impresión del trabajo.

A la T.S.U. Yulimar Castro por sus palabras de apoyo, consejos y paciencia que me estimularon para llevar a feliz término este trabajo.

A los profesores jurados de esta tesis: Maria Vielma, Maria Marquina y Mario Fariñas, quienes con sus múltiples correcciones y sugerencias ayudaron a enriquecerlo.

A todos los profesores, personal técnico y administrativo del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), por el apoyo y el estímulo brindado en todo momento.

**Aunque no soy poeta ni mucho menos pensador,
solo soy un simple ser que de vez en cuando ríe
y que de vez en cuando llora, y que de vez en
cuando quiere escribir lo que piensa. Aunque
sean pobres y nada valgan mis letras, ellas son
fuente de mi existir, porque lo que pienso es lo
que soy y lo que siento, y lo que escribo es la
manifestación de mi ser.**

Sairo

**Dedico este trabajo a Maria Epifanía,
luz de mi ser**

TABLA DE CONTENIDO:

LISTA DE TABLAS	
LISTA DE FIGURAS	VI
RESUMEN	VII
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MATERIALES Y MÉTODOS	11
2.1 Descripción del área de estudio	11
2.1.1 Ubicación	11
2.1.2 Geología, Geomorfología y Suelos	11
2.1.3 Clima	13
2.2 Caracterización microclimática de los bosque	14
2.3 Estructura poblacional y mecanismos de regeneración	15
2.3.1 Densidad de árboles y distribución en categorías de tamaño	15
2.3.2 Proporción de plántulas y rebrotes	15
2.4 Mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas	16
2.4.1 Determinación de la capacidad de sobreenfriamiento	16
2.4.2 Determinación de temperatura de daño	17
2.4.3 Determinación del potencial osmótico foliar	18
3. RESULTADOS	20
3.1 Caracterización microclimática dentro y fuera del bosque de <i>Polylepis sericea</i>	20
3.2 Estructura poblacional y mecanismos de regeneración	26
3.3 Mecanismo de resistencia a las bajas temperaturas	30
3.3.1 Capacidad de sobreenfriamiento	30
3.3.2 Temperatura de daño	31
3.3.3 Potencial osmótico foliar	32

4. DISCUSIÓN	35
4.1 Condiciones microclimáticas dentro del bosque y en páramo abierto	35
4.2 Estructura poblacional y mecanismos de regeneración	37
4.3 Mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas	42
5. CONCLUSIONES	45
6. BIBLIOGRAFÍA	45

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Densidad de plantas por m ² en el área de estudio	28
Tabla 2. Peso seco y tamaño de plantas usadas para realizar las pruebas de Sobreenfriamiento	30
Tabla 3. Capacidad de sobreenfriamiento en los diferentes tejidos considerados	31
Tabla 4.- Temperatura de daño para los diferentes tejidos considerados	32

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Árbol de <i>Polylepis sericea</i> Wedd.	02
Figura 2. Mapa topográfico de la cordillera de Mérida, mostrando la sierra de Santo Domingo	12
Figura 3. Mapa geológico de Mucubají	12
Figura 4. Climadiagrama de Mucubají	13
Figura 5. Bosque de <i>Polylepis sericea</i> en el Páramo de Mucubají	14
Figura 6. Individuos juveniles de <i>Polylepis sericea</i> 15	15
Figura 7. Detalle del origen asexual de <i>Polylepis sericea</i>	16
Figura 8. Máximos y mínimos de temperatura registrados a 5 cm de altura	21
Figura 9. Máximos y mínimos de temperatura registrados a 50cm de altura	22
Figura 10. Máximos y mínimos de temperatura registrados a 7cm de profundidad	22
Figura 11. Temperatura máxima y mínima promedio a 5 cm de altura	23
Figura 12. Temperatura máxima y mínima promedio a 50 cm de altura	24
Figura 13. Temperatura máxima y mínima promedio a 7 cm de profundidad	24
Figura 14. Humedad relativa promedio a 50 cm de altura	25
Figura 15. Número de días con temperaturas congelantes	26
Figura 16. Distribución de tamaño de la población por categorías de altura de los individuos	27
Figura 17. Proporción de individuos jóvenes (< 10 cm), provenientes de la germinación de semillas ó por rebrotes de raíz.	29
Figura 18. Proporción de individuos jóvenes (<10 cm), provenientes de la germinación de semillas ó por rebrotes de raíz , bajo cobertura de individuos adultos.	29
Figura 19. Potencial osmótico en juveniles de origen sexual en cursos de 24 horas	33
Figura 20. Temperatura de hoja en juveniles de origen sexual en cursos de 24 horas	33

Figura 21. Temperatura de aire circundante a los juveniles de origen sexual en cursos de 24 horas	33
Figura 22. Potencial osmótico en rebrotes en cursos de 24 horas	34
Figura 23. Temperatura de hoja en rebrotes en cursos de 24 horas	34
Figura 24. Temperatura de aire circundante a los rebrotes en cursos de 24 horas	34

Resumen

Los árboles de *Polylepis sericea* se distribuyen en forma insular por encima de la línea de los bosques continuos en los Andes Venezolanos, en ambientes donde ocurren cambios extremos de temperatura en cualquier día del año. El propósito de este trabajo es el estudio de las condiciones microclimáticas del refugio termohídrico en los cuales se ubican, estos árboles, los mecanismos de resistencia al frío que presentan los juveniles, el tipo de regeneración y la distribución de estos con relación a los individuos adultos. Para determinar las condiciones de temperatura en la época húmeda y seca se colocaron registradores electrónicos en tres sitios y a tres niveles: en el bosque, bajo la cobertura del dosel, en un claro dentro del bosque y fuera del bosque. Niveles: 7 cm por debajo de la superficie del suelo; 5 cm y 50 cm por encima de la superficie del suelo. La humedad relativa se registró dentro y fuera del bosque a 50 cm de altura. La capacidad de sobreenfriamiento se determinó a través de análisis térmico. La temperatura de daño de los tejidos se obtuvo a través del método del TTC. Para determinar si existe ajuste osmótico a nivel diario y estacional, se midió el potencial osmótico del tejido foliar con un psicrómetro de punto de rocío en cursos de 24 h. Para el estudio de la estructura de tamaño de la población se realizaron 2 transectas de 40 m x 10 m donde se midió diámetro del tronco y altura de todos los individuos > 10 cm de altura en el Páramo de Mucubají a 3500 msnm. Claras diferencias en las condiciones microclimáticas medidas fueron observadas dentro del bosque y en páramo abierto. La temperatura mínima absoluta más baja fue registrada en la época seca a 5 cm en el páramo abierto y en los claros dentro del bosque, le sigue a los 50 cm y -7 cm. En cuanto a la humedad relativa se observó una diferencia promedio de 8.55% entre el bosque y el páramo abierto durante la época seca, la cual es la más extrema. La capacidad de sobreenfriamiento se encontró en promedio para los diferentes tejidos medidos entre -5.5°C y -7.75°C y la temperatura de daño entre -5.5°C y -8.13°C. No se observó capacidad de ajuste osmótico diario, mientras que estacionalmente hubo diferencia significativa, se encontró una proporción similar de juveniles provenientes de semillas y de rebrotes de raíz. El 99% de los juveniles están bajo la cobertura de la copa de los adultos. Nuestros resultados muestran que el bosque de *P. sericea* de Mucubají, presenta una distribución de tamaño en forma de "J" invertida con una alta proporción de juveniles, donde una gran parte (44%) de estos provienen de la regeneración a través de semillas. El carácter evasor a las temperaturas congelantes de los juveniles no le confiere la capacidad de soportar las temperaturas congelantes que se registran en páramo abierto, lo que sugiere que este factor podría ser una de las razones de la peculiar distribución de estos bosques.

Palabras Claves: Estrategias de Regeneración, Límite de crecimiento arbóreo, Capacidad de sobreenfriamiento, Temperatura de daño, Estructura poblacional, Hábitat-refugio.

1. INTRODUCCIÓN

El Páramo Andino Venezolano es una región natural caracterizado por dos pisos altitudinales, uno inferior llamado Piso Andino que ocupa una franja altitudinal relativamente ancha cuyo límite inferior se encuentra en el contorno de los 2.000 m y su límite superior es el segundo piso altitudinal, que varía entre los 3.800 m y 4.300 m, llamado Piso Altiandino. Entre estas regiones se encuentran distribuidos 7 formaciones vegetales: Páramo Desértico (dominado por el género *Espeletia*), Desierto Periglacial (géneros principales: *Calandrinia*, *Arenaria*, *Agrostis*, *Draba*, *Aciachne*, etc), Bosque Altiandino (principales géneros: *Polylepis*, *Gynoxis*, *Espeletia*, *Berberis*, etc), Páramo Andino (principales géneros: *Polylepis*, *Gynoxis*, *Espeletia*, *Lomaria*, etc), Pajonal Paramero (principales géneros: *Calamagrostis*, *Cortaderia*, *Ortosanthus*, *Espeletia*, etc), Pastizal Paramero (principales géneros: *Bromus*, *Carex*, *Agrostis*, *Swallenachloa*, *Senecio*, etc), Bosques Parameros (principales géneros: *Espeletia*, *Aragoa*, *Alnus*, etc), (Monasterio 1980a). El género arbóreo *Polylepis* que se encuentra a tales elevaciones del páramo, pertenece a la familia *Rosaceae* y está compuesto por 20 especies (Kessler 1995). En los Andes venezolanos se encuentra *Polylepis sericea* (Figura 1) el cual crece siempre por arriba del límite altitudinal de crecimiento arbóreo (3100 msnm), hasta los 4500 msnm (Arnal 1983). Esta inusual distribución a llevado ha numerosos debates por investigadores siendo aun insatisfactorias las explicaciones dadas. Monasterio (1980a) destaca que el bosque altiandino, *P. sericea* es uno de los ecosistemas de la región de los páramos de más difícil interpretación. Las distintas explicaciones sobre su presencia actual o su evolución histórica durante el pleistoceno no resultan del todo satisfactorias y se necesita un trabajo integrado, paleoecológico y ecológico para abordarlo con éxito.



Figura 1. Árbol de *Polylepis sericea* Wedd

Con relación a las limitaciones de la forma de vida arbórea en las altas montañas Körner (1998) propone cinco condiciones que pueden determinarla.

1. **La hipótesis del estrés:** los daños repetidos por congelamiento pueden contribuir a la formación del límite arbóreo. En el trópico este congelamiento ocurre durante la noche en cualquier momento del año, sin embargo, Goldstein et al (1994), señalan que este tipo de daño no pareciera jugar un rol importante en la formación del límite arbóreo. Por otro lado está también el efecto de desecación por congelamiento donde la pérdida de agua no puede ser remplazada porque el suelo está congelado.
2. **La hipótesis del disturbio:** los daños mecánicos por el viento, la nieve, la herbivoría o los patógenos fúngicos, pueden ocasionar la pérdida de biomasa y meristemas que no pueden ser sustituidos por crecimiento y desarrollo bajo ciertas condiciones de baja temperatura.
3. **La hipótesis de la reproducción:** procesos como la polinización, el crecimiento del tubo polínico, el desarrollo de la semilla, la dispersión de la semilla, la germinación y establecimiento de plántulas, pueden estar limitados y previenen el restablecimiento arbóreo a grandes altitudes.

4. **La hipótesis del balance de carbono:** la asimilación de carbono y el balance entre la asimilación y la pérdida de carbono por respiración es insuficiente para soportar el mantenimiento y un mínimo de crecimiento arbóreo. Sin embargo, Körner (1998) señala que existe una aparente insensibilidad en la fotosíntesis de los árboles en el límite arbóreo, durante la estación de crecimiento debido a la aclimatación térmica.
5. **Hipótesis de la limitación de crecimiento:** limitaciones de sumideros de carbono en vez de la producción de asimilados, son los más importantes para la formación del límite arbóreo. Es decir existe una temperatura mínima que permite la suficiente producción de nuevas células, el desarrollo y diferenciación de tejidos funcionales en plantas superiores, esta limitación no necesariamente está relacionado con el balance de carbono. Esta hipótesis se basa en asumir que el límite de crecimiento arbóreo no es causado por la escasez de carbono, pero si por la inhibición del crecimiento celular como resultado de las bajas temperaturas.

En *Polylepis sericea* se han realizado estudios que permiten poner a prueba algunas de estas hipótesis. Rada *et al* (1996) encuentran que *P. sericea* mantiene tasas de asimilación positivas a lo largo del año con puntos de compensación de la fotosíntesis a temperaturas ligeramente por debajo de cero grados. Por otra parte, se determinó que el sobreenfriamiento es el principal mecanismo de resistencia a las bajas temperaturas, encontrando que los individuos adultos presentan un ajuste osmótico diario que aumenta su capacidad de sobrevivencia a temperaturas entre -6,0 y -8,0 °C (Rada *et al* 1985).

Sobre las áreas de distribución en la cual se encuentra *P. sericea*, Monasterio (1980b) lo define como zonas de intenso modelado glacial (características del altiandino), pero en una aparente contradicción con este hecho sólo se localiza en sitios no afectados por el avance ni retroceso de los glaciares, como son los afloramientos rocosos fisurados que a manera de islas emergentes no fueron esculpidos ni erosionados por la marcha de los glaciares. Estos hábitats refugios, distribuidos en forma discontinúa se encuentran en un rango

relativamente amplio de condiciones termohídricas. El bosque actúa como un amortiguador climático y también de substrato; la instalación del bosque posibilita la evolución del suelo, ya que en las áreas colonizadas por esta vegetación no existe suelo desnudo (Azocar y Monasterio 1980). El contenido de agua en el suelo de esta formación suele ser superior al de otras formaciones de páramo con las cuales se interdigita (Monasterio 1980b).

En lo que se refiere a la regeneración de estos bosques es poco lo que se sabe. El estudio más completo es el realizado por Hueck (1960), en la cual se investigaron diferentes aspectos de la reproducción natural del *P. sericea* en los Andes de Venezuela e incluyen cuatro aspectos:

a) Producción de flores y frutos:

P. sericea, tiene como otros representantes del género, inflorescencia del tipo racimoso o que cuelgan de un eje flexible. El eje pobre en flores, tiene un largo de 7-10 cm y es un poco más largo en la época de la madurez. La flor tiene un caliz de 3-5 hojas frecuentemente de varios tamaños y en general de contorno triangular y acuminado. Durante los meses de la madurez, el caliz se alarga un poco. Sobresalen de la flor de 10 a 15 estambres con anteras purpúreas. Según el tipo de sus flores, el *Polylepis* pertenece a las plantas anemófilas, por ser distribuido su polen por el viento. Sin embargo en los estudios paleoecológicos de Salgado-Labouriau (1980), concluye que este género, tan importante ecológicamente a lo largo de todos los Andes, no tiene una buena dispersión de polen, el cual sólo se deposita a muy poca distancia de donde crecen sus árboles.

En el mes de la madurez el cáliz abraza un pequeño fruto seco indehiscente, las alas del cáliz delgadas como papel, se convierte en un órgano que sirve para el transporte por el viento; este no es extremadamente eficaz pero puede, no obstante, transportar el fruto hasta muchos metros de distancia.

Los meses de floración y de madurez no son tan estrictamente fijos como los árboles de la zona templada; como las temperaturas son constantes casi durante todo el año, el ritmo fenológico depende más de la distribución de las lluvias que de las temperaturas.

Generalmente, la primera mitad de la estación húmeda marca el periodo de floración, a pesar de que las yemas florales existen desde muchos meses antes, los frutos se maduran dos meses más tarde y caen al poco tiempo. A comienzos de mayo se desarrollan las nuevas hojas. Lo anterior es ratificado por Simpson (1979) quien señala que *P. sericea* posee un grupo de características que normalmente le asocian a la polinización por el viento: Ausencia de pétalos, sépalos no coloreados, ausencia de néctar, numerosas anteras con largos filamentos, abundante polen seco, estigma fibrilar grande y extendido y crecimiento en bosques casi monoespecíficos. De igual manera señala que *P. sericea*, es dispersado por el viento.

b) Germinación:

Hueck (1960) reporta que las plántulas de *P. sericea* se desarrollan aparentemente sin dificultades y en gran número. Bajo los árboles padres pueden encontrarse plántulas en grandes cantidades. En dos años de este estudio (1957-1958) las condiciones climáticas estuvieron en el rango normal, lo que supone que la reproducción no debe ser diferente en otros años que no sean extremadamente secos o húmedos. Encontró que las plántulas estaban especialmente en suelos sombreados y ricos en sustancias de humus próximos a los árboles viejos; en estas condiciones crecen muchas veces tan densamente que se pueden contar más de 100-150 en un metro cuadrado.

En contraposición, fue mucho más raro encontrar plántulas a distancia de los árboles padres. Para tratar de explicar el patrón de distribución de las plántulas, este autor plantea las siguientes hipótesis:

1.- A pesar de que las semillas pueden ser distribuidas por el viento a grandes distancias, la mayoría de ellas caen muy cerca de su origen.

2.- Parece evidente que las condiciones del suelo no son muy favorables para la germinación en los lugares más expuestos al sol y menos húmedos.

Es importante señalar en este punto lo expuesto por Goldstein et al (1994), en donde indica que los suelos con mejores temperaturas junto con agua y nutrientes, provee oportunidades para el establecimiento y desarrollo de semillas; Smith

(1977) comprueba esta hipótesis transplantando plántulas de *P. sericea*, en el páramo abierto y en sitios rocosos. La mortalidad de las plántulas durante el primer año fue del 100% sobre suelo desnudo y el 14% sobrevivió en áreas rocosas y con raras excepciones la mortalidad se restringió al período seco (de diciembre a abril), cuando la temperatura y la humedad de la superficie del suelo fueron las mas bajas.

c) **El crecimiento durante el primer año**

Las semillas de *P. sericea*, germinan en forma epigea. Las plántulas desarrolladas durante los primeros 2-3 meses, tienen una raíz poco ramificada de 5 cm de largo y con pocos pelos adsorbentes. Es claro que hasta este momento las nuevas plantas no están firmemente fijadas en el suelo (Hueck 1960).

Los cotiledones son muy pequeños, conforme al tamaño de la semilla, tienen un largo 3 mm y un ancho de 4 mm. Los bordes de las hojas son irregularmente redondeadas y se arrugan cuando la tercera o cuarta hoja está desarrollándose. La primera hoja después de los cotiledones es entera, ovalada y dentada, las siguientes son imparipinada. En el décimo mes, la planta tiene una altura de más o menos 8 – 10 cm, posee ahora las primeras hojas normalmente desarrolladas. El sistema radicular está bien fortalecido, se extiende en dirección horizontal hasta unos 15 cm y comienza a fijarse en el suelo muy eficientemente. En los meses siguientes, el sistema radicular crece también considerablemente en profundidad; un corte en el suelo causado por la erosión, dió la oportunidad de observar que los árboles grandes tienen raíces hasta de 1,5 m de profundidad (Hueck 1960).

d) **Estructura de tamaño.**

En cuanto a la estructura de tamaño de las poblaciones de *P. sericea*, Hueck (1960), encuentra que está bien representada entre las categorías diamétricas superiores, pero que faltaban casi completamente en las categorías diamétricas inferiores, lo cual el describe como una situación peculiar, a pesar de que existen plantitas recién germinadas en abundancia en los bosques maduros de *P. sericea*, en la Sierra Nevada de Mérida se pudo observar:

1.- Una gran abundancia de plantas de *P. sericea*, en germinación y de 1-2 años de edad.

2.- Pocas plantas más viejas entre los 3 y 5 años.

A pesar de esto, Hueck (1960) plantea que la reproducción de los bosques existentes es lo suficientemente fuerte como para garantizar su conservación. Además, se apunta que esta especie es capaz de ocupar los campos abiertos del páramo que fueron lugares antiguamente cubiertos de *Polylepis*. Ejemplos de esta reocupación la describe en la región de morrenas más abajo de la Laguna Negra y en otros lugares.

Arnal (1983), considera que las poblaciones de *P. sericea*, poseen una constancia vegetativa y reproductiva; esto significa que la población tiene un comportamiento independiente de los cambios climáticos, y que los individuos responden a un ritmo endógeno para su actividad reproductiva. El patrón de distribución marcadamente insular de las poblaciones de *P. sericea*, asociado presumiblemente a las características térmicas de su hábitat (Azócar y Monasterio 1980), y por otra parte, la peculiar distribución de tamaño de las poblaciones descritas por Hueck (1960), a pesar de la abundancia de plántulas que se encuentran en los meses de época lluviosa, nos lleva a pensar que la incapacidad de establecer plántulas fuera de su hábitat refugio dada por las condiciones microclimáticas en el páramo abierto, constituiría el cuello de botella poblacional que explicaría la peculiar distribución de estos bosques.

Cuando estudiamos el proceso de establecimiento debemos tener en cuenta algunos fenómenos que se pueden estar dando bajo condiciones estresantes como en las que se encuentra *P. sericea*, entre ellos el fenómeno nodriza en el cual los adultos proveen protección y condiciones favorables a la descendencia, el cual ha sido descrito en ecosistemas áridos, pero que ocurre igualmente en otros ecosistemas como en sitios árticos y alpinos (Urbanska *et al* 1997). Por otra parte, bajo condiciones abióticas estresantes, donde las oportunidades de germinación y establecimiento son reducidas, la reproducción vegetativa puede jugar un papel importante en el mantenimiento de las poblaciones de plantas (Waller 1998). En ambientes alpinos las plantas se pueden reproducir sexualmente por semillas y

asexualmente por estolones, pero las semillas pueden no ser muy viables (Billings 1974).

De todo lo ya expuesto surgen las siguientes preguntas:

¿ Por qué esta especie no es capaz de salirse del refugio térmico, aun en su límite altitudinal inferior y colonizar nuevos espacios donde las condiciones climáticas son menos extremas?.

¿ Ésta distribución de los bosques de *P. sericea* en forma insular, está asociada a la capacidad de resistencia a las temperaturas congelantes en los individuos jóvenes?.

En el presente trabajo se pretende estudiar algunos aspectos ecofisiológicos de la regeneración de *Polylepis sericea*, relacionados con la estructura de tamaño de la población, el tipo de reproducción y los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas de los juveniles ubicados en el Páramo de Mucubají.

HIPÓTESIS:

- La cobertura proporcionada por las copas de los árboles dentro del bosque, determinará condiciones más favorables de temperatura bajo el dosel que en condiciones de Páramo abierto.
- Si el proceso de establecimiento de plántulas constituye un filtro en la dinámica poblacional de *P. sericea*, se esperaría una distribución de tamaño en forma de pirámide invertida.
- Las condiciones abióticas estresantes del hábitat del *P. sericea*, favorecería la reproducción vegetativa como mecanismo prevaleciente de regeneración de sus poblaciones.
- Si las condiciones microclimáticas, especialmente en relación a la temperatura son más favorables bajo la cobertura proporcionada por los árboles adultos, estos determinará un patrón de distribución de los juveniles marcadamente asociado al abrigo del dosel.
- Las diferencias entre los microambientes en los cuales se encuentran las plantas jóvenes y adultas de *P. sericea*, y aquellas debidas al desarrollo de la planta, deben determinar diferentes mecanismos adaptativos a las bajas temperaturas.

OBJETIVOS ESPECIFICO:

- Caracterizar estacionalmente el microclima del bosque, bajo condiciones de plena cobertura por el dosel, en claros del bosque y en páramo abierto
- Caracterizar la distribución de tamaño de la población.
- Determinar la importancia relativa del tipo de reproducción, ya sea sexual a través del establecimiento de plántulas, ó vegetativa por rebrotes de raíz.
- Caracterizar el patrón espacial de los individuos jóvenes en relación a la cobertura por el dosel.
- Determinar los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas en juveniles de origen sexual y asexual.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Descripción del área de estudio:

2.1.1 Ubicación:

El valle del complejo morrénico de Mucubají está situado en la vertiente Sudeste de la Sierra de Santo Domingo de la Cordillera de los Andes, la que se orienta hacia los llanos; al Nordeste del Estado Mérida en el Páramo de Mucubají (8° 47' latitud Norte y 70° 48' longitud Oeste) a una altitud de 3500 m (Vivas, 1999) (Figura 2).

2.1.2 Geología, geomorfología y suelos:

Dos morrenas laterales y una terminal forman el complejo morrénico de Mucubají, el cual encierra un valle interno cortado por el río Mucubají y una laguna glacial (Figura 3). Hacia el sur se encuentran los picos más altos de la Sierra de Santo Domingo, entre ellos el pico Mucuñuque con 4.672 m. (Azócar, 1974).

El valle morrénico tiene una longitud aproximada de 3 km y presenta cuatro morrenas que lo cortan perpendicularmente señalando fases sucesivas del retroceso glacial, entre ellas se depositó material fluvio-glacial.

Los suelos del Páramo de Mucubají son jóvenes y se han desarrollado sobre sedimentos de origen glacial y fluvio-glacial derivados de rocas igneometamórficas del Precámbrico (Grupo Iglesias). La constitución de los suelos está dada por depósitos de la era cuaternaria caracterizados por: (1) "Till" morrénico, conformado por sedimentos no escogidos y no estratificados en forma de una mezcla heterogénea de arcilla, arena y cantos depositados por un glaciar, constituyendo morrenas laterales, terminales y diamícticas. (2) Sedimentos fluvio-glaciales, generalmente formados por terrazas asociadas a la deglaciación de zonas bajo la influencia de los glaciares. (3) Sedimentos fluviales, los cuales constituyen terrazas por debajo de los depósitos (1) y (2) (Schubert 1979).

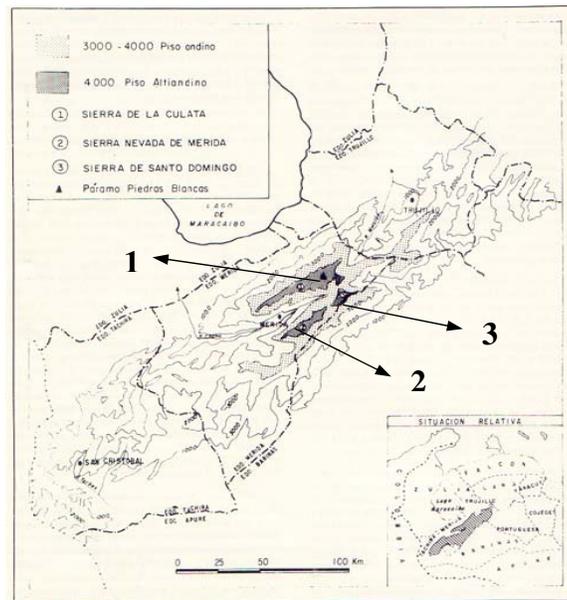


Figura 2. Mapa topográfico de la cordillera de Mérida, mostrando la sierra de Santo Domingo. Fuente. M. Monasterio (1980b).

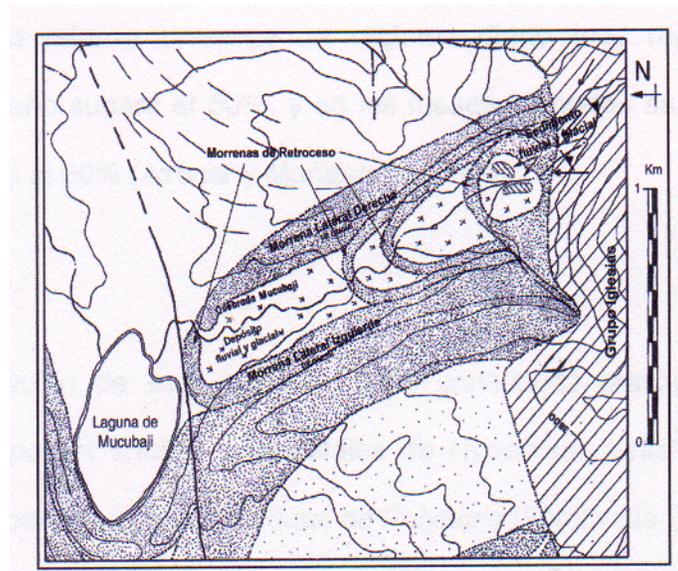


Figura 3. Mapa geológico de Mucubají. Fuente. Schubert (1970b)

2.1.3 Clima.

El clima de Mucubají presenta una isoterma anual (Figura 4). La temperatura media anual se encuentra alrededor de los 5,4 °C con una oscilación de 1,2 °C (junio es el mes más caliente con 5,9 °C y el mes más frío resulta ser diciembre con 4,7 °C); una temperatura media mínima cerca de 0 °C con días por debajo de esta, con lo que se originan heladas, y una media Máxima de 10 °C (Azócar y Monasterio 1980).

El promedio anual de precipitaciones en el páramo de Mucubají es de 968,8 mm y responde a un régimen unimodal tropical, característico de laderas y vertientes orientadas hacia los llanos, por lo tanto las precipitaciones están concentradas en un solo período entre mayo y octubre (período de lluvias), y el período seco comprende los meses de diciembre a marzo, donde abril y noviembre se comportan como meses de transición entre uno y otro período.

La humedad relativa presenta un régimen diario muy regular el cual durante todo el año supera el 50%, y en los meses húmedos sus valores son siempre mayores al 60% (Azócar y Monasterio, 1980).

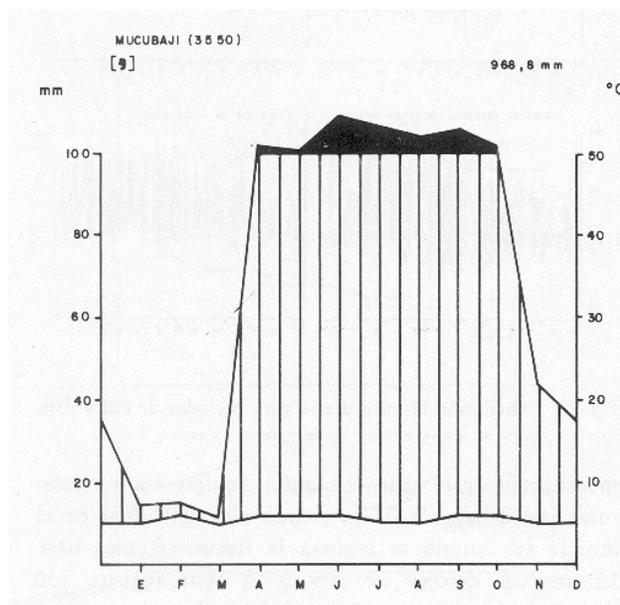


Figura 4. Climadiagrama de Mucubají. Fuente. Azócar y Monasterio (1979).

2.2 Caracterización microclimática de los bosques de *Polylepis sericea*:

En el páramo de Mucubají cerca de los 3700 msnm (figura 5), se realizaron registros diarios de temperatura y humedad relativa, mediante el uso de registradores automáticos de temperatura (modelo H-8 HOBO. U.S.A), durante la época seca y la época húmeda a diferentes niveles dentro del bosque y en áreas de Páramo abierto dentro del bosque y aledaños al bosque.

- a 7 cm por debajo de la superficie del suelo.
- a 5 cm de altura.
- a 50 cm de altura.



Figura 5. Bosque de *Polylepis sericea* en el Páramo de Mucubají

2.3 Estructura poblacional y mecanismos de regeneración

2.3.1 Densidad de árboles y distribución en categorías de tamaño.

Para determinar la densidad de árboles y su distribución en categorías de tamaño, se realizaron dos transectas en el bosque, dispuestas en forma perpendicular a la pendiente, cada una de 40 m de largo por 10 m de ancho, las cuales fueron divididas en parcelas de 10 m x 10 m y a su vez dentro de ellas se hicieron 4 subparcelas de 5 m x 5 m (25 metros cuadrados), seleccionando luego al azar una de ellas por parcela, donde se midió la altura y el diámetro basal de los individuos mayores a 10 cm de altura.

Para determinar la densidad de individuos menores de 10 cm y su distribución con respecto a los individuos adultos, se trazaron transectas de 10 m de largo por 1 m de ancho en el sentido de los puntos cardinales, a partir de individuos adultos (n=10), seleccionados de tal modo que adyacente a ellos, tenían parches de páramo abierto. Esto con el fin de comprobar nuestra hipótesis relacionada con la distribución de los juveniles asociados con los adultos (nodricismo), y su limitación de colonizar áreas de páramo abierto.

2.3.2 Proporción de juveniles de origen sexual y asexual:

En cada transecta perpendicular al eje del árbol se determinó el origen de los juveniles (< 10 cm). Para ello se escarbaron los individuos presentes hasta dejar al descubierto la raíz (Figuras 6 y 7).



Figura 6. Individuos juveniles de *Polylepis sericea*



Figura 7. Detalle del origen asexual de plantas de *Polylepis sericea*. Se observa la conexión con la planta madre o adulta.

2.4 Mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas.

2.4.1 Determinación de la capacidad de sobreenfriamiento:

Para determinar la capacidad de sobreenfriamiento, se utiliza la propiedad que tienen los tejidos vegetales de producir una exoterma al momento de congelarse, esto es debido a una liberación de energía que ocurre al momento que el agua que está presente en los tejidos se congela, la cual puede ser medida con un sensor, (Taiz y Zeiger 1991).

Se procede de la siguiente manera:

Se recolectaron muestras vegetales de origen sexual y asexual (plantas jóvenes < 10 cm) en el campo, se colocaron en bolsas plásticas y se transportaron al laboratorio.

Se tomaron diferentes partes de las plantas (hoja, tallo y raíz) y se colocaron en tubos de ensayo pequeños, se taparon con tapas que poseen termopares de cobre-constantan que deben quedar unidos al tejido de cada una de las muestras, estos a su vez están conectados a una tarjeta (modelo PA-7018 ICP. CON) y un computador que registra la temperatura.

Los tubos de ensayo fueron colocados en un baño refrigerante (Modelo Grant, Cambridge, LTD England) que permite trabajar dentro del rango $+10^{\circ}\text{C}$ y -30°C con una tasa de enfriamiento constante ($\pm 10^{\circ}\text{C/h}$).

Las temperaturas del tejido, se registraron continuamente en el computador. La aparición de la exoterma dada por la liberación de calor durante el proceso de congelamiento indicó la temperatura a la cual comienza el congelamiento.

2.4.2 Determinación de temperatura de daño.

El método empleado se basa en la capacidad que posee el cloruro trifenilo de tetrazolio (TTC) para competir por los electrones en la cadena respiratoria de las células vivas, pasando de un estado oxidado a uno reducido que se verifica por un cambio de color, lo cual nos permite a través de una prueba colorimétrica saber si el tejido está vivo o no (Taiz y Zeiger 1991).

El método empleado para determinar las temperaturas en las cuales se observa daño, fue el descrito por Steponkus y Lanphear (1967), método refinado del TTC para determinar daño a tejidos.

El material vegetal (plantas jóvenes $< 10\text{ cm}$) fueron recolectadas en el campo, colocadas en bolsas plásticas y llevadas al laboratorio, se pesó 250 mg de muestra y fueron colocadas en pequeños tubos de ensayo (25 ml) tapados herméticamente. Se preparan tres replicas por temperatura a considerar.

Los tubos fueron colocados en un baño refrigerante con temperatura graduable (Modelo Grant, Cambridge, LTD England) que utiliza como mezcla etanol al 95%. Se partió de una temperatura inicial de 5°C (muestra control) la cual disminuyó sucesivamente hasta llegar a una temperatura final de -15°C . Se dejaron 5 minutos en cada temperatura (5, 0, -5, -10, -15°C) y se retiraron progresivamente para su análisis.

Se esperaron 24 horas para determinar la supervivencia mediante la aplicación de 5ml por tubo de TTC al 0,6% (cloruro trifenilo de tetrazolio), preparada en un buffer de $\text{Na}_2\text{HPO}_4\text{-KH}_2\text{PO}_4$ y dejadas incubando durante 24 horas a temperatura ambiente. Pasado el tiempo de incubación, a las muestras se le extrae el

formazán producido (TTC reducido) con etanol 95% (5ml por tubo) y se les determina a cada una su densidad óptica a 530 nm.

Para determinar la temperatura a la cual se produce daño se emplea el siguiente método: la cantidad de formazán producido por las distintas muestras expuestas a las temperaturas congelantes es directamente proporcional a sus absorbancias, las cuales se expresa como porcentaje de la cantidad de formazán producido por las muestras de control. Luego de obtener los porcentajes para cada una de las distintas temperaturas, se gráfica el porcentaje de supervivencia de los tejidos con respecto a la temperatura. Como temperatura de daño por congelamiento se considera un porcentaje de supervivencia de tejido equivalente al 50%.

2.4.3 Determinación del potencial osmótico foliar:

Para verificar si los juveniles presentan al igual que los individuos adultos cambios diarios y estacionales en el potencial osmótico foliar, se utilizó un psicrómetro de punto de rocío (Modelo HR-33T, Wescor INC). Se utiliza el principio en el cual el tejido foliar una vez rota sus paredes celulares con nitrógeno líquido, se coloca en una cámara metálica hermética, luego que se equilibra la humedad con el volumen de la cámara, se enfría por el paso de corriente a través de una termocupla, para producir condensación; entre mayor ó menor cantidad de solutos tenga el tejido, de igual forma será, la cantidad de microvoltios necesarios para producir la condensación (Taiz y Zeiger 1998).

Para las determinaciones del potencial osmótico se tomaron tres hojas por planta juvenil < 10 cm (de origen sexual y de origen asexual), cada dos horas en cursos de 24 horas durante las dos épocas del año, al momento que también se realizó el registro de la temperatura de aire y de la hoja con un termómetro digital (modelo HH23 OMEGA U.S.A.); luego fueron envueltas en papel de aluminio para sumergirlas en un termo contentivo de nitrógeno líquido hasta que las hojas tomaron la temperatura del nitrógeno líquido (-196°C), que se detecta por el cese de desprendimiento de vapor dentro del termo. Luego, las muestras se colocaron dentro de bolsas plásticas en una cava con hielo fueron trasladadas al laboratorio.

Para determinar el potencial osmótico de cada muestra se tomaron discos de tejido (0,6 mm de diámetro), los cuales se colocaron en una cámara psicrométrica de muestras (Modelo C-52, Wescor INC), conectada a un microvoltímetro de punto de rocío (Modelo HR-33T, Wescor INC). Transcurridos 45 minutos, tiempo en el que se logra un equilibrio entre la cámara y la muestra, se tomaron las medidas en microvoltios (μV). Estos valores se transformaron en valores de potencial osmótico foliar (MPa), mediante una curva de calibración realizada a partir de valores obtenidos a través de discos de papel de filtro inmersos en soluciones diferentes de NaCl de molalidad conocida y colocadas en la cámara de muestras; la molalidad se convierte en valores de potencial osmótico a través de una tabla de potenciales hídricos de soluciones de NaCl a temperaturas entre 0 – 40 °C.

Los valores de potencial osmótico de cada una de las muestras a diferentes horas se graficaron a lo largo de ciclos de 24 horas.

3. RESULTADOS

3.1 Caracterización microclimática dentro y fuera del bosque de *Polylepis sericea*.

Para el análisis de los resultados se tomaron en cuenta las distintas tendencias estacionales. En otras palabras, se observaron las diferentes características de temperatura y humedad relativa, tomando en consideración la época húmeda y seca, para luego analizar a fondo los microambientes.

Como primer punto a considerar en esta descripción de los resultados están las temperaturas absolutas registradas. En las figuras 8, 9 y 10 se pueden observar los diferentes valores obtenidos para la época de lluvias y sequía en las diferentes condiciones consideradas.

En la figura 8, se puede observar como varían las temperaturas mínimas alcanzadas a 5 cm sobre la superficie del suelo, entre los diferentes puntos en los cuales se realizaron las medidas. Esta diferencia se hace notoria al comparar dentro y fuera del bosque (-0,3 °C y -3,3 °C respectivamente), ya que el comportamiento en el claro dentro del bosque (-3,20 °C) es parecido al encontrado fuera del bosque. Las diferencias dentro y fuera del bosque se incrementan en época seca, en la cual se pueden observar temperaturas de -4,9 °C dentro del bosque, -10,1 °C en un claro dentro del bosque y -9,5 °C fuera del bosque, por lo que estaríamos hablando de una variación térmica entre los microambientes y entre las diferentes épocas. En esta figura llama también la atención, las temperaturas máximas alcanzadas en los diferentes microambientes siendo inferior dentro del bosque (17,5 °C), en comparación con un claro dentro el bosque (26,7 °C) y fuera del bosque (28,6 °C), por lo que tendríamos que agregar a esta lista de características una menor oscilación térmica dentro del bosque en comparación a los demás microambientes.

En el figura 9, encontramos que a 50 cm de altura, las diferencias entre los microambientes y entre épocas, son menos extremas en comparación con los otros niveles, aunque podemos seguir hablando de una menor oscilación térmica y

mejores condiciones en cuanto a temperaturas mínimas dentro del bosque. Existe poca diferencia en las temperaturas máximas entre los dos microambientes.

En la figura 10, se observan las temperaturas mínimas y máximas absolutas alcanzadas a 7 cm de profundidad entre los diferentes microambientes y épocas, donde destaca que el comportamiento a este nivel es muy parecido entre las distintas localidades y época del año, lo que indica que a esta profundidad del suelo las temperaturas tienden a estabilizarse, presentando poca oscilación térmica.

Si observamos las tres figuras anteriores y ponemos nuestra atención en los sitios que deberían estar ocupados por los juveniles (5 cm) y comienzan los adulto (50 cm) dentro del bosque, nos damos cuenta que no existen grandes diferencias térmicas entre estos dos microambientes.

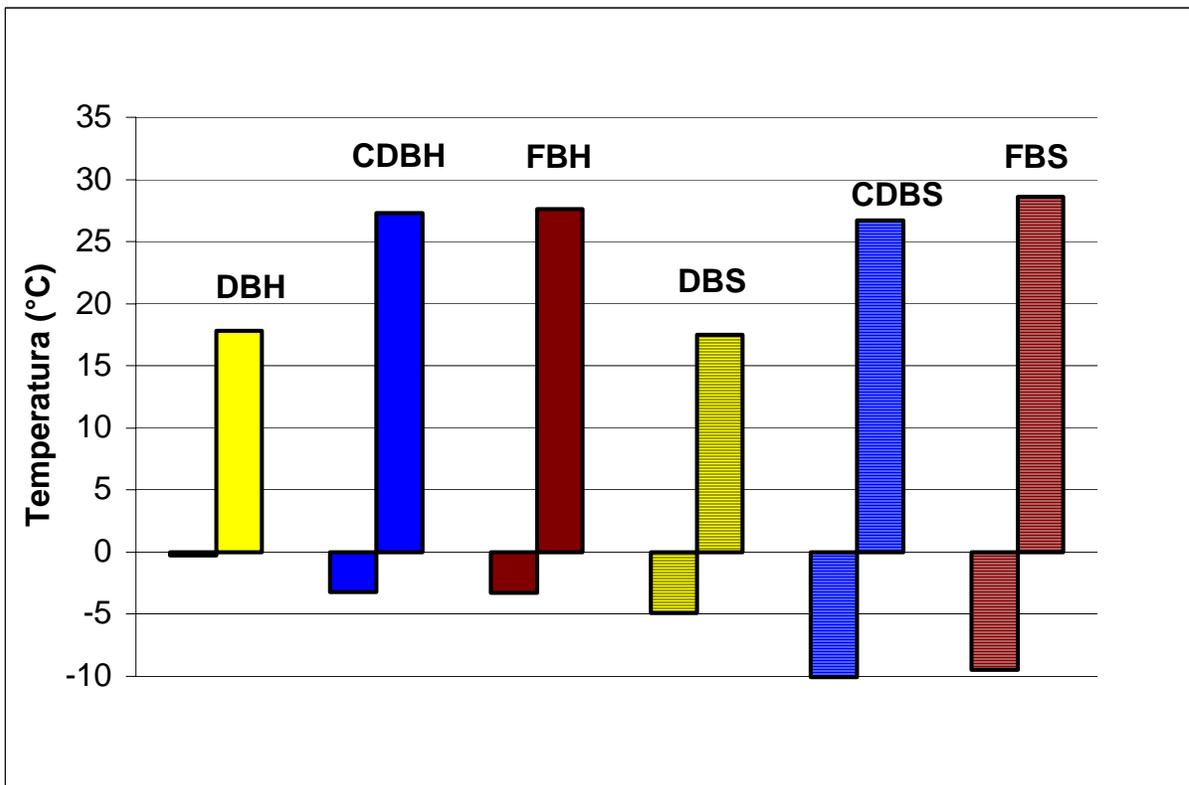


Figura 8. Máximos y Mínimos de temperatura registradas a 5 cm de altura: DBH (Dentro del bosque en la época húmeda), CDBH (Claro dentro del bosque en la época húmeda), FBH (Fuera del bosque en la época húmeda), DBS (Dentro del bosque en la época seca), CDBS (Claro dentro del bosque en la época seca), FBS (Fuera del bosque en la época seca).

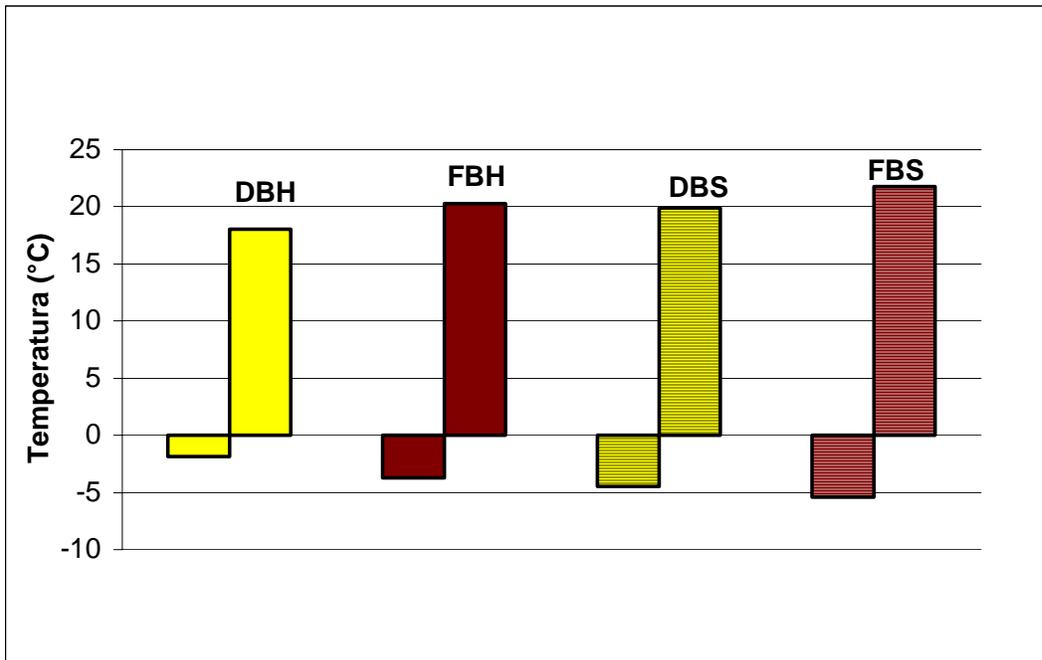


Figura 9. Máximos y mínimos de temperatura registrados a 50 cm de altura: DBH (Dentro del bosque en la época húmeda), FBH (Fuera del bosque en la época húmeda), DBS (Dentro del bosque en la época seca), FBS (Fuera del bosque en la época seca).

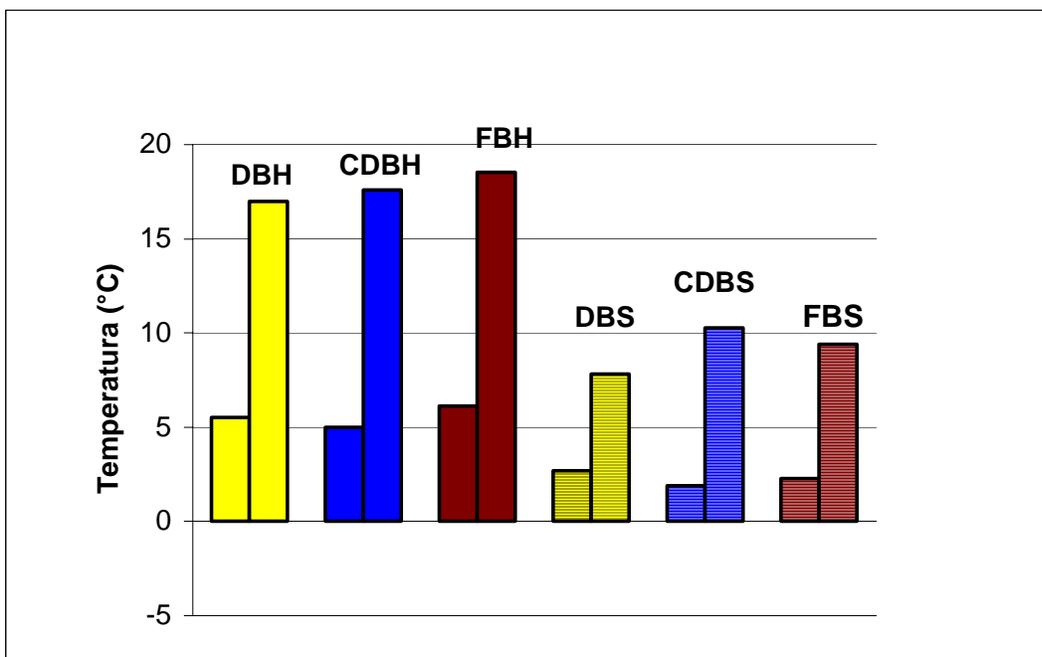


Figura 10. máximos y Mínimos de temperatura registrada a 7 cm de profundidad: DBH (Dentro del bosque en la época húmeda), CDBH (Claro dentro del bosque en la época húmeda), FBH (Fuera del bosque en la época húmeda), DBS (Dentro del bosque en la época seca), CDBS (Claro dentro del bosque en la época seca), FBS (Fuera del bosque en la época seca).

En las figuras 11, 12 y 13, se presentan las temperaturas mínimas y máximas promedio a diferentes niveles que se fueron registrados durante la caracterización microclimática. Podemos observar un comportamiento similar al de las temperaturas absolutas, en donde existe una variación de las condiciones de temperatura entre los diferentes microambientes y entre épocas. Estas podrían considerarse más favorables para el establecimiento de plántulas dentro del bosque, debido a la presencia de dos factores: Uno, la menor oscilación térmica si consideramos las temperaturas máximas y mínimas promedio, y dos, las temperaturas mínimas promedio. No se presentan grandes diferencias entre los microambientes ocupados por los juveniles y los adultos.

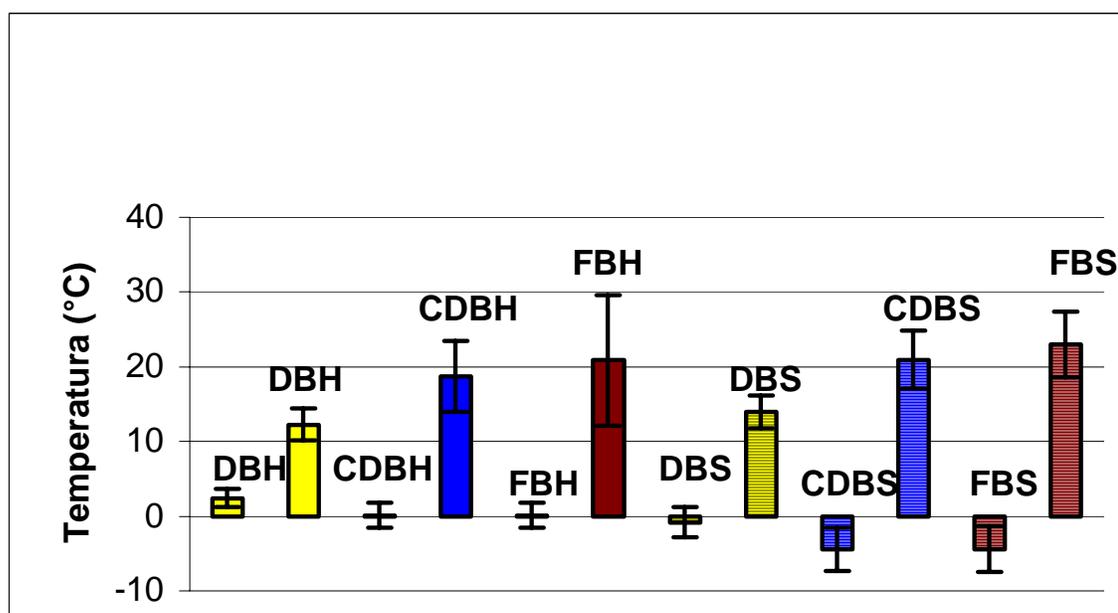


Figura 11. Temperatura máxima y mínima promedio a 5 cm de altura: DBH (Dentro del bosque en la época húmeda), CDBH (Claro dentro del bosque en la época húmeda), FBH (Fuera del bosque en la época húmeda), DBS (Dentro del bosque en la época seca), CDBS (Claro dentro del bosque en la época seca) FBS (Fuera del bosque en la época seca).

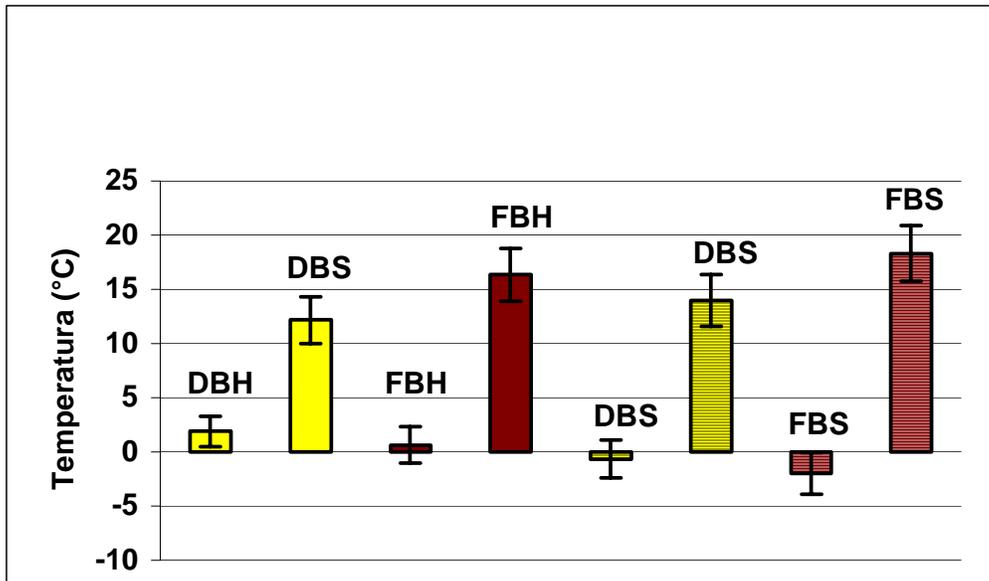


Figura 12. Temperatura máxima y mínima promedio a 50 cm de altura: DBH (Dentro del bosque en la época húmeda), FBH (Fuera del bosque en la época húmeda), DBS (Dentro del bosque en la época seca), FBS (Fuera del bosque en la época seca).

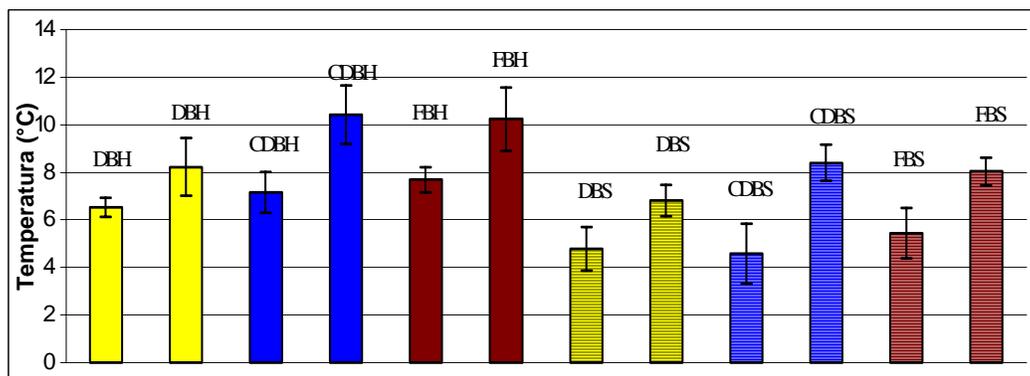


Figura 13. Temperatura máxima y mínima promedio a 7cm profundidad: DBH (Dentro del bosque en la época húmeda), CDBH (Claro dentro del bosque en la época húmeda), FBH (Fuera del bosque en la época húmeda), DBS (Dentro del bosque en la época seca), CDBS (Claro dentro del bosque en la época seca), FBS (Fuera del bosque en la época seca).

En la figura 14, podemos observar los promedios de humedad relativa que se registraron en los dos microambientes (dentro y fuera del bosque), a 50 cm de altura. Como era de esperarse en la época húmeda hubo significativas diferencias en las mínimas registradas dentro del bosque ($75,4\pm 21,7\%$) y fuera ($63,9\pm 24,6\%$), resultando en una diferencia promedio de 11,5%. En época seca se registró $40,4\pm 27,3\%$ dentro y $31,8\pm 26,9\%$ fuera del bosque, existiendo una diferencia de 8,55% en promedio lo que podría estar determinando una mejor condición de humedad adentro, durante los meses en que existen condiciones hídricas más estresantes y en donde la humedad mínima absoluta fuera del bosque puede llegar a estar en 2,77% (datos no presentados). Existe una alta variabilidad en los valores registrados, por lo que es difícil establecer diferencias en base a este parámetro. Sin embargo, los menores valores registrados fuera del bosque podrían determinar más condiciones estresantes de diferencia de presión de vapor hoja – aire (DPV), en individuos que se encuentren en el páramo abierto donde las temperaturas a nivel del suelo durante el día pueden ser altas.

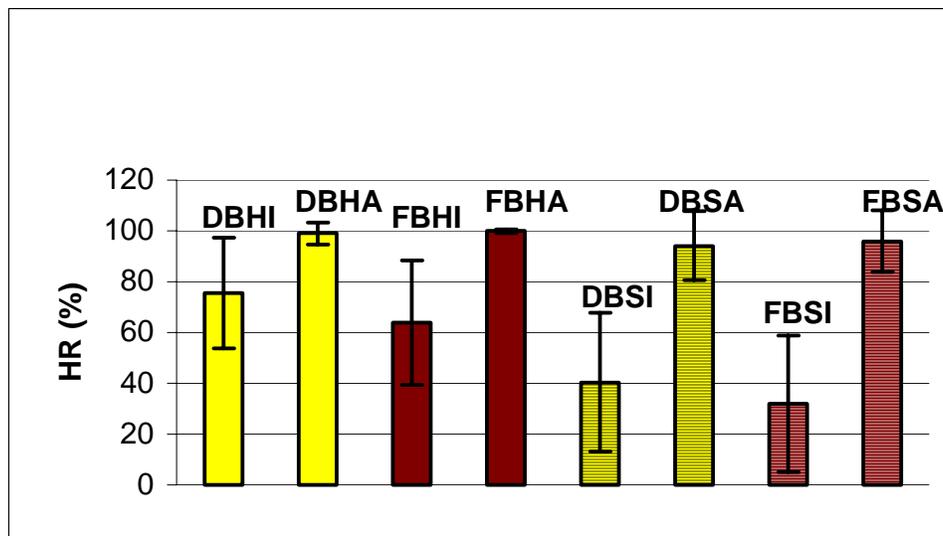


Figura 14. Humedad relativa promedio a 50 cm de altura: DBHI (Dentro del bosque en la época húmeda, mínima promedio), DBHA (Dentro del bosque en la época húmeda, máxima promedio), FBHI (Fuera del bosque en época húmeda mínima promedio), FBHA (Fuera del bosque en época húmeda máxima promedio), DBSI (Dentro del bosque en época seca mínima promedio), DBSA (Dentro del bosque en época seca máxima promedio), FBSI (Fuera del bosque en época seca mínima promedio), FBSA (Fuera del bosque en época seca máxima promedio).

Para tener una mejor idea de las diferencias microclimáticas, en la figura 15 podemos observar el número de días con temperaturas congelantes. Para los 109 días que duraron los registros, a 5 cm de altura, el menor valor corresponde a 35 días dentro del bosque, mientras que para fuera del bosque correspondió 82 días. A 7 cm de profundidad no se registraron días con temperaturas congelantes.

A los 50 cm de altura hubo una menor diferencia entre los dos microambientes, no obstante esta no deja de ser amplia ya que para dentro del bosque hubo 41 días y fuera del bosque 62 días.

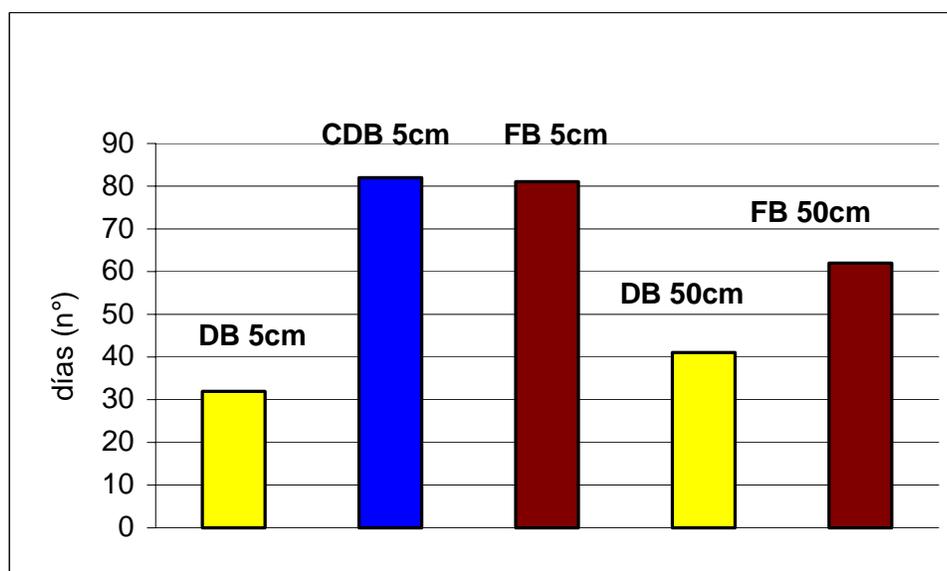


Figura 15. Número de días con temperaturas congelantes. DB (Dentro del bosque), CDB (Claro dentro del bosque), FB (Fuera del bosque), (n=109).

3.2 Estructura poblacional y mecanismos de regeneración

En este punto vamos a considerar tres aspectos estudiados en el campo a lo largo del trabajo y que busca el conocimiento de los componentes de la regeneración del bosque de *P. sericea*, estos son: el estudio de la estructura de tamaño de la población, el tipo de reproducción predominante en el bosque y la distribución de los juveniles en relación a los adultos.

En la figura 16 podemos observar la existencia de una alta proporción de individuos jóvenes en este bosque, a pesar de que el censo fue realizado en época seca donde posiblemente muchas plántulas hayan desaparecido. La primera categoría (0 – 10 cm), fue la que contó con mayor número de representantes con 111 individuos que representa el 33%, luego disminuye significativamente en la segunda categoría (10,1 – 20 cm) con 55 individuos (16,4%) y se mantiene prácticamente constante en la siguiente (20,1 – 30 cm) con 50 (15%). Luego vuelve a ocurrir una disminución entre 30,1 – 40 cm casi a la mitad con respecto a la anterior con 21 individuos (6,3%), volviendo a decrecer a la mitad con 11 individuos (3,3%) en la quinta categoría (40,1 – 50 cm), luego tiende a hacerse mas constante (aunque existen algunas como en 130,1 – 140 cm en las que hay un solo individuo), hasta los 200 – 700 cm en donde se agrupan las categorías siguientes y hubo un aumento (6,8%).

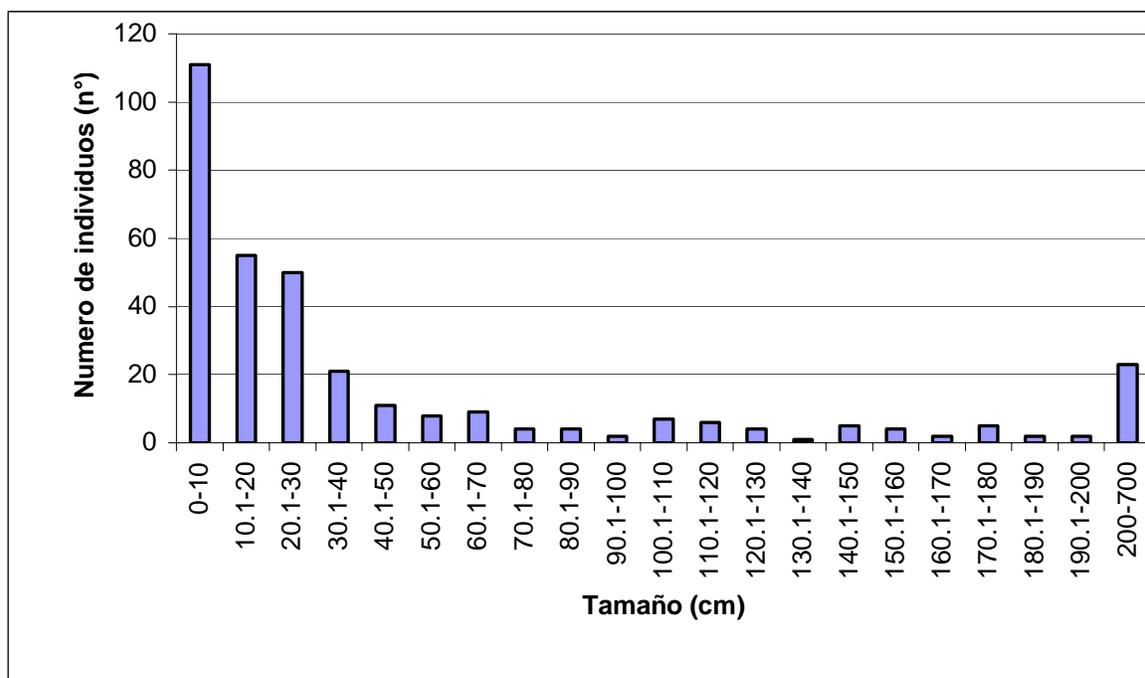


Figura 16. Distribución de tamaño de la población por categorías de altura de los individuos (n=8 para individuos > 10 cm y n=40 para individuos <10 cm)

Es importante en este punto resaltar que en todas las categorías se encontraron representantes, si bien no muy alta, ninguna fue faltante, evidenciándose como en la mayoría de ellas luego de las cuatro primeras es muy bajo su número. Esto puede constatare en la tabla 1, en donde se muestran las densidades. A partir de 50 cm se unieron las categorías hasta los 200 cm en vista de que eran muy bajas las densidades registradas.

Tabla 1: Densidad de plantas por m² en el área de estudio.

Categoría de tamaño (cm)	# de Plantas/m ²
0-10	0,55
10,1-20	0,27
20,1-30	0,25
30,1-40	0,10
40,1-50	0,06
50,1-200	0,33
> 200	0,11

En la figura 17, se presenta la proporción de individuos (< 10 cm) provenientes de la germinación de semillas ó por rebrotes de raíz correspondiente a las transectas muestreadas en época seca. Se observa que los individuos originados por regeneración asexual constituyen una mayor proporción (56%) con relación a los provenientes de la regeneración sexual (44%).

En el figura 18, se observa como la distribución de los individuos juveniles con relación a los adultos es muy estrecha. El 99% de los juveniles censados en las transectas (111 individuos), están asociados a la copa del adulto.

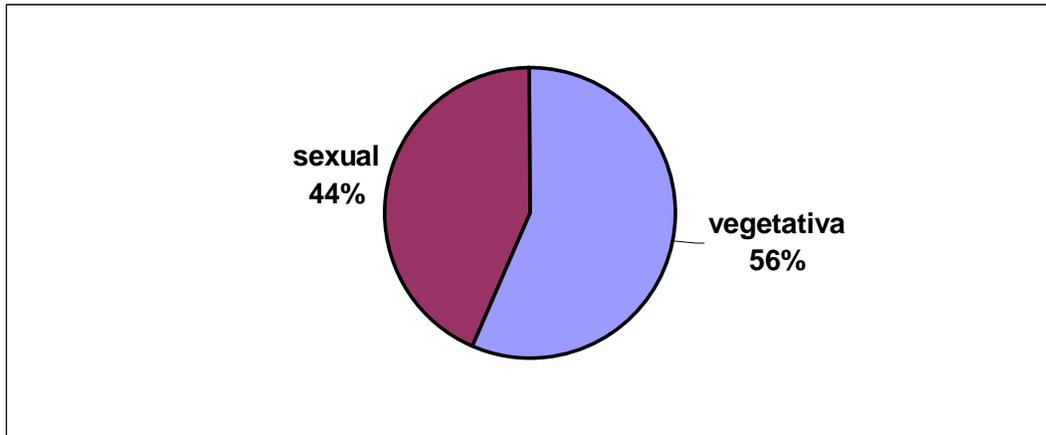


Figura 17. Proporción de individuos jóvenes (< 10 cm), provenientes de la germinación de semillas ó por rebrotes de raíz. datos correspondiente a 40 transectas (n=40) muestreadas en la época seca.



Figura 18. Proporción de individuos jóvenes (<10cm) provenientes de la germinación de semillas ó por rebrotes de raíz (111 individuos censados) bajo la cobertura de individuos adultos en 40 transectas muestreadas durante la época seca.

3.3 Mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas.

3.3.1 Capacidad de sobreenfriamiento.

Esta prueba fue llevada a cabo en los dos tipos de juveniles considerados según su origen, y a su vez se realizaron en distintos tejidos. En la tabla 2, se muestra el peso seco y el tamaño de las plantas usadas para esta prueba.

Tabla 2. Peso seco y tamaño de plantas usadas para realizar las pruebas de sobreenfriamiento. Plántulas (n=15), juveniles de origen sexual (n=10) y Rebrotos de raíz (n=8)

Concepto	Peso seco (g)	Tamaño (cm)
Plántulas	0,018 ± 0,009	4,34 ± 0,95
Juveniles de origen sexual para la extracción de: hojas, tallo y raíz	0,154 ± 0,035	10,31 ± 0,35
Rebrotos	0,974 ± 0,215	8,5 ± 1,0

Los diferentes tejidos utilizados y los valores de sobreenfriamiento obtenidos se pueden observar en la tabla 3.

Estas pruebas se realizaron en las primeras 24 horas luego de traídas las plantas al laboratorio y en días de época húmeda por lo que los tejidos tendrían altos niveles de hidratación.

El valor más positivo en el cual se registró la exoterma fue en tallos de los rebrotos (-5,2±0,6 °C), siguiendo de igual forma los tallos de juvenil de origen sexual (-5,4±0,4 °C), las hojas de los juveniles de origen sexual y de los rebrotos presentaron temperaturas de sobreenfriamiento en promedio de -6,0°C. Las plántulas con cotiledones y las raíces de juveniles de origen sexual presentaron los valores más negativos (-6,6±1,7 °C y -7,8±1,9 °C respectivamente).

Tabla 3: Capacidad de sobreenfriamiento en los diferentes tejidos considerados. Plántulas con cotiledones (n=15), Hojas de juveniles de origen sexual (n=8), Tallo de juveniles de origen sexual (n=8), raíz de juveniles de origen sexual (n=8), hoja de rebrotes (n=8), tallo de rebrotes (n=8)

Concepto	Temperatura de sobreenfriamiento (°C)
Plántula	-6,6 ±1,6
Hojas de juveniles de origen sexual	-6,2±1,1
Tallo de juveniles de origen sexual	-5,4±0.4
Raíz de juveniles de origen sexual	-7,8±1,9
Hojas de rebrotes	-6,0±0,9
Tallos de rebrotes	-5,2±0,6

Si tomamos en cuenta los valores arriba señalados podemos sacar el promedio para ambos tipos de juveniles, obteniendo que para los de origen sexual es $-6,4 \pm 1,2^{\circ}\text{C}$ (sin considerar el de plantulas) y para los de origen asexual es $-5,6 \pm 0,6^{\circ}\text{C}$.

3.3.2 Temperatura de daño.

La tabla 4, muestra los resultados de las pruebas de la sensibilidad de los tejidos a las temperaturas congelantes, obtenidos del material traído al laboratorio. Este resultado no incluye las plántulas, debido a la dificultad que implica la cantidad de material necesario para su realización.

La temperatura que causa el 50% de daño al tejido foliar de es de $-5,5 \pm 1,3^{\circ}\text{C}$ para los juveniles de origen sexual y $-8,0 \pm 1,8^{\circ}\text{C}$ para los rebrotes; para el tallo es de $-6,5 \pm 1,1^{\circ}\text{C}$ en los juveniles de origen sexual y $-8,1 \pm 1,8^{\circ}\text{C}$ para los rebrotes; la raíz de origen sexual presentó la temperatura de daño a $-6,4 \pm 0,4^{\circ}\text{C}$.

Tabla 4: Temperatura de daño para los diferentes tejidos considerados (n=3)

Concepto	Temperatura de daño (°C)
Hoja de juveniles de origen sexual	-5,6 ± 1,3
Tallo de juveniles de origen sexual	-6,5 ± 1,0
Raíz de juveniles de origen sexual	-6,6 ± 0,4
Hoja de rebrote	-8,0 ± 1,8
Tallo de rebrote	-8,1 ± 1.8

Si de los resultados expuestos anteriormente determinamos las temperaturas promedio de daño obtendríamos que para juveniles de origen sexual es $-6,4 \pm 0,1$ °C y para los rebrotes $-8,1 \pm 0,1$ °C.

3.3.3 Potencial osmótico foliar.

Como puede observarse en la figura 19, el potencial osmótico en juveniles de origen sexual se hace negativo en las horas del día, y es hacia el final de la tarde (18:00 h) en que comienza a hacerse positivo, hasta un punto en que debe estar en equilibrio con el potencial hídrico del suelo (aproximadamente 22:00 h), de acuerdo a esta figura el potencial osmótico se mantiene constante y no varía mucho (desde las 22:00 h, hasta las 8:00 h), aunque la temperatura foliar y de aire circundante a la hoja si lo haga, en especial en las horas de 5:00 h y 6:30 h como se puede observar en las figuras 20 y 21.

En la figura 19, también se puede observar como varían los valores en el potencial osmótico según la época del año, presentándose los más negativos en la seca, siendo esta en la que se registran las menores temperaturas (figuras 20 y 21).

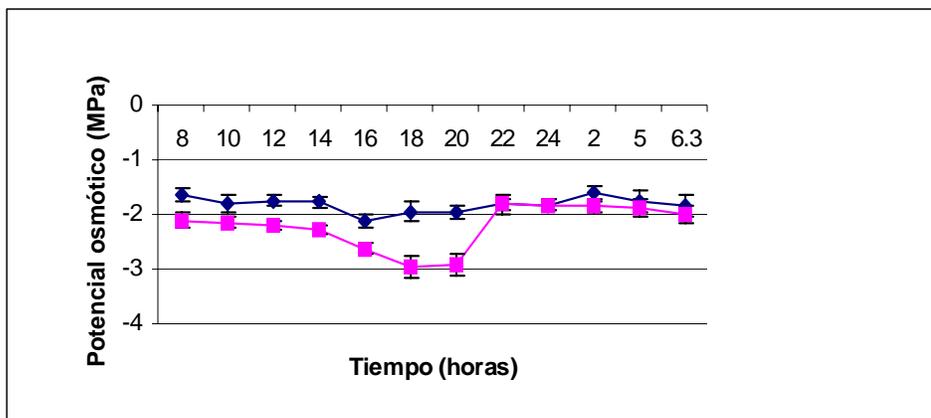


Figura 19. Potencial osmótico en juveniles de origen sexual en cursos de 24 horas: (Época húmeda _____ , época seca _____).

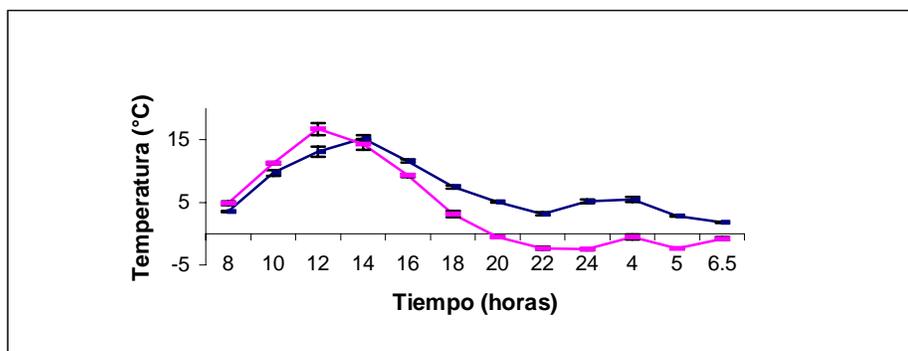


Figura 20. Temperatura de la hoja de juveniles de origen sexual en cursos de 24 Horas: (Época húmeda _____ , época seca _____).

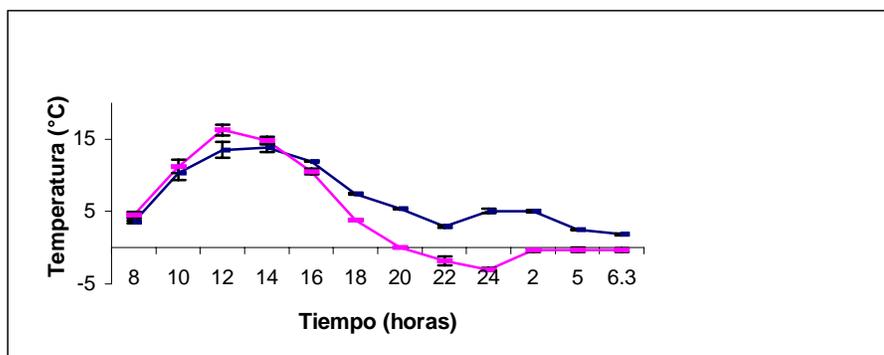


Figura 21. Temperatura de aire circundante en juveniles de origen sexual en cursos de 24 horas. : (Época húmeda _____ , época seca _____).

En la figura 22, se encuentran los registros obtenidos para el potencial osmótico en los juveniles de origen asexual en un curso de 24 horas en la época húmeda y seca, observándose un comportamiento similar al de los de origen sexual, esto es: una poca variación del potencial osmótico en las horas de la noche en especial las primeras horas de la mañana (5:00 h y 6:30 h) en la cual suceden las menores temperaturas foliares y de aire circundante. (figuras 23 y 24).

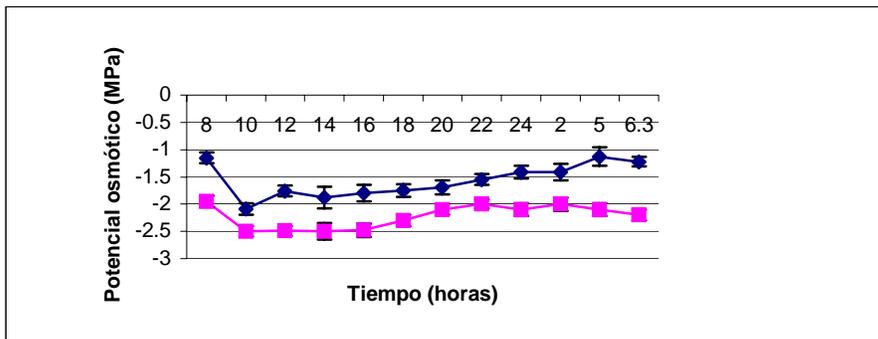


Figura 22. Potencial osmótico en rebrotes en cursos diarios de 24 horas: (Época húmeda _____ , época seca _____).

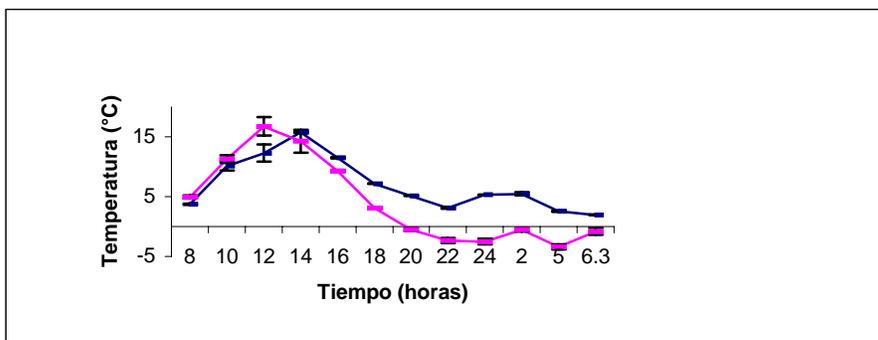


Figura 23. Temperatura de hoja en rebrotes en cursos de 24 horas: (Época húmeda _____ , época seca _____).

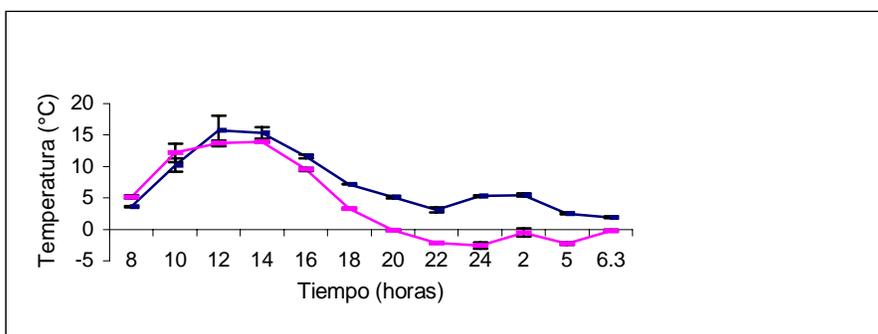


Figura 24. Temperatura de aire circundante en rebrotes en cursos de 24 horas. (Época húmeda _____ , época seca _____).

4. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos durante las mediciones en campo y laboratorio corroboran algunas premisas acerca de la regeneración del bosque de *Polylepis sericea*. Sobre su ubicación dentro de un refugio termohídrico y la sensibilidad de los individuos juveniles a las temperaturas congelantes, las cuales podrían estar determinando la inusual distribución de estos bosques.

4.1 Condiciones microclimáticas dentro del bosque y en el páramo abierto:

Los resultados obtenidos, demuestran que las condiciones microclimáticas dentro del bosque son menos extremas que en el páramo abierto existiendo una diferencia de temperatura de 5,2 °C a 5 cm de altura. Esto coincide con lo señalado por Azócar y Monasterio (1980), quienes reportan que la temperatura nocturna puede ser 10 °C mas caliente dentro del bosque y la diurna 4 °C mas fría que en páramo abierto. También ocurre un menor número de días con temperaturas congelantes, ya que para 109 días de mediciones, se registraron dentro del bosque 35 con temperaturas por debajo de 0 °C y en páramo abierto 83. Azócar y Monasterio (1979) encuentran a 10 cm de altura para un año de estudio 39 días con temperaturas congelantes dentro del bosque y 115 días fuera del bosque (morréna izquierda).

También en la temperatura mínima promedio existe una diferencia considerable entre los dos microambientes, siendo más evidente en la época seca. Por otra parte, por debajo de la superficie del suelo (7 cm de profundidad), existen pocas diferencias térmicas entre el bosque y el páramo abierto. Azócar y Monasterio (1979), reportan que a medida que aumenta la profundidad del suelo, la temperatura se hace más estable, aunque Black y Bliss (1980), encuentra que los suelos orgánicos en el límite de crecimiento arbóreo de Norte América en los que germina la especie arbórea *Picea mariana*, son más caliente (entre 4 °C a 5 °C) en la superficie del suelo (0 cm de altura) que a 3 cm de profundidad y que a 5 cm de altura (1 °C aproximadamente), ese autor señala que este resultado es debido a que en la superficie del suelo se descongela el hielo mas rápido.

En sitios de páramo abierto las oscilaciones térmicas entre los distintos niveles son más notables, las cuales se incrementan en la época seca. Dentro del bosque dichas diferencias térmicas son menos extremas. Se ha determinado en ambientes de alta montaña en África, donde crece la roseta gigante *Lobelia rhynchopetalum*, que las oscilaciones térmicas en la superficie de suelo pueden estar entre $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ a primeras horas de la mañana y $45\text{ }^{\circ}\text{C}$ en la tarde (Fetene, *et al* 1998). Smith (1977), en cursos diarios de temperatura (24 horas), encuentra que en suelo desnudo del Páramo de Mucubají existe una temperatura mínima de $-6,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ y una máxima de $36\text{ }^{\circ}\text{C}$, mientras que bajo las rocas se podía registrar una mínima de $-3,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ y una máxima de $33\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Lo anteriormente expuesto corrobora que el bosque de *P. sericea* actúa como un refugio térmico en donde los cambios extremos de temperatura ocurren en menor grado, como lo señalan Azócar y Monasterio (1980), “Este bosque condiciona un mesoclima más estable que amortigua mas eficientemente las condiciones extremas del clima periglacial existente”. La cobertura de rocas modera las temperaturas extremas durante la estación seca y puede mantener altos niveles de humedad en el suelo (Smith 1977).

Podemos observar en los resultados, que dentro del bosque a 50 cm de altura se presenta prácticamente las mismas temperaturas que a 5 cm, lo que sugiere que en el transcurso de la vida juvenil, estos árboles están sometidos siempre a las mismas condiciones térmicas. En ambientes parecidos en las altas montañas de Africa ocupados por *L. rhynchopetalum*, puede existir $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ en la superficie del suelo, $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ a 50 cm de altura y también $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ a 2 m, durante la noche (Fetene *et al* 1998).

Es importante destacar que en los resultados obtenidos se observó un comportamiento muy parecido desde el punto de vista de temperatura en los sitios fuera del bosque y claro dentro del bosque, es decir que estas pequeñas áreas pueden tener condiciones congelantes en la cual el concepto de refugio térmico no es aplicable.

En cuanto a la humedad relativa, existen condiciones más húmedas dentro del bosque en comparación al páramo abierto, llegando a registrarse una diferencia

de aproximadamente el 10% en la humedad mínima promedio durante la época húmeda y seca, siendo esta última la de mayor estrés hídrico en el páramo. Aunque dentro del bosque pueden registrarse valores muy bajos de humedad (inferiores al 20%), estos se mantienen por poco tiempo (Azócar y Monasterio 1979), lo anterior está de acuerdo a lo señalado por Goldstein et al (1994), “ Estos bosques no solo amortiguan las fluctuaciones térmicas diarias sino que también reducen la pérdida de agua de la superficie del suelo resultando en un alto nivel de humedad durante la estación seca”.

4.2 Estructura poblacional y mecanismos de regeneración.

La estructura de tamaño de la población muestra que existe una alta proporción de juveniles en este bosque, con una gran cantidad de individuos entre los primeros 40 cm de altura, habiendo una disminución progresiva a medida que se aumenta en categoría de altura, simulando un modelo de J invertida. Esto coincide parcialmente con lo reportado por Hueck (1960), que encuentra un gran número de juveniles y adultos, pero una baja cantidad de individuos en las categorías intermedias. Además, señala que la reproducción espontánea del bosque de *P. sericea*, es suficiente para su conservación a pesar que falten representantes de algunas etapas juveniles en los bosques naturales de esta especie. También se ha observado en el límite de crecimiento arbóreo que bosques de coníferas de *Picea mariana*, presentan un modelo de J invertida en su distribución de tamaños, en donde existen numerosos representantes en las categorías inferiores y pocos en las superiores (Payette et al 1982), así como también en poblaciones de *Picea engelmannii*, donde se encuentran un gran número de plántulas y un moderado número de jóvenes y adultos. Contrariamente en *Abies lasiocarpa*, especie arbórea de bosques templados, la cantidad de plántulas y jóvenes es bajo y el de adultos es alto, (Black y Bliss 1980), lo que sugiere que posiblemente esa población de *A. lasiocarpa* está en degradación o extinguiéndose localmente en ese lugar. La formación de la jerarquía de tamaños es una expresión de la distribución espacial de las plantas y de los recursos aprovechables en el sitio de desarrollo (Bonun 1988).

También, sería importante considerar en la dinámica de la población el factor de sobrevivencia de las plántulas, que podría jugar un rol importante en el momento de estudiar la distribución por tamaños, ya que esta condición afecta las categorías superiores. En *P. engelmannii*, la sobrevivencia fue del 90% en sitios con bajas temperaturas, mediano estrés hídrico y alta cobertura, y se reduce a 44% en sitios con condiciones térmicas favorables, sin estrés hídrico pero sin sombra, y se reduce a 19% en sitios abiertos, sin cobertura, con noches congelantes y estrés hídrico (Germino *et al* 2002). Además estos autores señalan que la mayor sobrevivencia es observada en microsítios cerrados en islas de árboles, los cuales pueden alterar micrometeorológicamente parámetros como: radiación solar, temperatura, humedad del suelo y vientos.

Este resultado obtenido acerca de la distribución en categorías de tamaño en el bosque de *P. sericea*, puede interpretarse como la existencia de un factor limitante que conlleva a que de este gran número de juveniles, pocos se conviertan en adultos ya que muchos de estos son eliminados en las etapas intermedias. Lo anteriormente expuesto hace pensar sobre la presencia de un balance térmico dentro del bosque, donde la cobertura juega un papel importante. Como lo plantea Körner (1999), que si existiera un dosel cerrado en bosques del límite de crecimiento arbóreo, este no permitiría la entrada de suficiente radiación solar que logre calentar la superficie del suelo, lo que resulta en una disminución de flujo del calor. También señala que esta forma de vida ha sido seleccionada evolutivamente para la competición por radiación solar que permita calentar las raíces de los árboles, para realizar su división y diferenciación celular la cual ocurre a una temperatura entre 5.5 a 7.5 °C. *P. sericea* que posee un dosel relativamente abierto (del 30% al 70% de cobertura) (Monasterio 1980b), permitiría de esta manera la entrada de suficiente calor en forma de radiación solar, calentando así los grandes bloques de rocas en los que se encuentra el bosque, este calor será liberado lentamente durante la noche, creando mejores condiciones térmicas. Los factores más importantes en la diferenciación del clima en el valle de Mucubají son la insolación y la radiación neta (Azócar y Monasterio 1979). Por otro lado aunque la cobertura del dosel crea condiciones favorables de

microclima para el establecimiento de plántulas, igualmente este dosel contribuiría a evitar la pérdida de calor al interceptar la reirradiación emitida, sin embargo, esta cobertura determina luego condiciones desfavorables para el crecimiento de los juveniles, en términos térmicos, por la baja entrada de radiación y luminosidad, lo cual también determina bajas tasas de fotosíntesis y por ende tasas bajas de crecimiento. Por lo que el mantenimiento de ese moderado porcentaje de cobertura no permitiría que ese gran número de juveniles pase a categorías superiores. Catovsky y Bazzaz (1998) señalan que el “feedback” entre plántulas y cobertura del árbol, controlan la estructura y dinámica de la población. Sin embargo, esta hipótesis esperaríamos ser sometida a pruebas.

Con respecto al tipo de reproducción prevaleciente, los resultados muestran que una alta proporción de los juveniles (< 10 cm de altura), provienen de la germinación de semillas, lo cual sugiere pocas limitaciones para la reproducción sexual bajo esas condiciones de hábitat. Urbanska *et al* (1997), señalan que bajo condiciones estresantes como en los ambientes alpinos la regeneración asexual es la más exitosa, por lo que las plantas se han adaptado para poseer este tipo de reproducción, en donde el vástago o hijo no solo es idéntico a la madre sino que siguen física y fisiológicamente conectado a ella, por lo que este factor lo beneficiaría altamente ya que existe un suministro de fotosintetatos por parte de la planta madre (Silvertown 1982). Payette *et al* (1982), encuentran que solo el 3 % de las semillas producidas por la especie arbórea *Larix laricina* (que crece en el límite de crecimiento arbóreo en Norte América), son viables. En *Sedum lanceolatum* especie herbácea perenne que crece bajo y sobre el límite de crecimiento arbóreo de zonas templadas, se presenta un número marcadamente menor de plántulas por unidad de área sobre el límite que en el límite (Jolls Y Bock 1983). Según Körner (1998), una de las hipótesis que tratan de explicar funcionalmente el límite de crecimiento arbóreo es que procesos tales como: polinización, fertilización, germinación e implantación, son afectados a tales altitudes. En el caso del *P. sericea* la reproducción sexual es exitosa en su hábitat refugio, sin embargo, su capacidad de colonizar áreas de páramo abierto parece estar limitada por la incapacidad de establecer plántulas en esas condiciones

donde las oscilaciones térmicas y las temperaturas congelantes son más extremas, y la reproducción asexual no permite una fácil expansión. Sin embargo Silvertown (1982), señala que el vástago vegetativo es un potencial colonizador de nuevos espacios en los alrededores del área ocupada, permitiéndole explotar los espacios aprovechables de una manera más eficiente, pero de igual forma señala que el tipo de planta vecina es un factor importante a considerar al momento de colonizar un área en particular. Estas plantas vecinas compiten por recursos con los nuevos individuos (Urbanska *et al* 1997). Esto se evidenció en ambientes alpinos de Australia donde *Eucalyptus pauciflora*, que se encuentran en áreas cubiertas por gramíneas (*Poa* spp), presentan poco desarrollo y alta mortalidad debido a la competencia (Noble 1980). Smith (1977), señala que la competencia interespecifica y el estrés climático pueden interactuar para ocasionar la muerte de plántulas de *P. sericea*. Proporciones entre plántulas y rebrotes parecidos a la encontrada en *P. sericea*, ha sido reportada para *P. engelmannii* en el límite de crecimiento arbóreo, presentando 10 rebrotes de raíz por cada 8 plántulas. Al contrario en *A. lasiocarpa*, el éxito de la reproducción sexual es muy reducida encontrándose 1 plántula por 50 rebrotes de raíz (Black y Bliss 1980). También otros resultados contrastantes se han observados en *P. mariana*, la cual posee los dos tipos de reproducción, pero la asexual se presenta como una alternativa importante (Payette *et al* 1994), ya que la sexual en estas plantas es muy limitada al igual que en *L. laricina*, sugiriendo que la regeneración por semillas en estos bosques es muy poco frecuente (Payette *et al* 1982).

Goldstein *et al* (1994), señala que las mejores condiciones térmicas del suelo sumadas a las de nutrientes y humedad que presentan los hábitat refugios donde se encuentran los bosques *P. sericea*, favorecen el proceso de germinación y establecimiento de estos árboles a tales altitudes. Estos son “sitios seguros”, los cuales son definidos por Harper (1979) como el ambiente inmediatamente circundante a la semilla en el cual se favorece la germinación y el establecimiento. Por lo que la presencia o ausencia y densidad de plántulas depende, no solo de la habilidad de la semilla, sino también de la frecuencia de “sitios seguros” ofrecidos por el ambiente (Silvertown 1982). Como por ejemplo en *P. mariana*, la cual es

extremadamente sensible al estrés hídrico, por lo que su establecimiento ocurre en suelos orgánicos húmedos (Black *et al* 1980).

Es de hacer notar, que los juveniles de *P. sericea*, se encuentran prácticamente en su totalidad bajo la cobertura del dosel, siendo efectivamente este el lugar donde se registraron las mejores condiciones térmicas y de humedad relativa, siendo también el sitio donde se presenta gran cantidad de materia orgánica, lo que representaría su “sitio seguro”. De igual modo Hueck (1960), señala que la mayoría de las plántulas se encuentran al pie de la planta adulta, aunque las semillas pueden ser dispersadas a grandes distancias por el viento. Sheldon y Borrus (1973) (citado por Harper 1979), indican que las semillas dispersadas por el viento se mueven a pocas distancias de la planta madre y Silvertown (1982), concluye que las semillas de los árboles son depositadas dentro de los diez metros de los padres por lo que la dispersión mediada por animales es más efectiva.

Urbanska *et al* (1997), en sus estudios en ambientes alpinos, determina que los juveniles se encuentran dentro de la copa de la planta madre y plantea que esta protección puede ser considerada como un componente del “sitio seguro”, pudiéndose entonces considerar esta ubicación como una adaptación que disminuyen los riesgos en ambientes fríos aumentando su “fitness”. Las plántulas de *P. mariana*, se desarrollan bajo de la copa del árbol, lo que podría disminuir la mortalidad debido a las mejores condiciones térmicas del suelo bajo el dosel (Payette *et al* 1994). También se ha encontrado en coníferas alpinas que bajo las copas, las plántulas consiguen mejores condiciones de luminosidad y pH (Catovsky *et al* 1998). En *Pinus uncinata*, la cobertura y la presencia de materia orgánica en el sustrato, sugiere un importante rol de los árboles para modificar el ambiente (Camarero y Gutiérrez 2002), así como también el refugio que provee las plantas adultas de *Pinus flexilis* y *Picea engelmannii*, reduce la intensidad de luz, la temperatura de la superficie del suelo y conserva la humedad (Shankman 1988), aunque también se ha encontrado que las plántulas de algunas especies como *P. engelmannii* y *A. lasiocarpa*, se pueden desarrollar tanto en campo

abierto como bajo el dosel, otras como las de *P. flexilis*, se establece mayormente en campo abierto (Daly y Shankman 1984).

Si bien lo ya expuesto sugiere la presencia de un efecto nodriza en el cual, según Urbanska et al (1997), la planta adulta favorece el desarrollo de los juveniles en condiciones estresantes, también señala que la protección de la planta madre puede ser considerada como un componente del “sitio seguro”. En ambientes alpinos de España, califican de efecto nodriza a la capacidad del *Pinus uncinata*, de modificar las condiciones microambientales bajo su copa, beneficiando la regeneración (Camarero y Gutiérrez 2002). En los bosques de *P. sericea*, podría ser mas adecuado referirse a la existencia de “sitios seguros” y no solo a nodricismo ya que intervienen otros elementos del ambiente como son la presencia de grandes bloques rocosos, para crear las condiciones favorables para el establecimiento de plántulas.

4.3 Mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas.

Los resultados obtenidos para plantas jóvenes de esta especie, muestran que su supervivencia a las temperaturas congelantes se favorece a través de mecanismos de evasión, condición en la cual los tejidos expuestos no llegan a congelarse a pesar de que la temperatura ambiental se encuentra muy por debajo de 0 °C (Levitt 1972). Según Larcher (1995) y Lambers et al (1998), los tejidos de vegetales se congelan a temperaturas entre -2 °C a -5 °C, dependiendo de la concentración de solutos. Las plantas jóvenes de *P. sericea*, pueden sobreenfriar en un rango de temperaturas comprendido de -5.5 °C a -8.0 °C dependiendo del tejido. Sobre esto Larcher (1995) señala que los órganos difieren considerablemente en su capacidad para sobreenfriar, presentándose una mayor capacidad en las raíces. También es importante señalar que la temperatura de daño determinada fue de -5,5 °C a -8,0 °C, por lo que, el sobreenfriamiento se presenta como el mecanismo que emplean las plantas jóvenes para resistir las bajas temperaturas y por consiguiente, permitir su supervivencia dentro de estos ambientes caracterizado por las temperaturas congelantes. Rada et al (1985), encuentran que los individuos adultos *P. sericea*, son evasores al congelamiento,

sobreenfriando en un rango de $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ a $-8\text{ }^{\circ}\text{C}$. Según Larcher (1995), el estado de vida joven es más sensible al congelamiento que el adulto; por ejemplo, señala que en comunidades de Roble la progenie de un año puede ser afectada por temperaturas de $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$, cuando ocurren temperaturas ambientales de $-8\text{ }^{\circ}\text{C}$ a $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ en invierno, mientras que los adultos no son afectados a tales temperaturas.

Rada *et al* (1987), encuentran en los Andes Venezolanos mecanismos de evasión en *Espeletia schulzii*. Squeo *et al* (1995), realizando estudios sobre mecanismos de resistencia al frío en la Cordillera Andina, encuentra que los arbustos presentan mecanismo de evasión al congelamiento, mientras que las plantas pequeñas (inferiores a 20 cm), presentan mecanismos de tolerancia. Sin embargo, en la alta montaña de Bolivia, bajo condiciones de temperatura congelantes, Rada *et al* (2001), encuentran mecanismo de tolerancia al congelamiento en arboles de *Polylepis tarapacana*.

El mecanismo de evasión al frío en plantas adultas de *P. sericea*, es favorecido por un ajuste osmótico diario y estacional (Rada *et al* 1985). En los resultados obtenidos en este trabajo con plantas jóvenes no fue observado el ajuste osmótico diario pero sí el estacional, posiblemente debido a que no se esperaría que parte de los carbohidratos producidos sean gastados en la depresión del punto del congelamiento, ya que eso sería costoso para su balance de carbono, que de por sí debe ser muy bajo, ya que están en condiciones sombreadas. En contraste el género *Espeletia* no presenta ajuste osmótico en ninguno de sus estadios (García 2000, Rada *et al* 1985) lo que indica que los juveniles no utilizan la depresión del punto de congelamiento por medio de una disminución del potencial osmótico como mecanismo de resistencia a temperaturas congelantes.

Debido a la existencia de una reducida capacidad de sobreenfriamiento, debemos considerar las condiciones microambientales en las que se encuentran los juveniles de *P. sericea*, (que son determinadas por la existencia de: grandes rocas, la copa del adulto y abundante materia orgánica), para comprender la inusual distribución de estos bosques. Nuestros resultados sugieren que los mecanismo de resistencia al congelamiento, que presentan los juveniles no les

permite colonizar áreas de páramo abierto, ya que si una plántula se encuentra fuera del bosque tendría que hacer frente a temperaturas hasta de $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, las cuales no soportarían, ya que su temperatura de daño se encuentra entre $-6.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ y $-8.0\text{ }^{\circ}\text{C}$.

CONCLUSIONES

- 1) La cobertura proporcionada por las copas de los árboles dentro del bosque, determina condiciones más favorables de temperatura bajo el dosel que en el páramo abierto, en relación con el amortiguamiento de cambios extremos de temperatura y menor número de días con temperaturas congelantes.
- 2) El bosque de *P. sericea* de Mucubají, presenta una alta tasa de regeneración, representada por una gran proporción de individuos jóvenes (< 40 cm de altura), por lo que el proceso de establecimiento no parece constituir un filtro en la dinámica poblacional.
- 3) Las condiciones abióticas estresantes del hábitat del *P. sericea* no determinan que prevalezcan ampliamente la reproducción vegetativa sobre la sexual como mecanismo de regeneración.
- 4) Las condiciones microclimáticas más favorables bajo la cobertura proporcionada por los árboles adultos, determina un patrón de distribución marcadamente asociado al abrigo del dosel.
- 5) No existen diferencias marcadas entre los juveniles y los adultos en los mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas. Ambos tipos de plantas son evasoras y sobreenfrian en un rango cercano (-5,5 °C a -8,0 °C y -6,0 °C a -8,0°C para los jóvenes y adultos respectivamente). Difieren en que los jóvenes no tienen el mecanismo de ajuste osmótico diario lo cual al parecer determina una mayor capacidad de sobreenfriamiento (Rada *et al* 1985). No obstante estos mecanismos de resistencia no le confiere la capacidad de hacer frente a las bajas temperaturas que se presentan en el páramo abierto.

BIBLIOGRAFIA

Abrahamson, W. G. (1980). Demography and Evolution in Plant Populations. Botanical Monographs, volumen 15, Berkeley y los Angeles. pp. 89-97.

Arnal, H. (1983). Estudio Ecológico del Bosque alti-andino de *Polylepis sericea* WEBB en la Cordillera de Mérida. Tesis de Licenciatura sin publicar. Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.

Azócar, A y Monasterio, M. (1979). Variabilidad ambiental en el Páramo de Mucubaí. En: M. Salgado-Labouriau (Ed), El medio ambiente Páramo. Caracas: UNESCO-IVIC.

Azócar, A. (1974). Análisis de las características de diferentes habitas en la formación del Páramo. Trabajo de ascenso no publicado, Universidad de los Andes Mérida Venezuela.

Azocar, A y Monasterio, M. (1980). Estudio de la Variabilidad Meso y Microclimática en el Páramo de Mucubají. En Monasterio (ed): Estudios Ecológicos en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes. Mérida Vnezuela.

Billings, W. D. (1974). Adaptations and origins of alpine plants. Arctic and Alpine Research 6:129-142.

Black, R. A., and Bliss, L. C. (1980). Reproductive Ecology of *Picea mariana* (MILL.) BSP., At treeline near Inuvik, Northwest Territories, Canada. Ecological Monographs 50: 331-354.

Bonan, G. (1988). The size structure of theoretical plant populations: spatial patterns and neighborhood effect. Ecology 69: 1721-1730.

Camarero, J. J., and Gutiérrez, E. (2002). Plant species distribution across two contrasting treeline ecotones in the Spanish Pyrenees. *Plant Ecology* 162: 247-257.

Catovsky, S., and Bazzaz, F. A. (2002). Feedback between canopy composition and seedling regeneration in mixed conifer broad-leaved forests. *OIKOS*. 98: 103-420.

Colmenares, M. (2002). Estudio del crecimiento de *Polylepis sericea* Wedd. en el Páramo Venezolano. Tesis de Licenciatura sin publicar. Universidad de los Andes. , Mérida. Venezuela.

Daly, C., and Shankman, D. (1984). Seedling establishment by conifers above tree limit on niwot ridge, Front Range, Colorado, U.S.A. *Arctic and Alpine Research* 17: 389-400.

Fetene, M., Gashaw, M., Nauke, P., and Beck, E. (1998). Microclimate and ecophysiological significance of the tree-like life-form of *Lobelia rhynchopetalum* in a tropical alpine environment. *Oecologia* 113: 332-340.

García, S. (2000). Mecanismo de resistencia a temperaturas congelantes en plantas jóvenes de *Espeletia spicata* y *Espeletia timotensis*. Tesis de Licenciatura sin publicar. Universidad de los Andes, Mérida Venezuela.

Germino, M. J., William, K. S., and Resor, A. C. (2002). Conifer seedling distribution and survival in a alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology* 165: 157-168.

Goldstein, G., Meinzer, F. C., and Rada, F. (1994). Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. En: Rundel, P. Smith, A. Meinzer, F.

(Eds.). Tropical Alpine Environments, Plant form and function. Cambridge University. Pp. 129-147.

Gugerli, F. (1998). Effect of elevation on sexual reproduction in alpine populations of *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae). *Oecologia* 114: 60-66.

Harper, J. L. (1979). Population Biology of Plants. Third edition. New York. pp.325-335.

Hueck, k. (1960). Los Bosques de *Polylepis sericea* en los Andes Venezolanos. *Bol. IFLA* 6: 1-33.

Jolls, C. L., and Bock, J. H. (1993). Seedling density and mortality patterns among elevations in *Sedum lanceolatum*. *Arctic and Alpine Research* 15: 119-126.

Kessler, M. (1995). The Genus *Polylepis* (Rosaceae) in Bolivia. *Candollea* 50:121-171.

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

Lambers, H., Chapin III, F. S., and Pons, T. L. (1998). Plant Physiological Ecology. Springer-Verlag New York. pp. 201-202.

Larcher, W. (1995). Physiological Plant Ecology. Third Edition. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. pp. 360-369.

Légère, A., and Payette, S. (1981). Ecology of a Black Spruce (*Picea mariana*) Clonal Population in the Hemi-arctic zone, northern Quebec: Population dynamics and spatial development. *Arctic and Alpine Research* 13: 261-276.

Monasterio, M. (1980a). Los Páramos Andinos como Región Natural. Características Biogeográficas Generales y Afinidades con otras Regiones Andinas. En Monasterio (Ed.): Estudio Ecológico en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. pp. 15-29.

Monasterio, M. (1980b). Las Formaciones Vegetales de los Páramos de Venezuela. En Monasterio (Ed.): Estudio Ecológico en los Páramos Andinos. Ediciones de la Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela. pp. 93-159.

Noble, I. R. (1980). Interactions between Tussock Grass (*Poa* spp) and *Eucalyptus pauciflora* seedlings near treeline in South-Eastern Australia. *Oecologia* 45: 350-353.

Payette, S., Deshayé, J., and Gilbert, H. (1982). Tree seed populations at the treeline in Rivière aux Feuilles Area, Northern Quebec, Canada. *Arctic and Alpine Research* 14: 215-221.

Payette, S., and Delwaide, A. (1994). Growth of Black Spruce at its Northern Range limit in Arctic Quebec, Canada. *Arctic and Alpine Research*. 26:174-179.

Rada, F., Azocar, A., Briceño, B., Gonzalez, J. and García-Núñez, C. 1996. Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species. *Trees*. 10: 210-222.

Rada, F., García-Núñez, C., Boero, C., Gallardo, M., Hilal, M., González, J., Prado, F., Liberman-Cruz, M., and Azócar A. (2001). Low-temperature resistance in *Polylepis tarapacana*, a tree growing at the highest altitudes in the world. *Plant, Cell and Environment*. 24: 1-5.

Rada, F., Goldstein, G., Azócar, A and Meinzer F. 1985. Daily and Seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany*, 36: 989-1000.

Rada, F. Goldstein, G. Azócar, A and Meinzer F. 1985. Freezing avoidance in Andean giant rosette plants. *Cell and Environment* 8, 501-507.

Salgado-Labouriau, M. L. (1980). Paleoeecología de los Páramos Venezolanos. En: Monasterio (Ed.): Estudio Ecológico en los Páramos Andinos. Ediciones de la universidad de los Andes, Mérida, Venezuela.

Schubert, C. (1979). La zona del Páramo. Morfología glacial y periglacial de los Andes de Venezuela. En: M. Salgado-Labouriau (Ed). El medio Ambiente Páramo. Caracas: UNESCO-IVIC. pp. 11-29.

Schubert, C. (1970). Geología Glacial del Alto Río Santo Domingo, Andes Venezolanos. *Boletín de la Asociación Venezolana de Geología, Minería y Petróleo*. 13(9):233-261.

Shankman, D. (1984). Tree regeneration following fire as evidence of timberline stability in the Colorado Front Range, U.S.A. *Arctic and Alpine Research*. 16:413-417.

Silvertown, J. W. (1982). *Introduction to Plant Population Ecology*. First published. United State of America. New York. pp. 217-230.

Simpson, B. 1979. A review of the genus *Polylepis* (Rosaceae:Sanguisorbeae). *Smithsonian Contributions to Botany*, N° 43.

Smith, A. P. (1977). Establishment of seedling of *Polylepis sericea* in the Páramo (Alpine) zone of the Venezuelan Andes. *Bartonia*. 45: 11-14.

Squeo, F. S., Rada, F., García, C., Ponce, M., Rojas, A., and Azócar, A. (1996). Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia* 105: 552-555.

Steponkus, P. L. and Lanphear, F. O. 1967. Refinement of the Triphenyl Tetrazolium Chloride Method of Determining Cold Injure. *Plant Physiol.* 42: 1423-1426.

Taiz, L., and Zeiger, E. (1991). *Plants Physiology*. The Benjamin / Cummings Publishing Company, Inc., California. pp. 731-740.

Urbanska, K. M., Wedd, N. R., and Edwards, P. J. (1997). *Restoration Ecology and Sustainable Development*. First published. Cambridge University Press. pp: 81-95.

Vivas, Y. (1999). *Flórmula Vascular del Valle Morrénico de Mucubají*. Tesis de grado sin publicar. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela. pp.20.

Waller, D. 1998. *Plant Morphology and Reproduction*. En: *Plant Reproductive Ecology, Patterns and Strategies*. Oxford University. pp. 80.