

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

**Estudio del crecimiento de *Polylepis sericea* Wedd. en el
páramo venezolano.**

Tesista: Maribel Colmenares Arteaga.

Tutor: Dr. Fermín Rada.

Co-Tutora: Dra. Rebeca Luque.

Mérida, 2002



INFORME DEL JURADO NOMBRADO POR EL CONSEJO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE LOS ANDES PARA CONSIDERAR EL TRABAJO ESPECIAL DE GRADO DE LA BACHILLER: MARIBEL COLMENARES.

En Mérida a los veinti tres días del mes de JULIO de dos mil dos, a las 4:30 pm se reunieron los **Profesores: Fermín Rada y Carlos García** del Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas de la Facultad de Ciencias y **Gilberto Morillo** del Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, miembros del jurado nombrado por el Consejo de Facultad de Ciencias, para revisar el Trabajo Especial de Grado sobre el tema: "**Estudio del crecimiento de *Polylepis sericea* Wedd. en el páramo venezolano**", presentado por la Bachiller **Maribel Colmenares**, titular de la Cédula de Identidad N° **V-12.623.340**, para optar al título de:

LICENCIADA EN BIOLOGÍA

en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Los Andes. Acto seguido se procedió a oír la exposición que sobre el tema arriba mencionado realizó la Bachiller **MARIBEL COLMENARES**.

Después del correspondiente interrogatorio, el Jurado procedió a deliberar sobre la calificación del trabajo sometido a su consideración.

Finalmente el Jurado lo declaró **APROBADO** con la Calificación de **DIEZ Y OCHO (18) PUNTOS** y **recomendado para su publicación**.

Prof. Fermín Rada
(Tutor)

Prof. Carlos García
Prof. Gilberto Morillo

AGRADECIMIENTOS

- Al creador por todas las bendiciones que me ha dado y por tantos buenos momentos.
- A mi familia, por ser soporte fundamental en mi vida, gracias por sus palabras de aliento y sus abrazos en los momentos difíciles.
- Al Dr. Fermín Rada, tutor de este trabajo, de quien recibí guía, orientación y palabras de aliento, gracias por toda su dedicación y esfuerzo, mi agradecimiento no puede resumirse en estas cortas líneas, solo espero que este orgulloso.
- A la Dra. Rebeca Luque, mi co-tutora, por toda su dedicación y cariño durante este trabajo, sin su apoyo el camino hubiese sido más duro. Mil gracias.
- A los profesores jurados de esta tesis, Carlos García, Gilberto Morillo y Eulogio Chacón, por todos sus buenos comentarios y sus críticas siempre constructivas en pro del mejoramiento de este trabajo.
- A los profesores del Centro Jardín Botánico, por inculcarme el amor por la Botánica ya que de sus manos di mis primeros pasos.
- Al Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), por abrirme sus puertas y permitirme culminar este primer tramo entre ustedes.
- A la Josefina Peraza, Carmen Hernández, María Isabel Copello y Nancy Gavidia, por toda su preocupación y colaboración.
- A mis amigas de Botánica, Mirian, Blanca y Pina, su apoyo incondicional fue siempre importante para mí en este duro tránsito, gracias amigas este triunfo también es de ustedes.
- A Alex, gracias por tanto trabajo, mi triunfo también es tuyo.
- A la Gerencia del Teleférico de Mérida y al Instituto Nacional de Parques (INPARQUES), por su valiosa colaboración en el acceso a las áreas de estudio.
- Al CDCHT- ULA (C-1061-01-01-F) y al Interamerican Institute (I.A.I.) for Global Change (CRN-040) por el financiamiento de este trabajo.
- A la Universidad de Los Andes y al Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias.
- A todos aquellos que de una u otra forma colaboraron en la realización de este trabajo, mi mayor agradecimiento.

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	I
TABLA DE CONTENIDOS	II
INDICE DE ESQUEMAS	IV
INDICE DE GRÁFICAS	V
INDICE DE FOTOS	VII
INDICE DE TABLAS	VIII
RESUMEN	IX
INTRODUCCION	1
Descripción del ecosistema páramo.....	4
Los bosques de <i>Polylepis sericea</i> Wedd	5
HIPOTESIS	8
OBJETIVOS	9
Objetivos generales.....	9
Objetivos específicos.....	9
AREA DE ESTUDIO	10
Descripción de la Estación Loma Redonda del Teleférico de Mérida	10
Ubicación del área de estudio	10
Geología, Geomorfología y Suelo.....	10
Clima.....	12
Vegetación.....	13
Descripción del Páramo de Mucubají	14
Ubicación del área de estudio	14
Geología, Geomorfología y Suelo	14

Clima.....	16
Vegetación.....	17
MATERIALES Y MÉTODOS.....	19
Características de la Especie.....	19
Caracteres exomorfológicos.....	19
Distribución.....	19
Fase Experimental.....	21
Estudio del crecimiento de <i>Polylepis sericea</i> Wedd.....	21
Medición de Intercambio de gases.....	22
Observaciones anatómicas.....	25
Tratamiento estadístico de los resultados.....	26
RESULTADOS.....	27
Crecimiento.....	27
Intercambio de gases.....	35
Observaciones anatómicos.....	39
DISCUSIÓN.....	44
CONCLUSIONES.....	52
BIBLIOGRAFÍA.....	53

INDICE DE ESQUEMAS

Esquema 1.- Mapa de vegetación y ubicación geográfica de la Sierra Nevada de Mérida.....	11
Esquema 2.- Climadiagrama de la estación Loma Redonda del Teleférico de Mérida.....	12
Esquema 3.- Ubicación geográfica del Valle Morrénico de Mucubají.....	15
Esquema 4.- Mapa geológico de Mucubají.....	16
Esquema 5.- Climadiagrama de Mucubají.....	17
Esquema 6.- Distribución de <i>Polylepis sericea</i>	20

INDICE DE FOTOS

Fotografía 1.- Aspecto de la vegetación en la Localidad de Loma Redonda...13
Fotografía 2.- Aspecto de la vegetación en el Valle de Mucubají.....18
Fotografía 3.- Vista general de un individuo de <i>Polylepis sericea</i>20
Fotografía 4.- Corte transversal del mesófilo.....41
Fotografía 5.- Vista paradermal de la epidermis adaxial.....42
Fotografía 6.- Vista paradermal de la epidermis abaxial.....43

INDICE DE GRÁFICAS

Gráfica 1.- Longitud promedio mensual acumulada de ramas en Loma Redonda y Mucubají entre los meses Noviembre 2000 y Julio 2001.....	27
Gráfica 2.- Tasa de alargamiento en ramas en Loma Redonda y Mucubají entre los meses Noviembre 2000 y Julio 2001.....	28
Gráfica 3.- Biomasa acumulada formada mensualmente en ramas en Loma Redonda y Mucubají entre los meses Noviembre 2000 y Julio 2001.....	29
Gráfica 4.- Biomasa total formada en ramas en Loma Redonda y Mucubají entre los meses Noviembre 2000 y Julio 2001.....	30
Gráfica 5.- Longitud de ramas en Loma Redonda y Mucubají entre los meses Noviembre 2000 y Julio 2001.....	30
Gráfica 6.- Area foliar (acumulada) producida mensualmente en Loma Redonda y Mucubají entre los meses Noviembre 2000 y Julio 2001.....	31
Gráfica 7.- Biomasa foliar acumulada formada mensualmente en Loma Redonda y Mucubají entre los meses Noviembre 2000 y Julio 2001.....	32
Gráfica 8.- Biomasa foliar total en Loma Redonda y Mucubají entre los meses Noviembre 2000 y Julio 2001.....	32
Gráfica 9.- Número de hojas nuevas promedio formadas mensualmente en Loma Redonda y Mucubají entre los meses Noviembre 2000 y Julio 2001.....	33
Gráfica 10.- Número de hojas muertas (acumulado) mensualmente en Loma Redonda y Mucubají entre los meses Noviembre 2000 y Julio 2001.....	34

Gráfica 11.- Relación entre la Asimilación y la radiación fotosintéticamente activa en Loma Redonda y Mucubají para la estación húmeda.....	37
Gráfica 12.- Relación entre la Asimilación y la radiación fotosintéticamente activa en Loma Redonda y Mucubají para la estación seca.....	37
Gráfica 13.- Relación entre la asimilación y la conductancia estomática para Loma Redonda en ambas estaciones hídricas.....	38
Gráfica 14.- Relación entre la asimilación y la conductancia estomática para Mucubají en ambas estaciones hídricas.....	38

INDICE DE TABLAS

Tabla 1.- Área foliar específica (AFE) y peso foliar específico (PFE) para las localidades de Loma redonda y Mucubají.....	34
Tabla 2.- Valores promedio para la estación húmeda y seca de las variables de respuesta de <i>P. sericea</i> en Loma Redonda y Mucubají.....	36
Tabla 3.- Tamaño de células epidérmicas en ambas superficies, estomas, densidad estomática y células de la empalizada para cada localidad según la estación hídrica.....	40

RESUMEN

Existen diferentes hipótesis que tratan de explicar las determinantes del límite de crecimiento arbóreo. Dos de estas hipótesis suponen el efecto de la temperatura sobre el balance de carbono o sobre el crecimiento en sí mismo. El objetivo de este trabajo es estudiar el crecimiento, intercambio de gases y la anatomía en *Polylepis sericea* para determinar si el balance de carbono o las limitaciones de crecimiento influyen en el crecimiento de dicha especie. Para esto se hizo un estudio del crecimiento de individuos de *P. sericea* en las localidades de Mucubají (3500 m) y Loma Redonda (4100 m) en la Sierra Nevada de Mérida, considerando el alargamiento de las ramas, producción de hojas, estimación de biomasa de ramas y hojas, asimilación de carbono y cambios anatómicos foliares.

Encontramos que la tasa de alargamiento en ramas para Mucubají es de 0.2 cm/mes y para Loma Redonda de 0.1 cm/mes, además tasas de asimilación neta de CO₂ promedio mayores para Mucubají en ambas estaciones hídricas, de 7.99 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ y 12.33 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (época seca y húmeda, respectivamente) en comparación con Loma Redonda, con tasas de asimilación de CO₂ promedio para la época húmeda y seca de 6.92 y 4.93 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, observándose además conductancias estomáticas mayores para Mucubají (96.87 y 68.34 $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ época húmeda y seca) que para Loma Redonda (44.5 y 40.19 $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ época húmeda y seca). En los cortes anatómicos se observan cambios en la estructura foliar, un mayor número de capas de células de empalizada para Loma Redonda y cutícula engrosada para la estación seca.

Se encontró entonces que la diferencia altitudinal ejerce un efecto negativo sobre la asimilación de CO₂, presentando una disminución a mayor altitud, las diferencias en el crecimiento de esta especie podrían deberse a este efecto; además los cambios estacionales muestran un efecto en el crecimiento siendo mayor en la estación favorable, los cambios anatómicos indican una adaptación a las condiciones medioambientales para el mantenimiento del crecimiento. Esta especie posee adaptaciones muy particulares que le permiten conquistar este ambiente extremo. Los resultados obtenidos muestran que el efecto de la altitud sobre la asimilación CO₂ es bien marcado y que este es un factor importante que limita el crecimiento de esta especie.

INTRODUCCIÓN

La zona de crecimiento arbóreo la cual se ubica sobre el límite de crecimiento del bosque continuo representa una transición abrupta de la forma de vida dominante, donde algún tipo de estrés o la combinación de varios estreses juegan un papel importante (Körner, 1999).

El ambiente de esta zona está generalmente caracterizado por fuertes condiciones climáticas que pueden restringir el crecimiento, la reproducción y muchas otras funciones metabólicas a cortos períodos favorables (Hinckley, 1984). Las regiones árticas y alpinas, por ejemplo, donde se encuentra esta zona, presentan largos períodos de invierno caracterizado por fuertes vientos y acumulación de nieve, donde los árboles sufren aclimatación a estas duras condiciones utilizando como estrategia la latencia en la época desfavorable. En contraste en las regiones tropicales de alta montaña, las temperaturas congelantes ocurren durante cualquier noche del año y los árboles no pueden utilizar la latencia como mecanismo bajo estas condiciones (Cavieres, 2000).

Se ha sugerido que uno de los factores que limita el crecimiento arbóreo a grandes altitudes (que presenta condiciones tan adversas para el establecimiento de vida vegetal) es la temperatura y se han planteado diversas hipótesis para explicar su efecto sobre esta limitación en el crecimiento (Körner, 1999). Muchas de estas hipótesis involucran el efecto directo de las bajas temperaturas sobre procesos fisiológicos como fotosíntesis, crecimiento y toma de agua y nutrientes, mientras que otras hipótesis involucran el efecto de esas bajas temperaturas sobre el desempeño de la planta como un balance de carbono negativo como resultado

de una corta estación de crecimiento y baja disponibilidad de nutrientes que resulta del congelamiento del suelo (Hobbie, 1998).

Körner (1998) propone cinco grupos de mecanismos que pueden determinar la limitación de la forma de vida arbórea a mayores altitudes:

1. La hipótesis del estrés: Los daños repetidos por congelamiento pueden contribuir a la formación del treeline. En el trópico este congelamiento ocurre durante la noche en cualquier momento del año, sin embargo Goldstein y col. (1994) señalan que este tipo de daño no pareciera jugar un rol importante en la formación del treeline. 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: Daños mecánicos por viento, nieve, herbivoría o patógenos fúngicos, pueden ocasionar la pérdida de biomasa y meristemas que no pueden ser sustituidos por crecimiento y desarrollo bajo ciertas condiciones de temperatura.
3. La hipótesis de la reproducción: Polinización, crecimiento del tubo polínico, desarrollo de la semilla, dispersión de la semilla, germinación y establecimiento de plántulas; alguno de estos factores pueden estar limitados y previenen el restablecimiento arbóreo a grandes altitudes.

4. La hipótesis del balance de carbono: donde la asimilación de carbono o 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 del treeline durante la estación de crecimiento debido a la aclimatación térmica. Rada y col. (1996) reportan un balance de carbono positivo para *Polylepis* y concluyen que la maquinaria de asimilación de carbono está bien adaptada.

5. Por último tenemos la hipótesis de la limitación de crecimiento donde los procesos de síntesis que conducen los azúcares y aminoácidos al cuerpo de la planta no pueden suplir las proporciones mínimas requeridas para el crecimiento y renovación de tejidos, independientemente del sumidero. Es decir existe una temperatura mínima que permite la suficiente producción de nuevas células y el desarrollo y diferenciación de tejidos funcionales en plantas superiores, esta limitación no necesariamente está relacionada con el balance de carbono. Esta hipótesis se basa en asumir que el treeline no es causado por la escasez de carbono pero si por la inhibición del crecimiento como resultado de las bajas temperaturas, algunos autores proponen que es la formación de tejidos la que se ve limitada.

Cada una de estas hipótesis o en conjunto, pueden ocasionar una maduración insuficiente de los tejidos cuando la estación de crecimiento es corta y ocasionar la limitación para muchas especies de alcanzar dichas altitudes (treeline). Se considera que esta línea de transición entre el bosque montano

cerrado y la zona sin árboles, presenta una temperatura media durante la estación de crecimiento entre 5,5 y 7,5 °C (Körner, 1998), sin embargo esto está modificado por las condiciones locales.

Descripción del Ecosistema Páramo

En las regiones tropicales de México, Centro y Sur América, África y Malasia, se observa un tipo de vegetación que se presenta entre el límite superior del bosque continuo y el límite superior de vida vegetal, que se caracteriza por la presencia de hierbas en macolla, grandes rosetas, arbustos con hojas siempre-verdes, coriáceas y esclerófilas, y plantas en cojín. Este tipo de vegetación está disperso a lo largo de las altas montañas o aislado como “islas” desde los 3000 m a los 5000 m. Localmente estas áreas son conocidas como: “Zacatonales” (México y Guatemala), “Páramo” (centro y Norte de Sudamérica), “Jalca” (Norte de Perú), “Puna” (áreas secas del altiplano en los Andes centrales), “Afroalpine” y “Moorland” (en el este de África) y “Tropical-Alpine” (en Malasia) (Luteyn, 1999).

Geográficamente en el trópico americano, el ecosistema páramo se distribuye de manera discontinua entre 11° N y 8° S de latitud, concentrándose principalmente en Venezuela, Colombia y Ecuador. Los páramos en el Norte de los Andes de Venezuela, la Sierra Nevada de Santa Marta al Norte de Colombia climáticamente presentan una marcada estación seca debido principalmente a los vientos alisios del Norte, sin embargo los microclimas locales están fuertemente influenciados por patrones regionales (Sarmiento, 1986).

Los páramos generalmente son de clima frío y húmedo con cambios repentinos en el estado del tiempo y con fluctuaciones diarias de temperatura desde por debajo de la temperatura de congelamiento hasta mucho más de 30° C, dando como resultado un “verano de día e invierno de noche” (Hedberg, 1964).

Numerosos autores han designado con varios nombres a las formaciones vegetales presentes en esta región, Cuatrecasas (1968) divide al páramo idealmente en tres zonas basadas en la altitud y la estructura de la vegetación, estas son: Superpáramo que puede ser visto como la transición entre la región de nieves perpetuas; el Páramo herbáceo que según el autor representa el “páramo propiamente dicho”, y por último el Subpáramo que es la transición entre el páramo herbáceo y el bosque montano. Cada una de estas divisiones está ubicada en fajas altitudinales definidas y con poblaciones vegetales características.

Los Bosques de *Polylepis sericea* Wedd

El género *Polylepis* pertenece a la familia Rosaceae, tribu *Sanguisorbea*, constituido por 15 especies distribuidas en Sur América, desde el Norte de Venezuela hasta el Norte de Chile y Argentina, apareciendo naturalmente a grandes altitudes donde ninguna otra angiosperma arbórea se encuentra (Simpson, 1979).

El bosque de *Polylepis sericea* aparece por arriba de los 3.500 m y hasta 4.300 m; se le encuentra siempre por arriba del límite tradicional de crecimiento arbóreo, definido para las zonas extratropicales, sin embargo individuos

aislados de *P. sericea* pueden bajar por quebradas pedregosas hasta el entorno de los 3.000 m de altitud (Monasterio, 1980). Se establecen por lo general, sobre derrubios rocosos, agrupaciones de bloque y taludes de montaña. Walter y Medina (1969) señalan que en estos bosques se presentan condiciones térmicas más favorables que en el páramo abierto. Se estima que estos bosques tuvieron su mayor extensión antes de las glaciaciones, quedando luego fragmentados y dispersos en el páramo (Van der Hammen, 1979).

La composición florística de estos bosques se diferencia en tres estratos, de acuerdo a la altura de las especies presentes según lo reportado por León (1991).

Estos estratos son:

- Un primer estrato arbóreo con individuos entre 3 y 7 metros de altura que está dominado frecuentemente por las especies *Polylepis sericea* Wedd.; *Gynoxis moritziana* Sch. Bip. Ex Wedd. y *Senecio grenmaniaus* Hieron.
- El segundo estrato formado por arbustos, frútices y gramíneas tales como: *Coespeletia spicata* (Sch. Bip. Ex Wedd.) Cuatrec. ; *Senecio pachypus* Greenm. ; *Berberis discolor* Turcz. ; *Pernettya prostrata* (Cav.) DC.; *Vaccinium floribundum* H.B.K. y *Hypericum laricifolium* Juss. entre otros.
- En el tercer estrato predominan hierbas, plantas arrosetadas, gramíneas y algunos frútices: *Ottoa oeanantoides* Kunth.; *Senecio formosus* H.B.K.; *Draba cardonae* Luque.; *Valeriana spicatta* Briq.; etc.

P. sericea, por su distribución, muy por encima del límite de crecimiento arbóreo común, se presenta como un punto de referencia particular bien interesante para poner a prueba algunas de las hipótesis planteadas, es decir, el crecimiento está limitado debido a las bajas temperaturas o si las bajas temperaturas afectan la asimilación de carbono. Si consideramos el estudio de esta especie a dos altitudes contrastantes, podemos determinar si su crecimiento está siendo afectado por un problema directo sobre la asimilación de carbono o si es dado por casos distintos tales como los que plantea Körner (1998).

HIPOTESIS DE TRABAJO

- El crecimiento en *P. sericea* está limitado a mayor altitud, es decir, el crecimiento será mayor en la localidad de Mucubají (3550 m) con respecto a Loma Redonda (4000 m); dada la relación entre la disminución de la temperatura promedio con el incremento de la altitud. Si el crecimiento es similar para ambas altitudes, la proposición más reciente de Körner (1998) en la que sugiere que el crecimiento y no la tasa de asimilación de CO₂ se ve afectado por la temperatura tendría que ser rechazada, para esta especie. En caso de que se observen diferencias en el crecimiento entre las localidades de las dos altitudes, esta se puede deber al efecto de la temperatura sobre el crecimiento o a un problema de balance de carbono.
- Si la asimilación de dióxido de carbono está limitada por el incremento en la altitud, esta será mayor en la localidad que posee menor altitud, si la asimilación de CO₂ se ve afectada, entonces podemos suponer que el balance de carbono también se vería afectado y por lo tanto sería un factor importante que limita el crecimiento de *P. sericea* a mayor altitud.
- La estacionalidad hídrica representa un factor de estrés importante para las especies vegetales, a través de limitaciones estomáticas del intercambio de gases por lo que debe ser un factor determinante en el crecimiento de *P. sericea*, entonces podemos suponer que en ambas localidades el crecimiento en la estación seca debe ser menor que en la estación húmeda.

OBJETIVOS

- Objetivo general:
 - Estudiar el crecimiento de *Polylepis sericea* a dos altitudes diferentes en la Estación del Teleférico de Loma Redonda (4.100 m) y el Valle de Mucubají (3500 m).

- Objetivos específicos:
 - Observar sí la altitud afecta el crecimiento de individuos de *P. sericea*.
 - Observar sí la estacionalidad hídrica afecta el crecimiento de individuos de *P. sericea*.
 - Observar diversos parámetros del intercambio de gases de individuos de *P. sericea* a dos altitudes.
 - Observar sí existen cambios en la estructura anatómica foliar relacionada con la estacionalidad hídrica o con las diferencias altitudinales.

ÁREA DE ESTUDIO

Las localidades fueron seleccionadas basándose en sus características altitudinales, dada la relación directa de la altitud con la temperatura del lugar. A continuación se caracterizan cada una de ellas:

Descripción de la Estación Loma Redonda del Teleférico de Mérida:

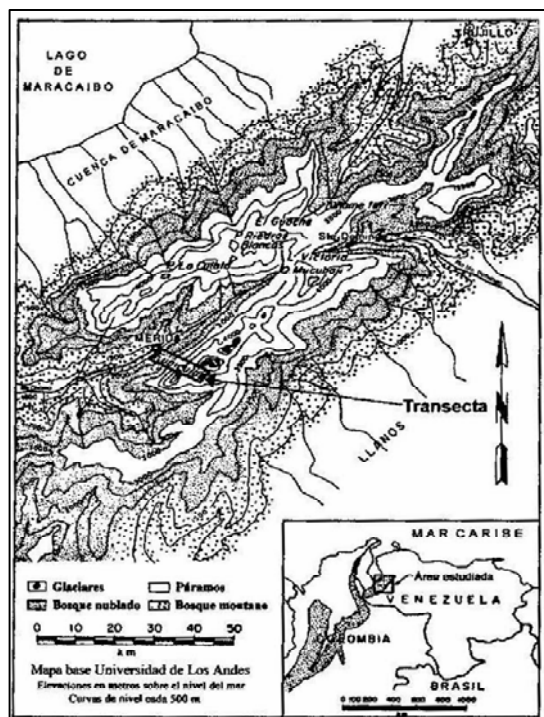
- **Ubicación:**

El área de estudio se encuentra enmarcada en la Sierra Nevada de Mérida, al Sudeste de la ciudad, en la margen izquierda del río Chama y forma parte del núcleo central de los Andes venezolanos. Geográficamente el área se sitúa en los 8° 32' latitud Norte, y los 71° 04' longitud Oeste, a una altitud de 4.100 m (León 1991) (Esquema 1).

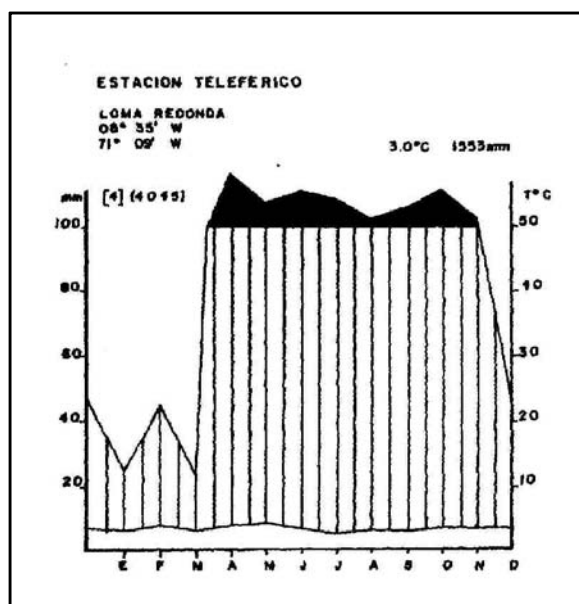
- **Geología, Geomorfología y Suelo:**

En la Sierra Nevada de Mérida afloran rocas del Grupo Iglesias (Precámbrico) las cuales presentan probablemente sedimentos marinos que han sido metamorfizados y que luego sufrieron varios ciclos de sedimentación en cuencas marinas, alternados con períodos de orogénesis (Schubert, 1979). Durante el avance de los glaciares, la línea de las nieves perpetuas se encontraba a elevaciones de 3.500 m. La acción de los glaciares en esta región está evidenciada por las morrenas que forman laderas empinadas, los valles intramontanos y en las zonas más elevadas se distinguen las aristas, los cirros y los picachos. Estos elementos del modelado glaciar son apreciables a elevaciones

superiores a los 3.500 m. Por debajo de esta altitud se encuentran deposiciones fluvioglaciales. Durante el período Post-Pleistocénico, los glaciares retrocedieron y sus únicos representantes se encuentran en los picos más altos de la Sierra Nevada de Mérida (Schubert, 1980).



Esquema 1.- Mapa de vegetación y ubicación geográfica de la Sierra Nevada de Mérida. Fuente: Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.



Esquema 2.- Climadiagrama de la estación Loma Redonda del Teleférico de Mérida. Fuente M. Monasterio y S. Reyes (1981).

Los suelos de esta localidad son por lo general de franco arenosos a franco arcillosos de tipo inceptisol, su profundidad puede variar de acuerdo a las pendientes y a las características del terreno, en las mayores elevaciones, el horizonte "A" tiende a ser muy superficial (Berg, 1996).

- **Clima:**

La zona de estudio está influenciada por masas de aire que provienen del valle de la cuenca del Río Chama, siendo esto importante para decir que en esta localidad el clima es relativamente húmedo dentro de la zona paramera. La precipitación se presenta con un promedio anual de 1.553 mm, donde la estacionalidad hídrica se comporta de manera unimodal tropical, comenzando la época seca en el mes de diciembre con precipitaciones inferiores a 50 mm y

donde los meses más secos se presentan entre enero y marzo, seguido por un incremento en las precipitaciones con un máximo en el mes de abril superior a los 200 mm, la estación húmeda es la más larga con precipitaciones por encima de los 100 mm entre los meses de abril y noviembre (Esquema 2).

La temperatura media anual se encuentra alrededor de los 3,0 °C con una oscilación de 1,1 °C. Con respecto al régimen de heladas se presentan durante los meses más secos de días despejados con una fuerte insolación, por lo regular son nocturnas aunque pueden persistir hasta las 10 a.m. (Monasterio y Reyes, 1980).

- Vegetación:

En Loma Redonda la vegetación zonal está constituida por pajonales y rosetales bajos, los bosques de *P. sericea* forman parte de la vegetación azonal para diferenciarlos con este término de la vegetación propia del páramo. (Fotografía 1).



Fotografía 1.- Aspecto de la vegetación en Loma Redonda. Foto del autor.

Descripción del Páramo de Mucubají:

- Ubicación del área de estudio:

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 3.500 m (Vivas, 1999) (Esquema 3).

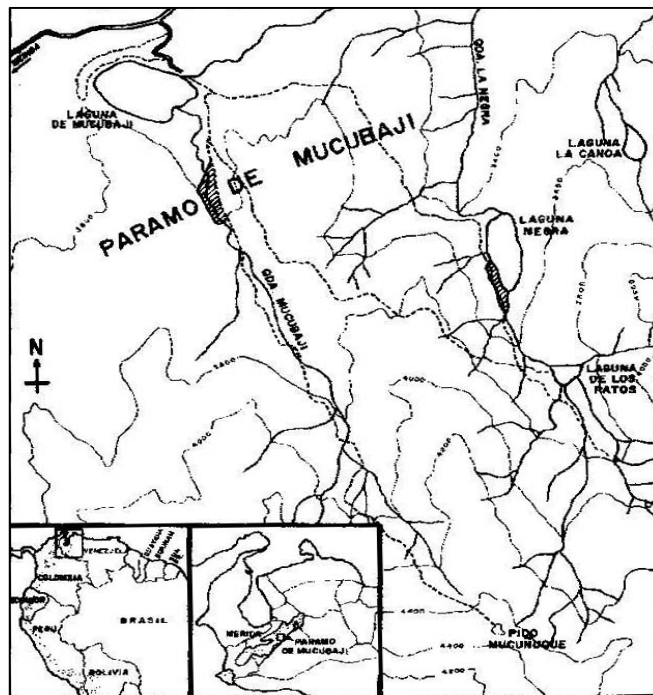
- Geología, Geomorfología y Suelo:

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 (Esquema 4). 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).

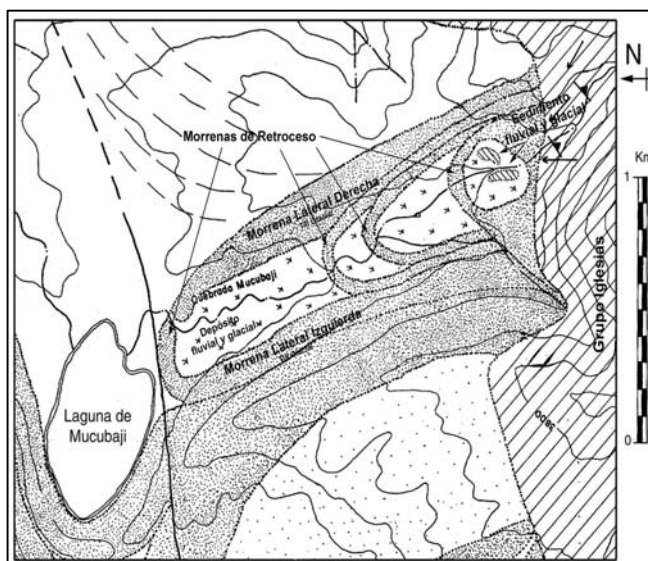
El valle morrénico tiene una longitud aproximada de 3 kilómetros y presenta cuatro morrenas que lo cortan perpendicularmente señalando fases sucesivas del retroceso glacial, entre ellas se depositó material fluvio-glacial.

Los suelos del páramo de Mucubají son jóvenes y se han desarrollado sobre sedimentos de origen glacial y fluvio-glacial derivados de rocas igneo-metamórficas 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).



Esquema 3.- Ubicación geográfica del Valle morrénico de Mucubají. Tomado de A. Escalona (1999).



Esquema 4.- Mapa geológico de Mucubají. Fuente: C. Shubert (1970).

- **Clima.**

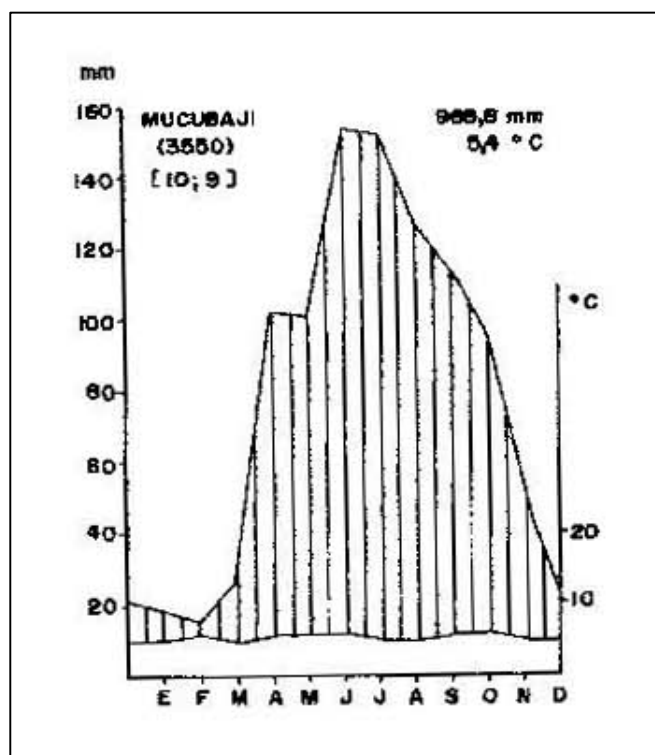
El clima de Mucubají presenta una isoterminia anual (Esquema 5). La temperatura media anual se encuentra alrededor de los 5,4 °C con una oscilación de 1,2 °C (junio es el mes más caliente con 5,9 °C y el mes más frío resulta ser diciembre con 4,7 °C); una temperatura media mínima cerca de 0°C con días 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 lluvia), 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).

- Vegetación:

La vegetación de esta localidad está constituida principalmente por rosetales de *Espeletia shultzii* y arbustales de *Hypericum laricifolium* que se encuentran en contacto con los bosques de *Polylepis* (Fotografía 2).



Esquema 5. Climadiagrama de Mucubají. Fuente: A. Azócar y M. Monasterio (1980).



Fotografía 2.- Aspecto de la vegetación en el Valle de Mucubají. Foto del autor.

MATERIALES Y MÉTODOS

Características de la *Polylepis sericea*:

- Caracteres exomorfológicos:

Arboles de 2 a 5 m, ramas retorcidas y tallos color rojizo, corteza formada por sobreposición de una gran cantidad de capas delgadas coriáceas pero flexibles, rojizas y traslúcidas. Hojas imparipinnadas de 2 a 5 pares de folíolos de 2 cm de largo y 1 cm de ancho, indumento denso de pelos en el envés de los folíolos.

Flores dispuestas en inflorescencias cimosas, péndulas, de 3 a 18 cm de largo, brácteas florales conspicuas, verdes o anaranjadas escariosas, raquis de la inflorescencia tomentoso. Flores hermafroditas de 0,5 a 1 cm de largo. Perianto simple calicino, dos verticilos de estambres de color violeta a rojizos, ovario ínfero y estigma bífido plumoso de color crema. Gineceo paracárpico, con un rudimento seminal de placentación basal (León, 1991) (Fotografía 3).

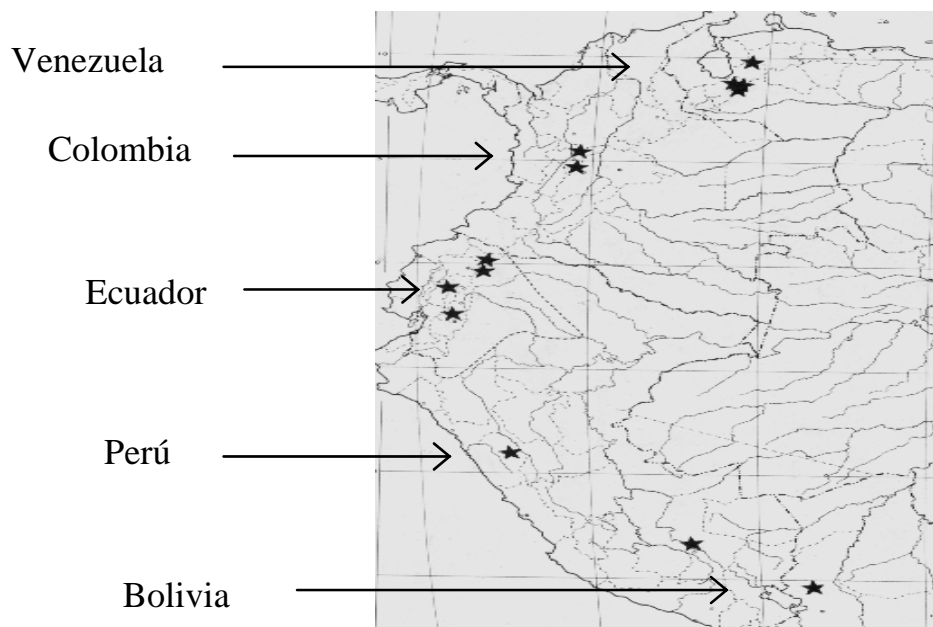
- Distribución:

La distribución geográfica de *P. sericea* se expande latitudinalmente más que todas las demás especies del genero, pero las poblaciones son discontinuas a lo largo del eje andino Norte-Sur, desde Venezuela en el Estado Lara a lo largo de los Andes hasta el centro de Bolivia en la Provincia de La Paz. Presenta una amplia variabilidad de formas dentro de su rango de distribución, permitiendo su descripción como un distinto taxón. Aunque la descripción de *Polylepis sericea* se basa en especímenes pertenecientes al páramo venezolano, se localizan plantas similares en Ecuador, siendo las características más variables, cantidad

y color de la pubescencia en la superficie abaxial de los folíolos (Simpson, 1979)
(Esquema 6).



Fotografía 3.- Vista general de un individuo de *Polylepis sericea*. Foto: A. Nieto
(2002).



Esquema 6.- Distribución de *Polylepis sericea*. Fuente: B. Simpson (1979).

Fase Experimental

La fase experimental de este trabajo se dividió en tres etapas, las cuales se describen a continuación:

- Estudio del crecimiento de una muestra de *P. sericea* Wedd:

Se seleccionaron para cada localidad 8 individuos adultos de *P. sericea*, los cuales fueron marcados y numerados, de cada uno de estos individuos se escogieron dos ramas según la orientación, es decir Norte, Sur, Este y Oeste. A cada rama se le colocó una marca en la yema apical con su primer par de hojas con un cable convencional. Esta marca fue considerada como el punto inicial o cero de las subsiguientes mediciones. Se realizaron entonces mediciones mensuales de la longitud de las ramas a partir de la primera marca utilizando un vernier, obteniéndose el cambio de longitud en centímetros para cada una de ellas, de las hojas nuevas formadas se midió el ancho y el largo de cada hoja, utilizando posteriormente la relación ancho por largo por $2/3$ se obtuvo el área foliar producida. Se contabilizó además el número de hojas nuevas formadas por mes, el número de hojas caídas mediante la observación de la cicatriz dejada por la abscisión y la presencia o ausencia de inflorescencia en los individuos muestreados.

Se tomaron 18 muestras de hojas totalmente expandidas formadas durante la época húmeda y la época seca, estas muestras fueron llevadas al laboratorio donde se midió el área foliar con medidor de área foliar LI-3100 Licor. Las

muestras de hojas se secaron en la estufa y posteriormente fueron pesadas, estos datos se utilizaron para determinar la cantidad de biomasa foliar

producida y, el área foliar específica mediante la ecuación 1 (el peso foliar específico corresponde al inverso de AFE).

$$AFE = \frac{\text{Área de la hoja (cm}^2\text{)}}{\text{Peso seco de la hoja (g)}} \quad (\text{Ec. 1})$$

Luego se seleccionaron 30 ramas de diferentes individuos, las cuales fueron cortadas en cilindros de diferentes tamaños (desde 0.1 cm de longitud) a los cuales se les determinó el volumen (V) según la ecuación 2, estos cilindros fueron secados en la estufa y posteriormente se les determinó el peso seco, se realizó entonces una gráfica lineal de volumen del cilindro versus peso seco del cilindro, esta se utilizó para estimar los gramos de materia seca producida en las ramas en campo ya que durante las mediciones mensuales se había cuantificado el cambio en la longitud y el diámetro de las ramas.

$$V = \pi * r^2 * L \quad (\text{Ec. 2})$$

Donde r representa el radio y L la longitud de la rama en centímetros.

- Mediciones de Intercambio de gases:

Las mediciones de intercambio de gases se realizaron en cuatro oportunidades, dos veces durante la época húmeda y dos veces durante la época seca con un sistema portátil (analizador de gas ADC, modelo LCA-4), el cual consiste en una cámara foliar, una unidad de suministro de aire y un analizador

infrarrojo de gases. La cámara foliar donde queda encerrada una porción de la hoja, posee un sensor para medir humedad, un termistor para medir la temperatura del aire y sensor cuántico para mediciones de radiación fotosintéticamente activa.

Por esta cámara pasa un flujo de aire controlado, con concentraciones conocidas de vapor de agua y de CO₂. Las tasas de intercambio de gases se determinan a través de la tasa de flujo de aire, del área foliar que se encuentra dentro de la cámara y de las diferencias en concentración de vapor de agua y de CO₂ del aire que entra y sale de la cámara (concentración de referencia y análisis respectivamente).

Los cálculos del intercambio de gases fueron hechos según Von Caemmerer y Farquar (1981).

Cálculos del intercambio de gases:

a) Conversión de los flujos volumétricos:

$$f = f_v / 1000 * 1 / 22,4 * 273,15 / (273,15 + T) * p / 101,3 * 1 / 60 \quad (\text{Ec. 3})$$

donde:

f = flujo molar del aire (mol * s⁻¹)

22,4 = volumen en dm³ de un mol de aire en condiciones normales de temperatura y presión.

T = temperatura registrada durante la medición (°C).

p = presión atmosférica registrada durante la medición (Kpa).

b) Cálculos de la tasa de transpiración (E):

$$E = f / s * (x_0 - x_e) / (1 - x_0), \text{ donde: } (\text{Ec. 4})$$

E = tasa de transpiración ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

X_0 = fracción molar del vapor de agua a la salida de la cámara (mol mol^{-1}).

X_e = fracción molar del vapor de agua a la salida de la cámara (mol mol^{-1}).

s = tiempo en segundos.

x_0 y x_e son cálculos de las presiones de vapor saturadas (e_s) a la temperatura foliar medida, dada la humedad (HR).

$$x_0 = e_s * \text{HR} / (100 * p)$$

c) Cálculos de la tasa de asimilación (A):

$$A = f / s * \Delta C, \text{ donde: (Ec. 5)}$$

ΔC = diferencia en la concentración de CO_2 entre los flujos de referencia y análisis (mol mol^{-1}).

Se debe aplicar una corrección por el aumento de vapor de agua por transpiración de la hoja, donde la ecuación definitiva es:

$$A = f / s * \text{ }^\circ\text{C} * [(1 - x_e) / (1 - x_0)] \quad (\text{Ec. 6})$$

d) Cálculo de la conductancia estomática (Gs):

$$G_s = E / (x_s T_i - x_e), \text{ donde: (Ec. 7)}$$

G_s = conductancia estomática ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

X_s = fracción molar de vapor de agua a saturación. Asumiendo que la hoja está saturada con el vapor de agua a la temperatura foliar existente T_i .

Con los datos obtenidos se realizaron gráficas de radiación fotosintéticamente activa, asimilación, conductancia estomática y transpiración para ambas altitudes en las dos estaciones hídricas, además de las relaciones de estos parámetros entre sí y con otras variables. Se utilizaron estos datos para obtener los valores máximos y promedios para cada una de las variables de respuesta de la planta.

- Observaciones anatómicas:

Se colectaron en campo muestras de ambas localidades de hojas totalmente expandidas formadas en las estaciones húmeda y seca, estas muestra fueron fijadas en F.A.A (mezcla de formalina, alcohol etílico y ácido acético) in situ (Johansen, 1940).

En el laboratorio se realizó el ablandado de la epidermis foliar utilizando fragmentos de hojas que fueron lavadas con agua destilada, estos fragmentos fueron colocados en una solución acuosa de ácido nítrico al 10%, calentándose hasta observar el desprendimiento de la epidermis. Luego fueron lavadas con agua destilada para proceder a la tinción con azul de astra 0,5 % y fuchsina básica 0,2 % según Luque y col. (1996) y montadas en glicerina 50% según Johansen (1940).

Para el estudio anatómico del mesófilo se efectuaron cortes transversales de la sección media de la hoja a mano alzada y cortes permanentes a micrótopo a

20 μm . Para los cortes a micrótopo el material fue sometido a deshidratación en la serie butílica con infiltración en parafina según Sass (1958).

Ambos tipos de corte fueron teñidos utilizando la técnica de doble tinción con azul de astra y fuchsina básica (Luque y col. 1996). El montaje de los cortes a mano alzada se realizó con glicerina líquida al 50% y los cortes a micrótopo con Bálsamo de Canadá según Johansen (1940). Se obtuvo el tamaño de las células epidérmicas, de las células de la empalizada y de los estomas midiendo el largo y ancho de las células en un campo de 8 x 8 cm, este mismo tamaño de campo se utilizó para la determinación de la densidad estomática según la fórmula de Salisbury (1927) en Wilkinson (1979).

Los cortes fueron observados en un microscopio óptico Zeiss. Se tomaron micrografías de los cortes permanentes con una cámara MC80 adosada al microscopio Zeiss Axioscop 20.

- Tratamiento estadístico de los resultados:

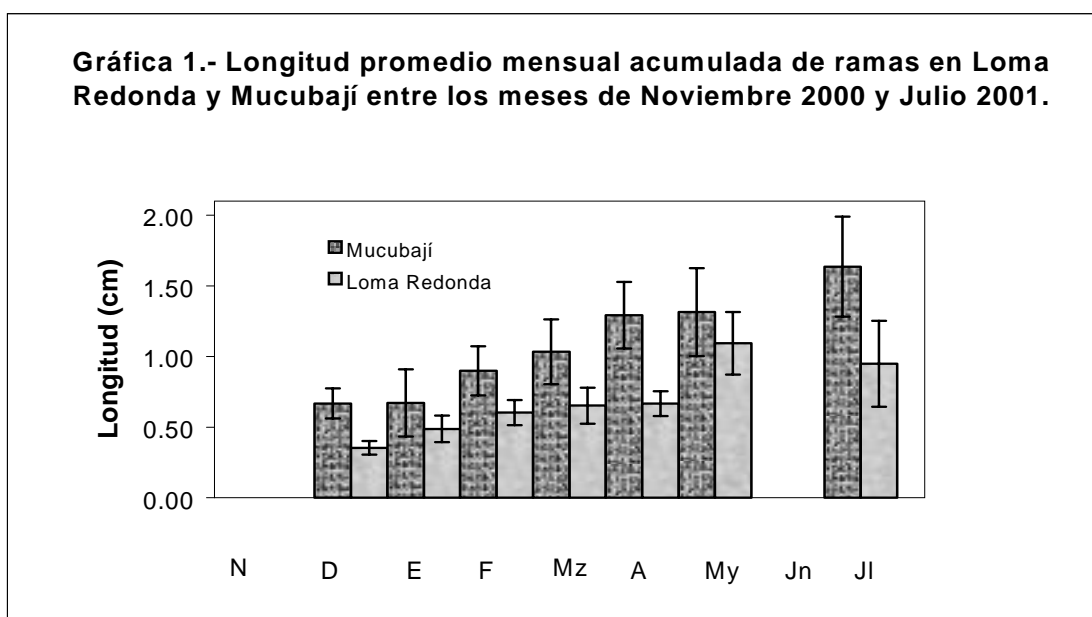
Los datos obtenidos en las experiencias de crecimiento e intercambio de gases fueron validados utilizando un programa estadístico. En primer lugar se comprobó la homocedasticidad de los datos y luego su normalidad. Al encontrarse que los datos no tenían distribución normal, se procedió a realizar el test no paramétrico de Mann-Whitney (prueba U) para comprobar si existían diferencias estadísticamente significativas entre grupos de variables.

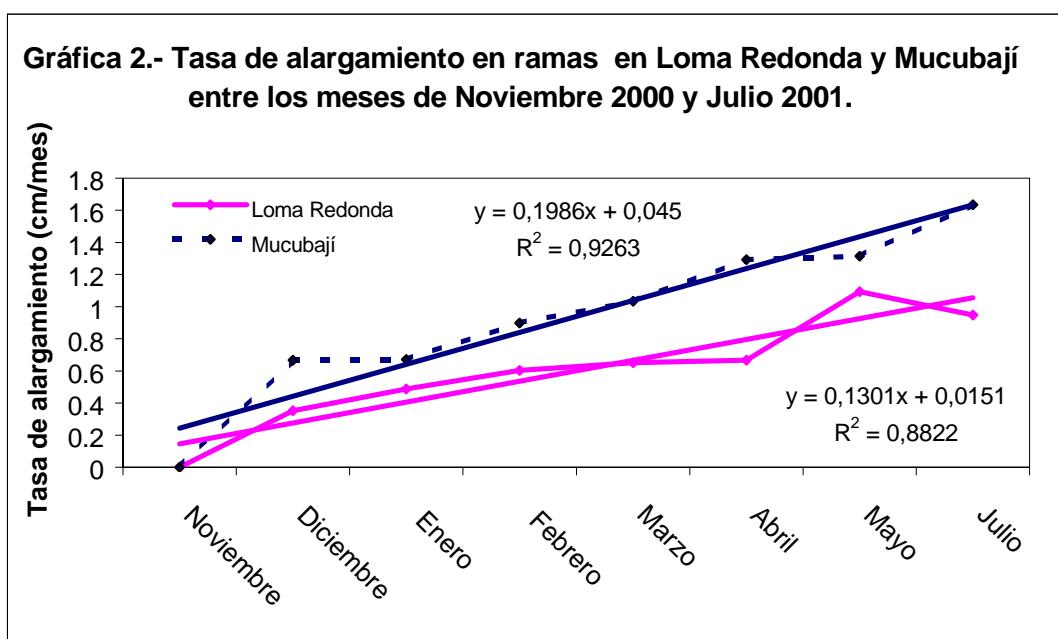
RESULTADOS

El análisis de los resultados se divide en tres partes:

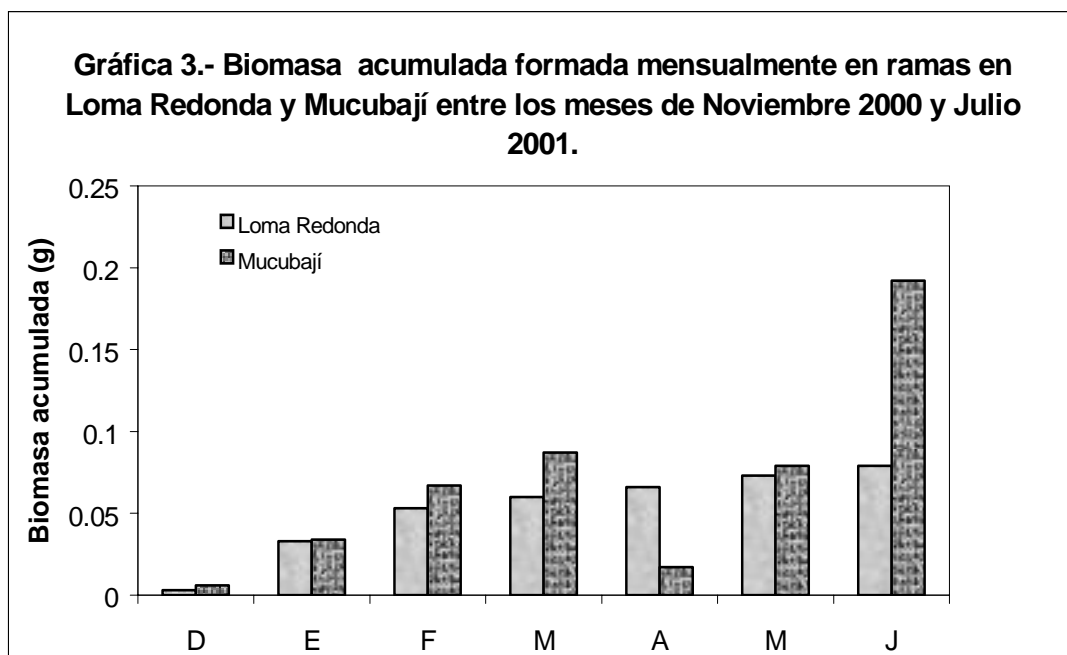
- Crecimiento:

En los resultados obtenidos del estudio de crecimiento tenemos que el alargamiento de las ramas (gráfica 1) se observa que este parámetro es mayor para la localidad de Mucubají que para Loma Redonda, sin embargo no parece mostrar una clara relación con la estacionalidad hídrica. Comparando mensualmente al alargamiento de las ramas para ambas altitudes no se encontraron diferencias significativas solo para los meses de enero y mayo ($p > 0.05$), ahora bien, utilizando una línea de tendencia lineal (gráfica 2) se nota que el alargamiento de las ramas es mayor en Mucubají que en Loma Redonda, el valor de la pendiente de la recta indicaría “la tasa o velocidad de alargamiento”, valor que se encuentra alrededor de 0,2 cm/mes para Mucubají y de 0,1 cm/mes para Loma Redonda.





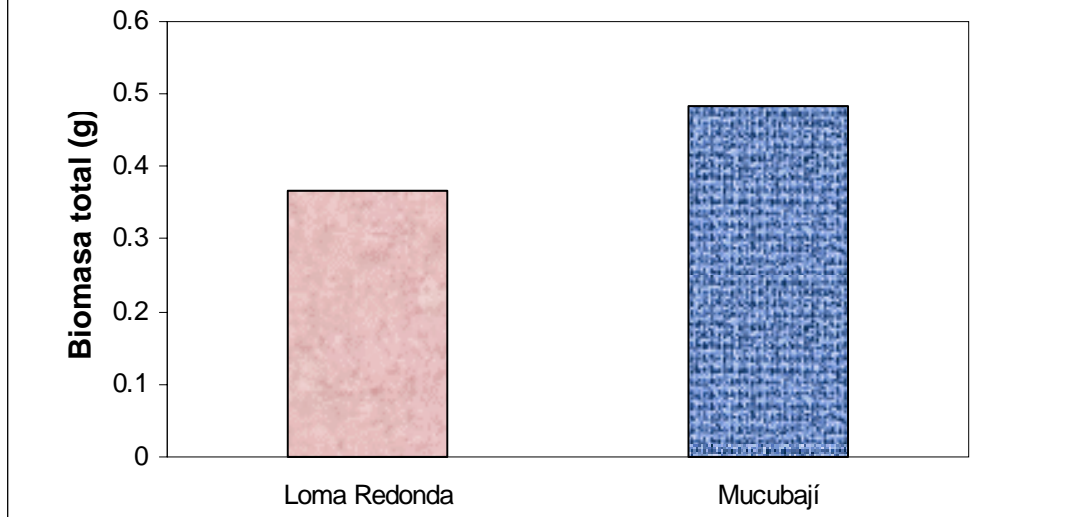
La biomasa acumulada vista de manera mensual (gráfica 3) muestra para Loma Redonda un aumento en peso seco hasta el mes de febrero con un alto en la formación de biomasa hasta el mes de junio; para la localidad de Mucubají se observa un incremento en la producción de biomasa hasta el mes de marzo, donde luego se observa una disminución considerable en el mes de abril, y un aumento consecutivo para mayo y junio. Para Loma Redonda no pareciera existir influencia de la estacionalidad hídrica sobre la formación de biomasa en ramas, para Mucubají el efecto de la estación seca pareciera verse reflejado en la biomasa acumulada para el mes de abril, donde este parámetro se incrementa nuevamente en la época húmeda.



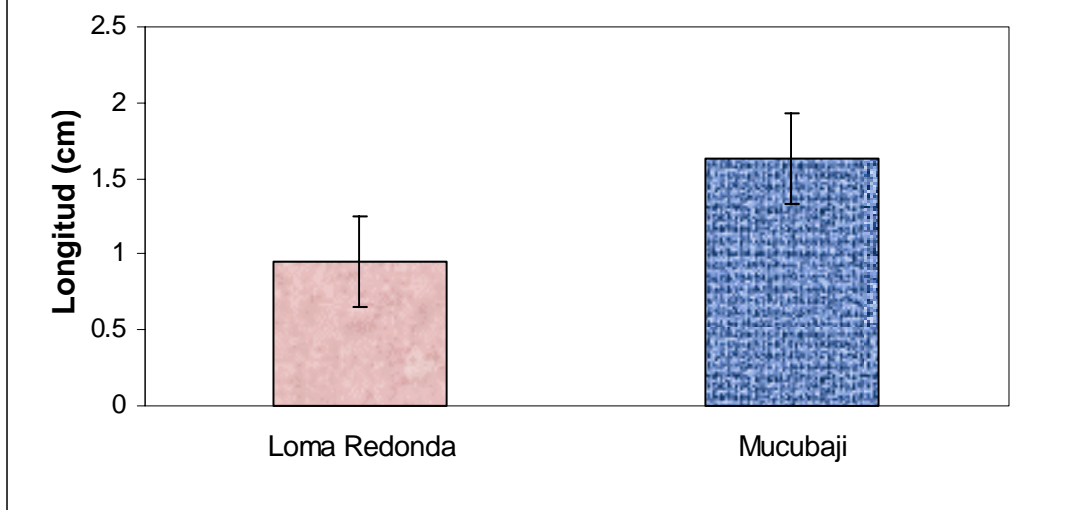
La biomasa total formada en ramas para ambas localidades muestra una diferencia de aproximadamente 0,1g de materia seca formada durante el muestreo a favor de la localidad de Mucubají con respecto a Loma Redonda (gráfica 4), lo que se traduce en un alargamiento de alrededor de 0,6 cm de diferencia entre Mucubají y Loma Redonda. (gráfica 5).

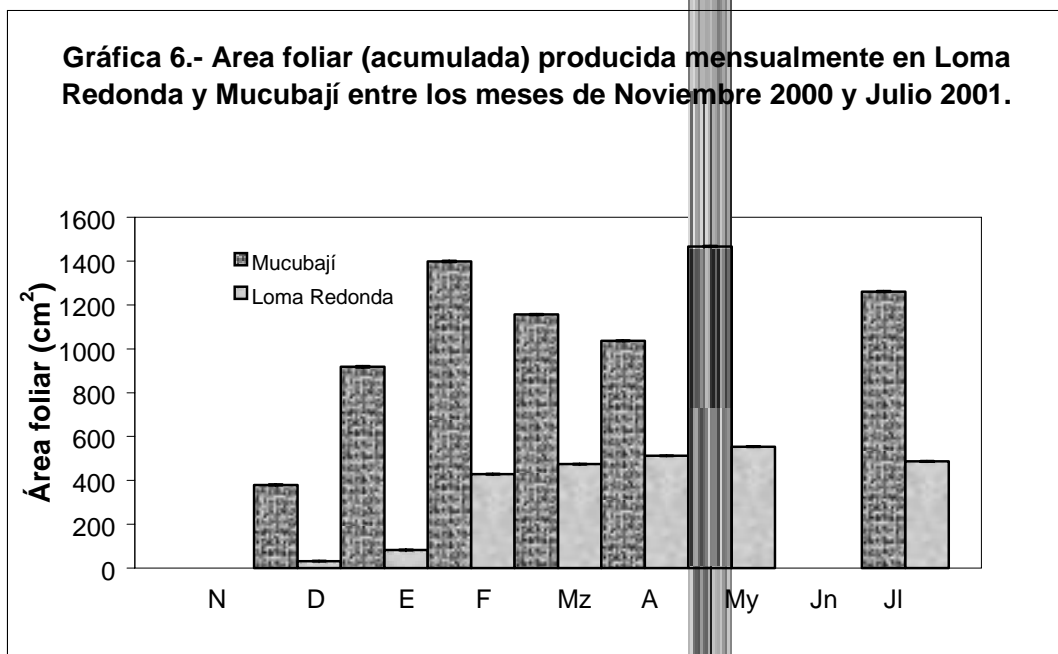
Con relación al área foliar acumulada de manera mensual para ambas localidades (gráfica 6) se observa que siempre es mayor en Mucubají que en Loma Redonda, sin embargo no parece mostrar relación con la estacionalidad hídrica, estas diferencias entre ambas localidades son estadísticamente significativas ($p < 0,05$), excepto para el mes de enero que parece ser el mes más afectado por el período de sequía.

Gráfica 4.- Biomasa total formada en ramas en Loma Redonda y Mucubají entre los meses de Noviembre 2000 y Julio 2001.



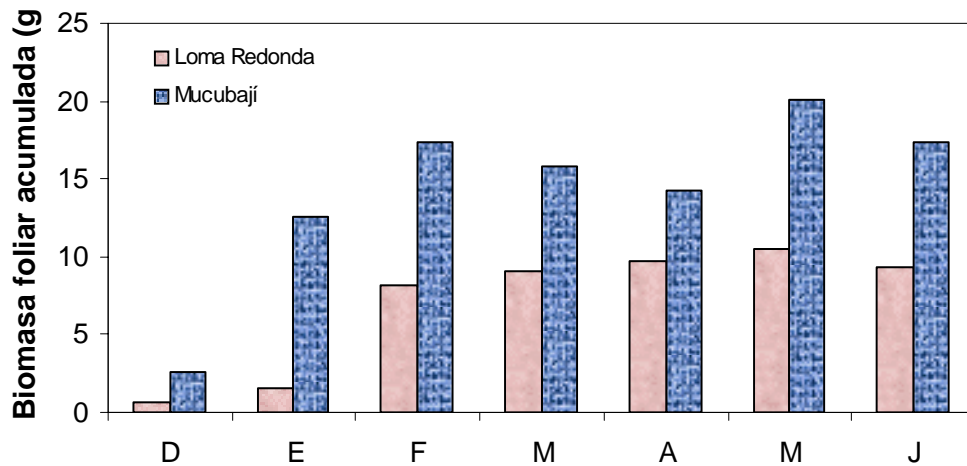
Gráfica 5.- Longitud de ramas en Loma Redonda y Mucubají entre los meses de Noviembre 2000 y Julio 2001.



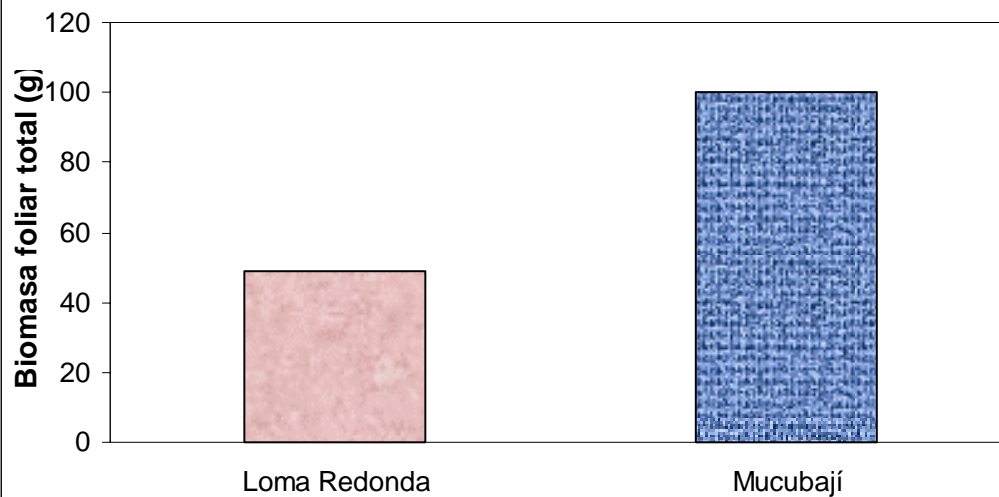


La biomasa foliar acumulada de manera mensual (gráfica 7) muestra claras diferencias entre ambas localidades, siendo mayor para Mucubají con respecto a Loma Redonda. En esta última la producción de biomasa es lenta entre los meses de febrero a junio sin mostrar relación con la estacionalidad hídrica, para Mucubají la producción de biomasa foliar decae un poco entre marzo y abril pudiendo deberse a un efecto de la época seca. La gráfica 8 muestra el total de biomasa foliar producida para ambas localidades durante todo el muestreo, observándose una diferencia de alrededor de 50 g de materia seca formada entre Mucubají y Loma Redonda.

Gráfica 7.- Biomasa foliar acumulada formada mensualmente en Loma Redonda y Mucubají entre los meses de Noviembre 2000 y Julio 2001.

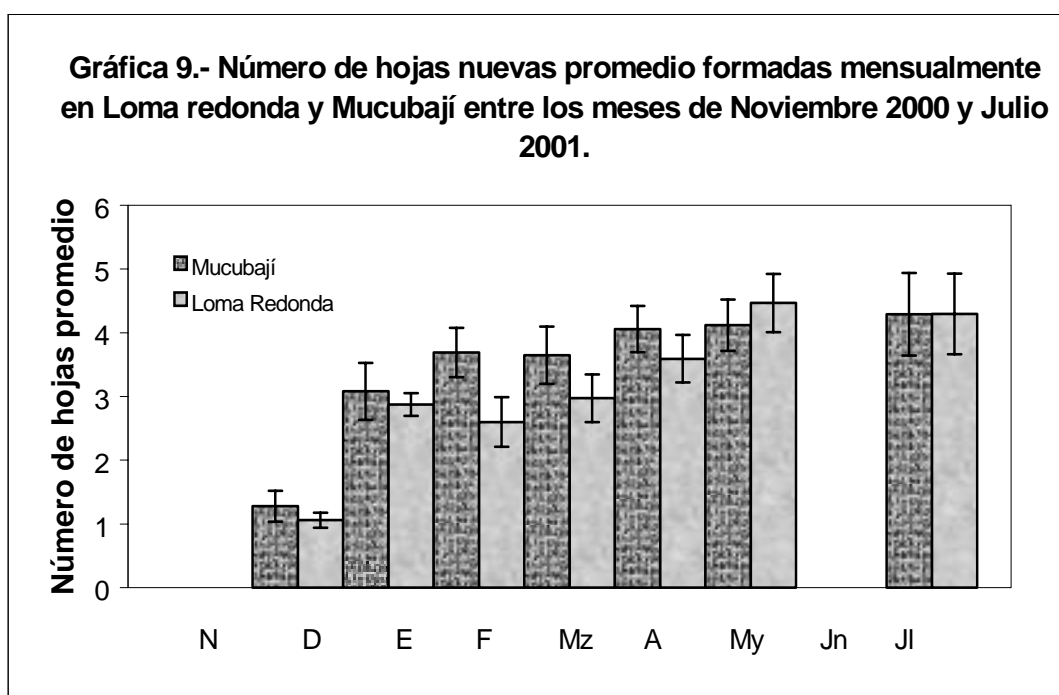


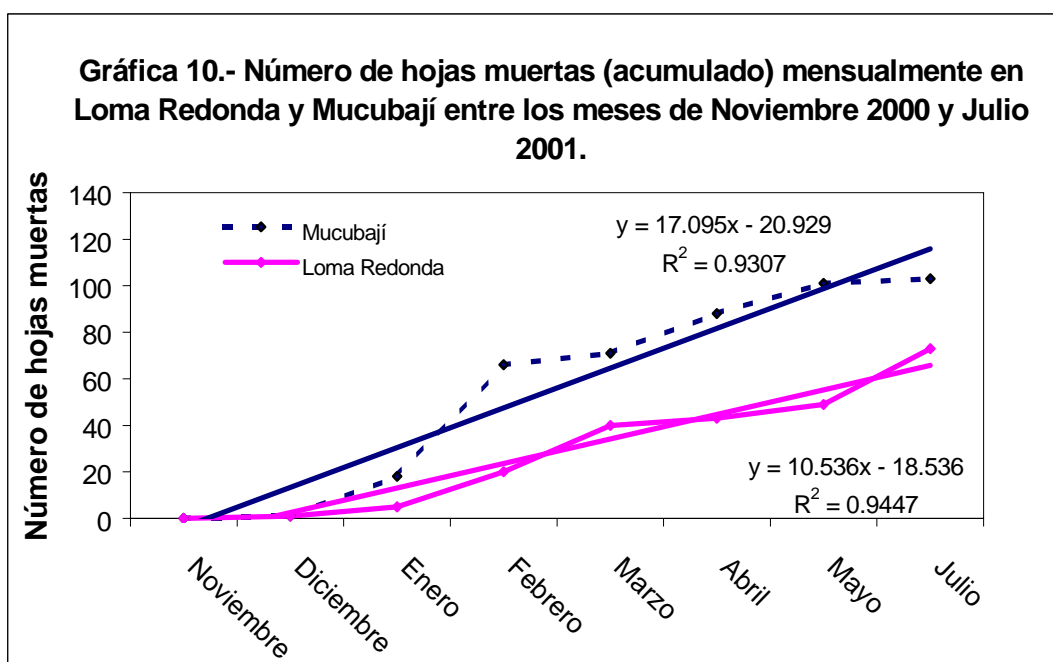
Gráfica 8.- Biomasa foliar total en Loma Redonda y Mucubají entre los meses de Noviembre 2000 y Julio 2001.



En cuanto a la formación de hojas nuevas en ambas localidades (gráfica 9), no se encontró ningún patrón estacional claro, ni diferencias significativas, lo que indica que se producen el mismo número de hojas en ambas localidades.

En relación con el número de hojas muertas acumulado de manera mensual para ambas localidades (gráfica 10), Mucubají y Loma Redonda parecieran mostrar dos fases, en primer lugar entre noviembre y enero con un aumento lento del número de hojas caídas y otra fase entre febrero y junio donde la pérdida de las hojas parece ser más rápida, ahora utilizando una línea de tendencia lineal, la pendiente nos muestra la tasa de pérdida de hojas, mayor para Mucubají con valor de aproximadamente 17 hojas/mes y para Loma Redonda de 11 hojas/mes.





El área foliar específica nos muestra que las hojas de Mucubají presentan un mayor tamaño que las hojas de Loma Redonda y que estas son más escleromórficas y gruesas (tabla 1).

Tabla 1.- Área foliar específica (AFE) y peso foliar específico (PFE) para las localidades de Loma Redonda y Mucubají. Entre paréntesis error estándar

	AFE (cm ² /g)	PFE (g/cm ²)
Loma Redonda	52,43 (1,33)	0,019 (0,0004)
Mucubají	72,9 (1,75)	0,014 (0,0003)

- Intercambio de gases:

Las mediciones de intercambio de gases se realizaron para las estaciones húmeda y seca, obteniéndose en primer lugar los valores promedio para las variables estudiadas mostradas en la tabla 2, donde tenemos en primer lugar que la radiación fotosintéticamente activa presenta promedios mayores para la estación seca con respecto a la húmeda y que en la localidad de Mucubají el promedio de esta variable es mayor con respecto a la otra localidad, estas diferencias entre estaciones para una misma localidad y entre localidades para una misma estación hídrica son estadísticamente significativas ($p < 0,05$). La asimilación de carbono muestra que la estación húmeda en Mucubají presenta el mayor valor promedio para este parámetro ($12,33 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) con respecto a Loma Redonda, además la asimilación de carbono es mayor para la época húmeda que para la época seca en ambas localidades, las diferencias entre las localidades y entre las estaciones en la misma localidad son estadísticamente significativas ($p < 0,01$). Los valores promedio de conductancia estomática son más elevados para la localidad de Mucubají que para Loma Redonda para ambas estaciones hídricas. Las diferencias para Loma Redonda entre ambas estaciones hídricas es pequeña ($4,3 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) con respecto a la diferencia encontrada para Mucubají entre estaciones ($28,6 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Para la localidad de Loma Redonda las diferencias entre estaciones es estadísticamente significativa ($p < 0,05$), sin embargo a pesar de la diferencia que existe entre épocas para Mucubají, estas no son significativas. Para la transpiración, se observan valores promedio mayores en la localidad de Mucubají para ambas épocas, estos valores no son diferentes

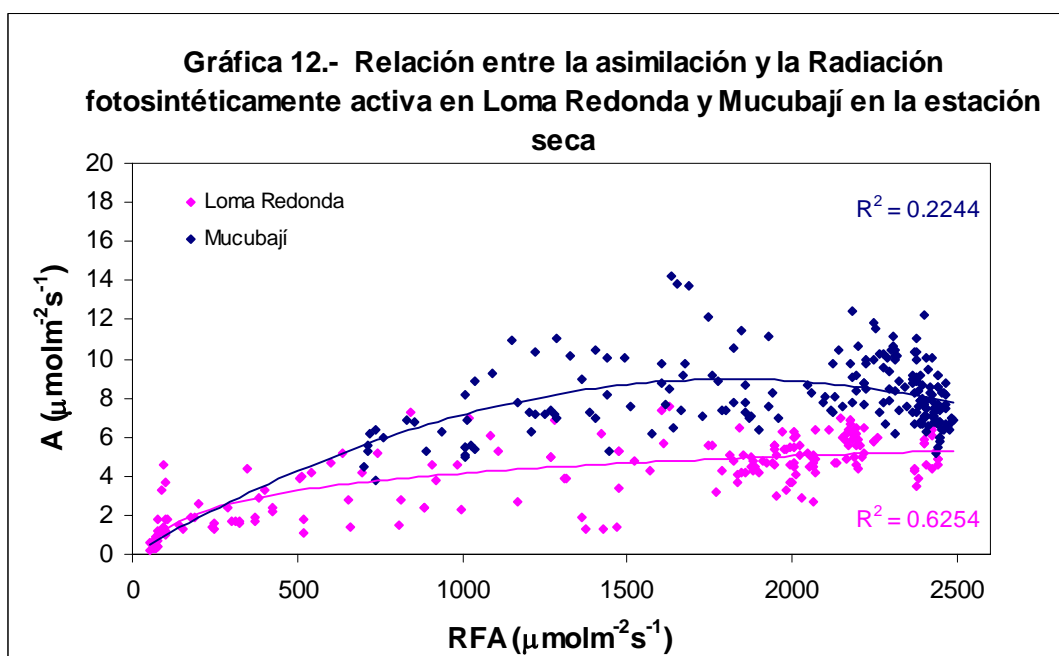
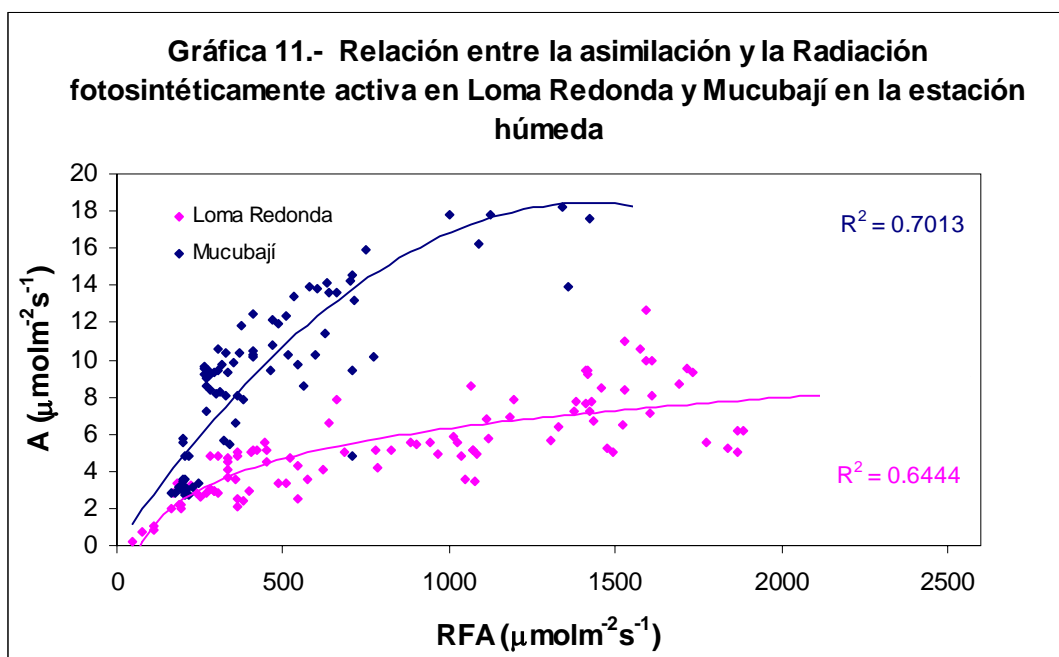
estadísticamente, Loma Redonda presenta promedios más bajos para ambas épocas y esta diferencia entre ambas épocas es significativa ($p < 0,01$), además las diferencias entre las localidades para la misma época también son significativas ($p < 0,01$).

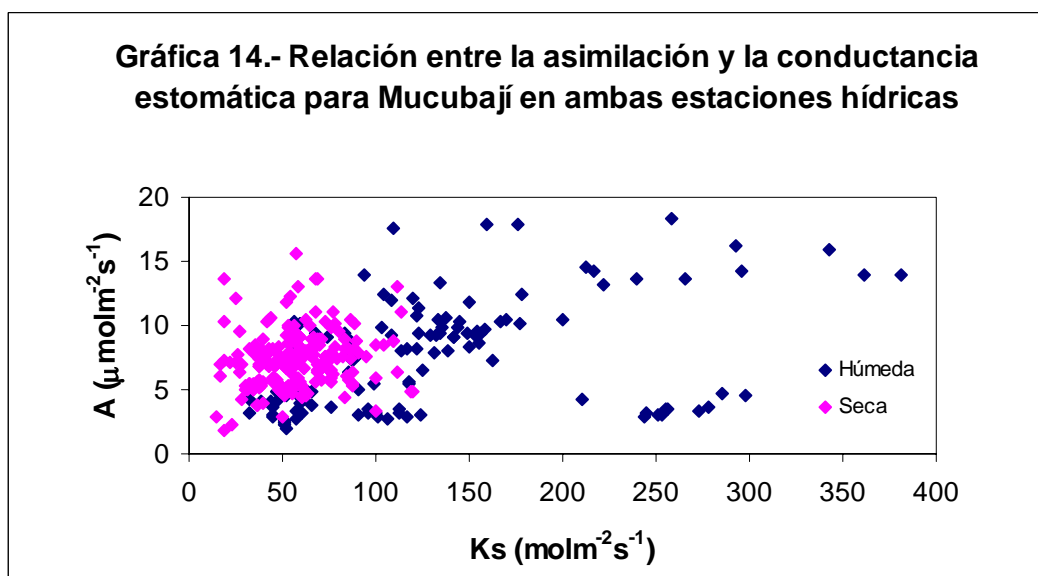
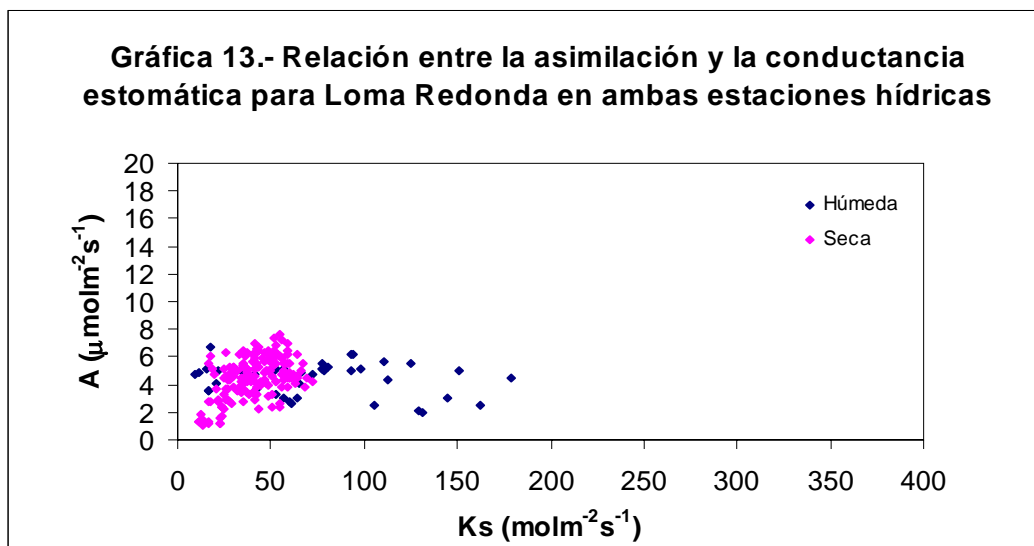
Tabla 2.- Valores promedios para la estación húmeda y seca de las variables de respuesta de *P. sericea* en Loma Redonda y Mucubají. RFA: Radiación fotosintéticamente activa, A: Asimilación de CO₂ por área, A*: Asimilación de CO₂ por peso, Ks: Conductancia, E: Transpiración

	RFA ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	A ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	A* ($\mu\text{molg}^{-1}\text{s}^{-1}$)	Ks ($\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$)
Loma Redonda Húmedo	1355,79	6,92	0,036	44,50	0,94
Loma Redonda Seco	1885,80	4,93	0,026	40,19	1,54
Mucubají Húmedo	1808,41	12,33	0,090	96,87	2,80
Mucubají Seco	2009,05	7,99	0,058	68,34	2,72

Las relaciones de estos parámetros se presentan en una serie de gráficas, en primer lugar tenemos la relación de la asimilación de carbono con respecto a la radiación fotosintéticamente activa. Las gráficas 11 y 12 muestran la dependencia de la asimilación de carbono con la radiación fotosintéticamente activa, para Mucubají y Loma Redonda en la época húmeda donde se observa el efecto de la altitud sobre esta relación en la época más favorable, en el desplazamiento de las líneas de tendencia, donde la línea de tendencia de Mucubají se ubica por encima la de Loma Redonda, mostrando además valores mayores de esta relación para Mucubají (cerca de los $18 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) que para Loma Redonda (alrededor de los $13 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$). Ahora bien, observando la gráfica 12 se hace evidente el efecto de la época seca sobre la relación A vs RFA donde estas líneas de

tendencia se ubican a valores menores que para la época húmeda, dando a entender que esta última es más favorable para esta relación.





La relación entre la conductancia estomática y la asimilación de carbono se muestra en las gráficas 13 y 14 para ambas localidades. Se observa que para Loma Redonda la estación húmeda con valores de asimilación de CO_2 a mayores conductancias que las presentadas en la estación seca, esta misma tendencia se mantiene para Mucubají (gráfica 14) con valores más altos para esta relación en la

estación húmeda con respecto a la seca, siendo mayores también para esta localidad con respecto a Loma Redonda.

- Observaciones anatómicas: Aquí se presentan la descripción anatómica para la especie y las diferencias encontradas entre altitudes y entre estaciones hídricas:

Caracteres anatómicos:

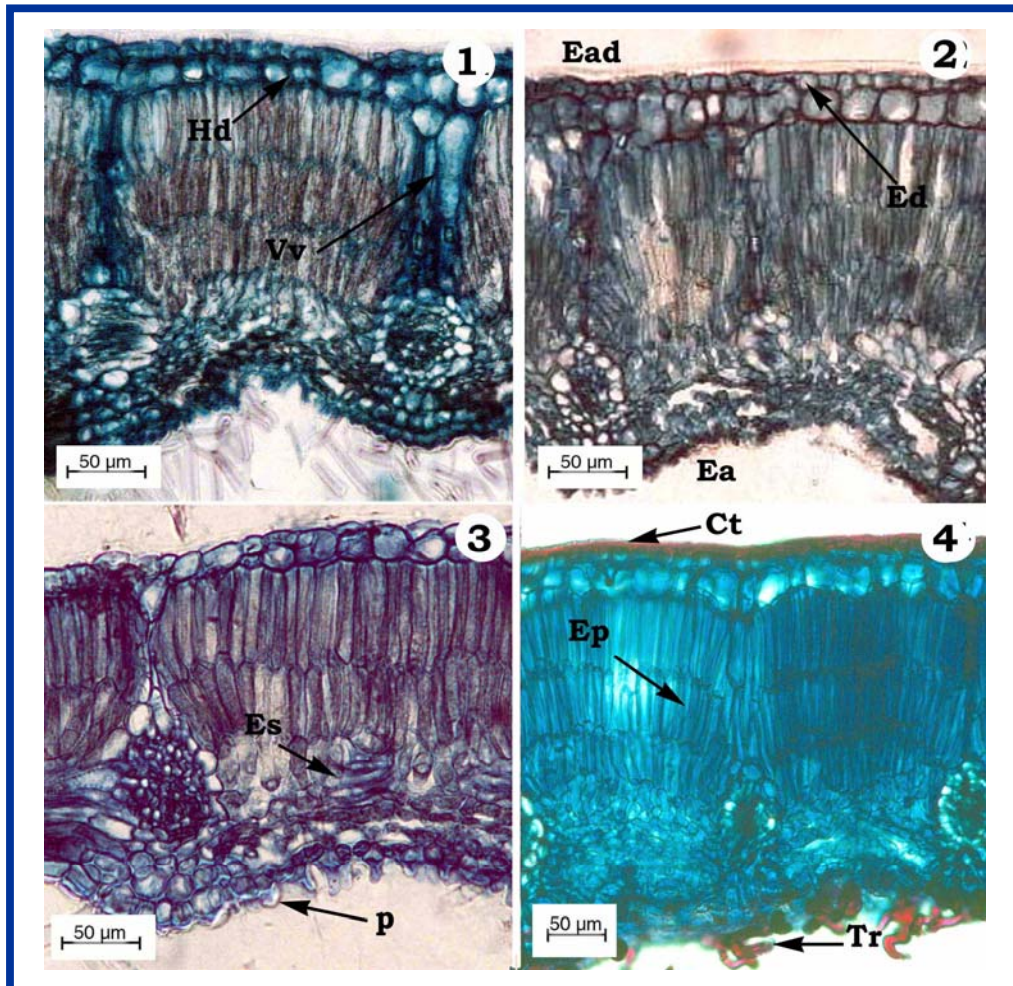
La fotografía 4 muestra los caracteres anatómicos de la hoja para las localidades de Loma Redonda (estación húmeda Fig. 1 y estación seca Fig. 2) y Mucubají (estación húmeda Fig. 3 y estación seca Fig. 4). En el corte transversal se observa: hoja dorsiventral e hipoestomática, cutícula engrosada más evidente para la estación seca (fig. 2 y 4), epidermis de la superficie adaxial de una corrida de células de paredes engrosadas, en vista paradermal (Fig. 5 a 8) las células son poliédricas de paredes engrosadas de $40,4 \mu\text{m}$ de largo por $4,0 \mu\text{m}$ de ancho, presentando septos (Fig. 7, s). En corte transversal, epidermis de la superficie abaxial de una corrida de células de paredes engrosadas, densamente papilosa (Fig. 3, p). En vista paradermal (Fig. 9 a 12) se observan dos regiones claramente definidas, en primer lugar una epidermis costal (Fig. 11, ep cos) de células poliédricas de paredes engrosadas de $24,0 \mu\text{m}$ de largo por $2,0 \mu\text{m}$ de ancho, en esta región es donde se ubican los tricomas tectores (Fig. 10, t), en la zona intercostal (Fig. 11, ep int) es donde se encuentran los estomas de tipo anomocítico rodeados por células subsidiarias papilosas (Fig. 12, p) de $23,3 \mu\text{m}$ de largo por $5,0 \mu\text{m}$ de ancho, densidad estomática de $207,9 \text{ e}/\text{mm}^2$.

Hipodermis de una corrida de células parenquimáticas de cuadradas a rectangulares de paredes engrosadas (Fig. 1, Hd). Mesófilo bifacial, bien diferenciado, parénquima en empalizada de 3 - 4 corridas de células para la localidad de Loma Redonda (Fig. 1 y 2) y de 2 - 3 corridas de células para la localidad de Mucubají (Fig. 3 y 4), células de la empalizada de 53,3 μm de largo por 8,7 μm de ancho ocupando aproximadamente 4/5 del mesófilo (Fig. 4, Ep); parénquima esponjoso muy compacto (Fig. 3, Es); haces vasculares rodeados por una vaina vascular parenquimática simple con extensión hacia ambas superficies de la epidermis, nervio medio prominente hacia la superficie abaxial formado por un haz.

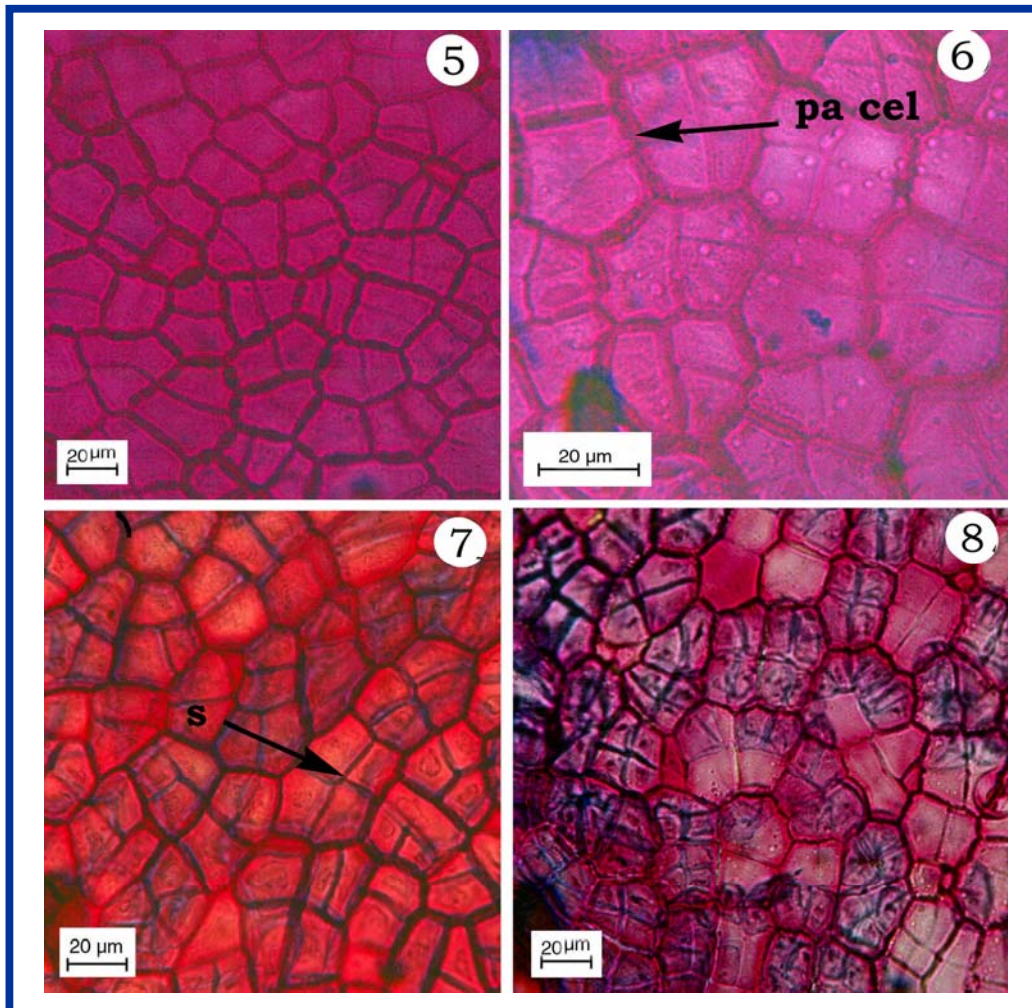
En la tabla 4 se presenta un resumen de las características arriba descritas. Los valores citados en el texto corresponden al promedio de ambas localidades y ambas estaciones hídricas.

Tabla 4.- Tamaño de las células epidérmicas en ambas superficies, estomas, densidad estomática y Células de la empalizada para cada y localidad según la estación hídrica.
Entre paréntesis error estándar.

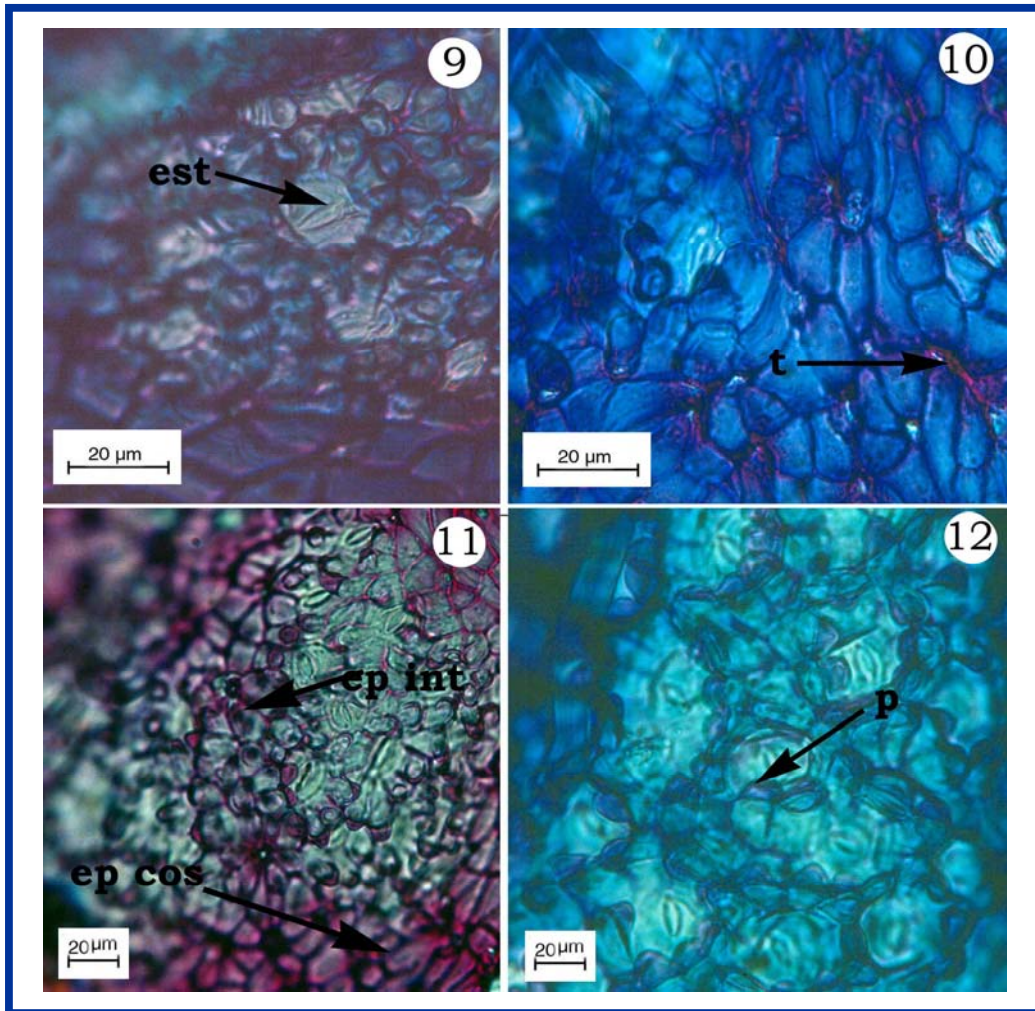
	Células epidérmicas (μm)				Estomas (μm)		Densidad estomática	Empalizada (μm)	
	superficie adaxial		superficie abaxial						
	Largo	Ancho	Largo	Ancho	Largo	Ancho	De (e/mm ²)	Largo	Ancho
Loma Redonda húmedo	41.4 (0.08)	32.3 (0.08)	22.9 (0.04)	12.1 (0.02)	24.8 (0.03)	21.6 (0.02)	220.2 (19.9)	54.9 (0.08)	8.8 (0.01)
Loma Redonda seco	45.8 (0.05)	34.5 (0.06)	25.4 (0.05)	10.5 (0.02)	24.9 (0.03)	20.7 (0.02)	205.4 (19.8)	51.9 (0.09)	8.3 (0.01)
Mucubají húmedo	35.1 (0.06)	28.1 (0.06)	21.2 (0.05)	13.4 (0.03)	20.4 (0.03)	19.2 (0.02)	234.8 (21.7)	51.9 (0.06)	9.3 (0.01)
Mucubají seco	39.3 (0.09)	31.2 (0.05)	26.6 (0.06)	12.3 (0.02)	23.2 (0.02)	18.6 (0.02)	171.1 (10.9)	54.5 (0.08)	8.5 (0.01)



Fotografía 4.- Fig 1-4. Corte transversal del Mesófilo. Fig 1-Loma Redonda época húmeda; Fig 2- Loma Redonda época seca; Fig 3- Mucubají época húmeda; Fig 4- Mucubají época seca. (Ct - cutícula; Ead - epidermis adaxial; Ea - epidermis abaxial; Ep - empalizada; Es - esponjoso; Hd - hipodermis; p - papila; Tr - tricoma)



Fotografía 5.- Fig 5-8.Vista paradermal de la epidermis adaxial. Fig 5-Loma Redonda época húmeda; Fig 6- Loma Redonda época seca; Fig 7- Mucubají época húmeda; Fig 8- Mucubají época seca. (Pa cel - Pared celular; s - septo)



Fotografía 6.- Fig 9-12. Vista paradermal de la epidermis abaxial. Fig 9-Loma Redonda época húmeda; Fig 10- Loma Redonda época seca; Fig 11- Mucubají época húmeda; Fig 12- Mucubají época seca. (Ep cos - Epidermis costal; Ep int - Epidermis intercostal; Est - estoma; p - papila, t - tricoma)

DISCUSIÓN

El fuerte efecto de las condiciones ambientales sobre el crecimiento y las limitaciones que este mismo ambiente impone sobre *Polylepis sericea*, sugiere que esta especie debe presentar adaptaciones muy particulares para poder establecerse sobre el límite superior del bosque continuo o 'treeline'.

El crecimiento en la localidad de Mucubají que posee una temperatura media anual de 5,4 °C presenta una tasa de crecimiento en ramas de 0,19 cm/mes y para la localidad de Loma Redonda, que presenta una temperatura media anual de 3 °C encontramos una tasa de 0,13 cm/mes. Esta tasa corresponde al promedio entre todos los meses (húmedos y secos), encontrando que el crecimiento ocurre durante todo el año. Cárdenas (2000) encuentra, para *P. tarapacana* en el Parque Nacional Sajama, una tasa de crecimiento de 0,6 cm/mes, pero a diferencia de nuestros resultados el crecimiento solo ocurre durante el período más húmedo (marzo-julio). La fuerte estacionalidad climática e hídrica, con pocos meses favorables, hace que el crecimiento sea concentrado en esta sola estación. Para nuestro caso, el estrés hídrico muestra su efecto sobre el crecimiento haciendo que este sea más lento, sin embargo, el crecimiento no se detiene. Beck (1984) encuentra para *Dendrosenecio keniodendron*, una roseta gigante afroalpina, a 4.180 m y un ambiente similar al de nuestro estudio, una tasa de crecimiento para ramas de 3 cm/año. Las tasas de crecimiento encontradas en este trabajo son inferiores a este valor, y aunque en este caso sea para 9 meses es imposible que las ramas logran alcanzar un alargamiento similar. Es claro el

efecto de las diferencias altitudinales sobre la tasa de crecimiento de las ramas, mostrando además que el crecimiento es continuo durante todo el año, sin embargo el efecto estacional es más marcado en Mucubají que en Loma Redonda donde el efecto de la época húmeda comienza a ser notorio al final de esta, posteriormente disminuye la tasa de crecimiento hasta alcanzar estabilidad (sin cesar) hasta el mes de Julio. Para Mucubají la tasa de crecimiento decae progresivamente durante la época seca y aumenta rápidamente durante la estación húmeda. En Loma Redonda el estrés hídrico parece estar enmascarado por el factor altitudinal. *P. sericea* muestra cambios estacionales del potencial osmótico que le permite mantener la toma de agua y el turgor y así un balance de carbono positivo en la estación seca (Goldstein y col., 1994), lo que es un requerimiento indispensable para el mantenimiento del crecimiento durante esta estación.

Las tasas de asimilación de CO₂ disminuyen con la altitud, se encontraron tasas de asimilación neta promedio para Loma Redonda de 6,9 μmol m⁻² s⁻¹ y para Mucubají de 12,3 μmol m⁻² s⁻¹, tomando en cuenta solo los resultados para la época húmeda, donde las limitaciones hídricas se ven disminuidas. Si comparamos estos valores con los obtenidos por Rada y col. (1996) en el Páramo de Piedras Blancas a 4100 m y con una temperatura media anual de 2,7 °C (0,3 °C por debajo de la localidad de Loma Redonda), para la estación húmeda encuentran que la tasa de asimilación promedio corresponde a 4,6 μmol m⁻² s⁻¹. Es evidente, entonces, que la disminución de la temperatura media afecta el proceso de asimilación de CO₂. Ahora bien, si comparamos con la tasa de asimilación

media para especies arbóreas que crecen en el límite del bosque continuo (*Espeletia neriifolia* y *Podocarpus oleifolius*) con temperaturas medias más altas en la estación húmeda, encontramos que para *E. neriifolia* a 3.200 m la asimilación de CO₂ es de 1,3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y para *P. oleifolius* a 3.200 m la asimilación es de 2,2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, indicando que otras especies que habitan bajo condiciones climáticas más favorables poseen tasas medias de asimilación muy inferiores a las de *P. sericea* habitando bajo condiciones climáticas más extremas. Esto es una indicación adicional de que la maquinaria fotosintética de esta especie esta muy bien adaptada a estas condiciones. Por otra parte, también es importante mencionar que el punto de compensación a temperatura es de $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$, esto significa que la asimilación no es inhibida por cortos periodos nocturnos con temperaturas congelantes, por lo que el balance de carbono positivo podría siempre ser mantenido a partir de muy tempranas horas de la mañana cuando los niveles de radiación esten por encima del punto de compensación de luz (Goldstein y col., 1994).

La asimilación se ve afectada en gran medida por los cambios estacionales, encontramos valores de 4,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y 7,9 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para la estación seca de Loma Redonda y Mucubají, respectivamente. Estos cambios se deben principalmente a los cambios en la conductancia estomática para Mucubají, que se ubican en 68,3 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para dicha estación, con relación a los valores de conductancia para la época húmeda (96,8 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). En Loma Redonda la conductancia promedio para la época húmeda es de 44,5 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y de 40,2 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para la estación seca, esta localidad presentan un alto control

estomático en ambas épocas, por lo que la disminución en la asimilación de CO_2 puede deberse a otros factores. Los cambios estacionales de la asimilación presentan una alta correlación con los niveles de radiación fotosintéticamente activa, en la época seca la radiación es mayor que la época húmeda por efecto de cielos más despejados durante gran parte del día, sin embargo el efecto hídrico con el aumento de la conductancia hace que la asimilación se vea afectada. El cambio de estación seca a húmeda permitiría entonces disminuir el estrés hídrico en la época lluviosa, sin embargo en esta época también se da un aumento en la nubosidad y así una disminución sobre los niveles de radiación solar originando una correlación negativa sobre el crecimiento (Szeicz, 1997), entonces en la época seca tenemos un balance energético más favorable aunque limitaciones hídricas y oscilaciones térmicas mayores.

Aunque en la época seca disminuye la conductancia estomática y disminuye la asimilación de CO_2 , un balance de carbono positivo siempre es mantenido debido a un importante ajuste osmótico (Rada y col. 1985), lo que le permite tomar agua del suelo y mantener el turgor. Además posee raíces que pueden explorar horizontes profundos del suelo (Arnal, 1983). Para la localidad de Loma Redonda donde se observa un fuerte control estomático, el cambio en la tasa de asimilación entre las estaciones estaría dado por otros factores distintos a la conductancia estomática.

La disminución del área foliar específica también afecta la asimilación de CO_2 , ya que decrece el área foliar disponible para la intercepción de luz y afecta entonces la tasa de crecimiento relativa (Lambers y col. 1998). En el estudio se observa la disminución del área foliar específica cuando aumenta la altitud, pero

también aumenta el número de capas de células del parénquima de empalizada, que para la localidad de Mucubají esta entre 2 y 3 corridas de células y para la localidad de Loma Redonda entre 3 y 4 con lo que se incrementa el grosor de la hoja, aumentando el espesor del tejido asimilador y la reducción de las barreras internas de difusión por incremento de los espacios intercelulares. El engrosamiento foliar se debe al engrosamiento de los tejidos asimiladores con un pronunciado incremento del parénquima en empalizada más que el parénquima esponjoso (Körner y col. 1989). En los cortes anatómicos se encontró que el parénquima en empalizada ocupa alrededor de $4/5$ del grosor total de la hoja. Körner y col. (1989) reportan que este cambio reduce la resistencia de transferencia aerodinámica del calor y la difusión de gas cuando la velocidad del viento a nivel de la hoja es la misma, además del incremento en la superficie interna para almacenamiento de CO_2 . En el tamaño de las células de la hoja (parénquima en empalizada y células epidérmicas) no se observan cambios con la altitud y estación lo que es confirmado por Körner (1989). Para la densidad estomática se observa una disminución con el aumento de altitud, además las densidades estomáticas son mayores para la época húmeda con respecto a la seca, entonces el fuerte control estomático también vendría dado por menor número de estomas por área en la época seca y la localidad con condiciones hídricas más favorables también presenta un mayor número de estomas por área con respecto a la otra localidad, sin embargo Körner y col. (1986) reportan un incremento en la densidad estomática con respecto a la altitud. El efecto de la disminución en la presión parcial de CO_2 que disminuye con la altitud produciría un aumento en la densidad estomática a mayor altitud (Woodward y Bazzaz, 1988).

Se encontró además que la cutícula es mucho más evidente en la época seca con respecto a la húmeda para ambas localidades, protegiendo a la planta en esta época de la transpiración excesiva y de la alta radiación, además, las células de la epidermis son más elongadas verticalmente. Según Scatena y Menezes (1984) esto podría representar un tejido reservante de agua. Por lo que estas evidencias parecen indicar que el principal modulador para el desarrollo de estos individuos es el estrés hídrico.

La proposición de Körner (1998) de hipótesis que determinan la limitación para que los arboles se establezcan en el 'treeline' se presentan.

En primer lugar la hipótesis del estrés donde existe un daño repetitivo por congelamiento o por desecación, sin embargo Goldstein y col. (1994) señalan, para Venezuela, que el daño por congelamiento no parece jugar un papel importante en la formación del treeline. Para *P. sericea* Rada y col. (1985) encuentran un ajuste osmótico diario para aumentar la capacidad de supercongelamiento de las hojas y la disminución en el punto de congelamiento del floema durante la noche, previniendo el daño en los tejidos. En el caso de algunas especies arbóreas como *P. oleifolius*, esta no puede alcanzar mayores altitudes que 3.200 m debido a que no posee resistencia al congelamiento mostrando una temperatura de daño a $-1,8^{\circ}\text{C}$ (Cavieres y col. 2000).

En segundo lugar la hipótesis del disturbio, donde el factor determinante serían las nevadas, avalanchas y la herbivoría. Sin embargo los regímenes de heladas a la altitud donde se ubica *Polylepis sericea* no permite considerar el daño por nevadas y avalanchas, además en Venezuela no se ha reportado el uso de

Polylepis como alimento para herbívoros de manera extensiva, como en Perú o Bolivia donde el efecto de los camélidos nativos es claro.

Todas esta hipótesis pueden ser validas para casos muy particulares de alta montaña, pero difícilmente sean validas como hipótesis generales.

Por otra parte tenemos la hipótesis del balance de carbono, donde la asimilación de CO₂ o el balance entre la asimilación y la pérdida de carbono 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 arboles del treeline durante la estación de crecimiento debido a la aclimatación térmica. Inclusive este autor sugiere que las tasas fotosintéticas aumentan con la altitud. Pero cuando este autor hace este señalamiento se basa en resultados de gradientes entre 900 y 3.000 m . Rada y col. (1996) reportan un balance de carbono positivo para *P. sericea* y concluyen que la maquinaria de asimilación de CO₂ está bien adaptada a la altitud. En este trabajo encontramos que las tasas de asimilación son altas en ambas estaciones hídricas y que estas tasas son mayores comparándolas con otros géneros que habitan a menor altitud. Sin embargo, las claras diferencias en las tasas de asimilación de CO₂ promedio y máximas entre altitudes, nos indican que en nuestro caso la asimilación de CO₂ esta siendo afectada por el incremento en altitud. Esta diferencia con los resultados reportados por Körner (1998) pueden estar dadas por el gradiente estudiado. Ya que en nuestro caso este es entre 3.500 y 4.200 m. A estas altitudes los diferentes estreses (térmico, hídrico y la disminución de la presión

parcial de CO₂) juegan un papel determinante en la disminución de la capacidad fotosintética.

Por último tenemos la hipótesis de la limitación de crecimiento donde los procesos de síntesis que conducen los azúcares y aminoácidos al cuerpo de la planta no pueden suplir las proporciones mínimas requeridas para el crecimiento y renovación de tejidos, independientemente del sumidero. Es decir existe una temperatura mínima que permite la suficiente producción de nuevas células y el desarrollo y diferenciación de tejidos funcionales en plantas superiores, esta limitación no necesariamente está relacionada con el balance de carbono. Esta hipótesis se basa en asumir que el treeline no es causado por la escasez de carbono pero si por la inhibición del crecimiento como resultado de las bajas temperaturas, algunos autores proponen que es la formación de tejidos la que se ve limitada a pesar de existir asimilados en reserva.

A través de nuestros resultados no podemos rechazar la hipótesis planteada anteriormente, sin embargo el balance de carbono está siendo afectado, lo que implica que el efecto temperatura sobre el crecimiento debe tener una menor importancia. Las grandes diferencias en la asimilación entre ambas localidades sugieren que el balance de carbono está siendo afectado por el cambio de temperatura y que el crecimiento se ve reducido por la disminución en la asignación de carbono al crecimiento de la planta.

CONCLUSIONES

- En la localidad de Mucubají donde las condiciones ambientales son más favorable con respecto a Loma Redonda, *Polylepis sericea* presenta un mayor crecimiento y una mayor la asimilación de CO₂, por lo suponemos que el balance de carbono también debe ser mayor que en Loma Redonda, este trabajo parece indicar que las diferencias en el crecimiento entre una y otra localidad es la toma de carbono y el efecto que ejerce la temperatura sobre los procesos fotosintéticos, y por lo tanto sobre el balance de carbono, más que sobre el crecimiento a nivel celular.
- La estacionalidad hídrica representa un factor de estrés importante para *Polylepis sericea*, produciendo un efecto sobre la conductancia estomática que afecta la asimilación de CO₂ y por tanto el crecimiento, el cual se ve reducido para la estación más desfavorable. Sin embargo, en comparación con otras especies de plantas que habitan en el mismo ambiente, *P. sericea* responde eficientemente ante el problema del estrés hídrico estacional.
- Además de los mecanismos adaptativos bien particulares de *P. sericea* discutidos por otros autores (Rada y col. 1985, Goldstein y col. 1994, Rada y col. 1996, entre otros.) este trabajo muestra que *P. sericea* posee mecanismos de adaptación que le permiten el establecimiento en un medio ambiente desfavorable, como con una adaptación en la maquinaria fotosintética durante ambas estaciones hídricas y cambios en la estructura anatómica que le permiten ser una especie exitosa en la conquista del 'treeline'.

BIBLIOGRAFÍA

- Arnal, H. (1983). *Estudio ecológico del bosque alti-andino de Polylepis sericea Wedd en la cordillera de Mérida*. Tesis de Licenciatura no publicada. Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Azócar, A. (1974). *Análisis de las características de diferentes habitats en la formación páramo*. Trabajo de ascenso no publicado. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Azócar, A. y Monasterio, M. (1980). *Estudio de la variabilidad meso y microclimática en el páramo de Mucubají*. En M. Monasterio (Ed), Estudios ecológicos de los páramos andinos (pp. 225-262). Mérida: Universidad de los Andes.
- Beck, E., Schlütter, I., Sheibe, R. y Schultze E. (1984). *Growth rates and population rejuvenation of east african giant groundsels (Dendrosenecio keniodendron)*. Flora, 175, 243-248
- Berg, A. (1996). *Die vegetation der superpáramos des "Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida" Venezuela*. Diplomarbeit. Systematisch-Geobotanischen Institut der Georg-August-Universität zu Göttingen. Köln. Deutschland.
- Cárdenas, P. (2000). *Preliminary study of the development of P. Tarapacana in Sajama National Park, Bolivia*. En: S. Herzog, J. Cahill y F. Sagot (Eds), *First International Congress of Ecology and Conservation of Polylepis Forest*. Cochabamba: Universidad Mayor de San Simón.

- Cavieres, L., Rada, F., Azócar, A., García, C. y Cabrera, H. (2000). *Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from Venezuelan Andes*. Acta Oecológica, 21 (3), 1-9.
- Cuatrecasas, J. (1968). *Páramo vegetation and its life form*. En Troll (Ed), Geocology of the mountainous regions of the tropical Americas. Coll. Geogr. 9: 1-223
- Escalona, A. (1999). *Anatomía foliar y del xilema de arbustos con aspecto de Gimnosperma en el Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida-Venezuela*. Tesis de grado no publicada. Universidad de los Andes. Mérida.
- Goldstein, G., Meinzer, F.C. y Rada, F. (1994). *Environmental biology of a tropical treeline specie, Polylepis sericea*. En P. Rundel, A. Smith y F. Meinzer (Eds), Tropical alpine environments (pp. 129-147). Great Britain: Cambridge University.
- Hedberg, O. (1964). *Features of afroalpine plant ecology*. Acta Phytogeogr. Suecica. 49: 1-144.
- Hinckley, T., Goldstein, G., Meinzer F. y Teskey R. (1984). *Environmental constraints at artic, temperature-maritime and tropical treelines*. En: H. Turner y W. Tranquillini (Eds), Establishment and tending of sub-alpine forest: Research and Management, Proc. 3ed IUFRO workshop, Eidg. Anst. Forstl. Versuchswes, Berlin, pp. 21-370.
- Hobbie, S. y Chapin, F.S. III. (1998). *An experimental test of limits to tree establishment in Artic Tundra*. Journal of Ecology. 86, 449-461.
- Johansen, D.(1940). *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill.

- Körner, Ch., Bannister, P. y Mark, F. (1986): *Altitudinal variation in stomatal conductances, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand*. Oecologia, 69. 577-588.
- Körner, Ch. (1989). *Functional morphology of mountain plants*. Flora, 182:353-383.
- Körner, Ch. (1998). *A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation*. Oecologia, 115, 445-459.
- Körner, Ch. (1999). *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag.
- Lambers, H., Chapin, F.S. III. y Pons, T. (1998). *Plant physiological ecology*. New York: Springer-Verlag.
- León, Y. (1991). *Estudio de la vegetación vascular de tres bosques de *Polylepis sericea* Wedd ubicados en la Sierra Nevada de Mérida*. Tesis de Licenciatura no publicada. Universidad de los Andes, Mérida.
- Luque, R., De Sousa, H. y Kraus, J.E. (1996). *Métodos de coloração de Roeser (1972) – modificado- E. Kropp (1972). Visando a substituição do azul de astra por azul de alcão 8 GS ou 8 GX*. Acta bot. Bras. 10 (2), 199-212.
- Luteyn, J. (1999). *Páramos. A checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature*. Memories of The New York Botanical Garden. 84. New York.
- Monasterio, M. (1980). *El páramo de Mucubají dentro del cuadro general de los páramos venezolanos*. En M. Monasterio (Ed), Estudios ecológicos de los páramos andinos (pp. 201-206). Mérida : Universidad de Los Andes.

- Monasterio, M. y Reyes, S. (1980). *Diversidad ambiental y variaciones en la vegetación de los páramos de los andes venezolano*. En M. Monasterio (Ed), Estudios ecológicos de los páramos andinos (pp. 47-92). Mérida : Universidad de Los Andes.
- Monasterio, M. (1983). Adaptaciones al trópico frío. El caso de Espeletia en el páramo desértico. Trabajo de ascenso no publicado. Universidad de Los Andes, Mérida.
- Rada, F., Goldstein G., Azócar, A. y Meinzer, F. (1985). *Freezing avoidance in Andean giant rosette plants*. Plant, cell and enviroment. 8: 501-507.
- Rada, F., Azócar, A., Briceño, B., González, J. y García, C. (1996). *Carbon and water balance in Polylepis sericea, a tropical treeline specie*. Trees, 10, 218-222.
- Sarmiento, G. (1986). *Ecological features of climate in high tropical mountains*. En: F. Vuilleumier y M. Monasterio (Eds.). High Altitude tropical biogeography. (pp. 11-45). Oxford: Oxford University Press.
- Sass, J. (1958). *Botanical microtechnique* (3^{era} ed.). New York: Iona State Collage Press.
- Scatena, V. y Menezes, N. (1995). *Aspectos morfológicos e anatómico do caule em espécies de Syngonanthus R. Eriocaulaceae*. Bolm. Botánica. Univ. S. Paulo, 14, 91-107
- 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.

- Schubert, C. (1980). *Aspectos geológicos de los andes venezolanos. Historia, breve síntesis, el Cuaternario y bibliografía*. En M. Monasterio (Ed), Estudios ecológicos de los páramos andinos (pp. 29-46). Mérida : Universidad de Los Andes.
- Simpson, B. (1979). *A revision of genus Polylepis (Rosaceae: Sanguisorbeas)*. Smithsonia contributions of botany. 43.
- Szeicz, J. (1997). *Growth trends and climatic sensitivity of trees in the North Patagonian rain forest of Chile*. Can. J. For. Res. 27: 1003-1014.
- Tranquillini, W. (1979). *Physiological ecology of the alpin timberline*. New York: Springer-Verlag.
- Van der Hammen, T. (1979). *Historia y tolerancia de los ecosistemas parameros*. En Salgado-Labouriau (Ed), El medio ambiente páramo. Caracas: UNESCO-IVIC.
- Vivas, Y. (1999). *Flórula vascular del Valle Morrénico de Mucubají*. Tesis de grado no publicada. Universidad de Los Andes. Mérida.
- Walter, H. y Medina, E. (1969). *La temperatura del suelo como factor determinante para la caracterización de los pisos sub-alpino y alpino en Venezuela*. Bol. Soc. Ven. Cien. Nat., 28, 201-210.
- Wilkinson, H. (1979). *The plant surface (mainly leaf): stoma*. In Metcalfe, C. & Chalk, L. *Anatomy of dicotyledons*. 2nd ed. Vol.I, Claredon Press. Oxford.
- Woodward, F. y Bazzaz, F. (1988). *The response of stomatal density to CO2 partial pressure*. Journal of experimental botany, 39 (209), 1771-1781.