

## ¿CÓMO RESPONDE LA ESPECIE LEÑOSA *Vaccinium Meridionale* A LA TEMPERATURA EN SU LÍMITE ALTITUDINAL DE DISTRIBUCIÓN EN LOS ANDES TROPICALES?

### HOW DOES THE WOODY SPECIES *Vaccinium meridionale* RESPOND TO TEMPERATURE IN ITS ALTITUDINAL LIMIT OF DISTRIBUTION IN THE TROPICAL ANDES?

*Yolanda Cáceres, Fermín Rada*

*Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Facultad de Ciencias,  
Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.  
E-mail: yolandac@ula.ve, frada@ula.ve*

#### RESUMEN

La ocurrencia del límite arbóreo es un fenómeno global que implica un cambio en la dominancia de formas de vida. La importancia de la temperatura como determinante de este límite ecológico ha sido reconocida, pero hasta ahora las respuestas de las plantas vinculadas a este fenómeno no se han identificado claramente. Aquí analizamos el efecto de las temperaturas extremas sobre la supervivencia del tejido foliar y la asimilación de CO<sub>2</sub> como determinantes del límite superior de distribución de *Vaccinium meridionale*, una especie leñosa característica del límite arbóreo en los Andes tropicales.

El registro mínimo absoluto de temperatura ambiental fue de -2,8 °C, mientras que la temperatura de daño foliar fue de -10,5+0,7 °C. La asimilación de CO<sub>2</sub> promedio (6,0+0,5 μmol•m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) fue invariable entre épocas, siendo comparable a la de otras especies leñosas de la alta montaña tropical. Tanto la temperatura óptima para la fotosíntesis (15,7+1,8°C) como el rango en el que ocurre el 80% de la asimilación de CO<sub>2</sub> (9,3+1,6-22,2+1,9°C) son similares al régimen de temperaturas ambientales diurnas. Nuestros resultados demuestran que las temperaturas extremas no limitan el desempeño fisiológico de *V. meridionale* a nivel de supervivencia del tejido foliar e intercambio de gases en su límite altitudinal actual.

**Palabras clave:** Andes tropicales, asimilación de CO<sub>2</sub>, daño por congelamiento, distribución altitudinal, límite arbóreo

#### ABSTRACT

Treeline occurrence is a global phenomenon that represents an abrupt transition in life-form dominance. The importance of temperature in setting altitudinal positions of this ecological limit has been widely recognized, but to the date the exact plant responses associated to this phenomenon have not been clearly identified. Here, we analyzed extreme temperature effects on leaf tissue survival and CO<sub>2</sub> assimilation as determinant factors in setting the upper altitudinal limit of distribution in *V. meridionale*, a typical woody species of the Andean tropical treeline.

Minimum air temperature recorded during the dry season was -2,8 °C while injury temperature in leaves occurred at -10,5+0,7 °C. Mean CO<sub>2</sub> assimilation rates (6,0+0,5 μmolm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>) were invariable between seasons, comparable to those measured for other tropical high mountain woody species. Optimum temperature for photosynthesis (15,7+1,8 °C) and 80% temperature range for CO<sub>2</sub> assimilation (9,3+1,6 - 22,2+1,9 °C) were similar to the daily environmental temperature regime. Our results show that extreme temperatures are not limiting the physiological performance of *V. meridionale* in terms of leaf tissue survival and gas exchange under natural conditions at its present altitudinal limit.

**Key words:** altitudinal distribution, Treeline, CO<sub>2</sub> assimilation, freezing injury, Tropical Andes

## INTRODUCCIÓN

La ocurrencia del límite de crecimiento arbóreo es un fenómeno de suma importancia a nivel global que plantea grandes interrogantes, porque donde quiera que se presente determina un cambio evidente en la dominancia de formas de vida (Körner 1999). Por décadas, diversos autores se han preguntado: ¿Qué variables ambientales determinan la existencia y dinámica de dicho límite? O más puntualmente: ¿Qué limitaciones funcionales inherentes a la arquitectura arbórea les impide a las especies conquistar espacios a mayores elevaciones? Hasta ahora, formular una respuesta concreta a éstas preguntas resulta difícil ya que el límite arbóreo es un fenómeno escalam-dependiente, que muestra importantes variaciones por el efecto conjunto de múltiples factores a nivel ambiental y a nivel biótico (Chapin y Shaver 1996; Holtmeier 2009).

La temperatura y sus efectos sobre procesos biológicos relacionados con la determinación del límite arbóreo han sido ampliamente reconocidos como uno de los más importantes. Sin embargo, hasta ahora los mecanismos fisiológicos exactos vinculados a este fenómeno no han sido claramente identificados. La única certeza radica en que el límite observado será el resultado de la interacción entre las presiones ambientales y las tolerancias fisiológicas de los individuos (Cavieres y Piper 2004). En este sentido, diferentes hipótesis sugieren que por encima del límite, la forma de vida arbórea se ve limitada principalmente por restricciones térmicas en el balance de carbono, crecimiento y reproducción. Por otro lado, el daño en estructuras vegetativas debido al congelamiento y la desecación son también limitaciones importantes en entornos de alta montaña caracterizados por la severidad de sus condiciones (Tranquillini 1979; Stevens y Fox 1991; Körner 1998, 1999).

A diferencia de las zonas montañosas templadas donde la adversidad climática es marcadamente estacional y las plantas entran en un estado de latencia durante el invierno, aprovechando el resto del año para formar nuevos tejidos, en zonas de alta montaña tropical los efectos térmicos pueden significar una restricción constante en el balance de carbono de los árboles, debido a que las variaciones diarias son mucho más pronunciadas que las estacionales, con temperaturas bajo cero durante las noches y temperaturas más “favorables” para las actividades metabólicas durante el día.

En estos ambientes de alta montaña tropical el reto mayor consiste en soportar las temperaturas congelantes y al mismo tiempo mantener un crecimiento continuo (o al menos una alta actividad fisiológica) a pesar de las oscilaciones térmicas extremas a las que están sometidas las especies en un periodo de 24 horas.

Diferentes aspectos que nos ayudan a entender la distribución altitudinal de especies leñosas asociadas al límite arbóreo tropical han sido documentados en trabajos previos: Goldstein et al. (1994) presentan información sobre cierto grado de insensibilidad de la fotosíntesis a las temperaturas predominantes en el límite arbóreo, debido a procesos de aclimatación térmica, así como también a la amplitud de la curva de respuesta fotosíntesis-temperatura en especies del límite arbóreo. Por otro lado, los resultados de Cavieres et al. (2000) sugieren que el daño por temperaturas congelantes puede jugar un papel importante en la determinación del límite arbóreo tropical, así como también demuestran el efecto limitante de las bajas temperaturas sobre la capacidad fotoasimiladora de *Libanothamnus neriifolia*, especie característica del límite arbóreo en los Andes venezolanos. *Polylepis sericea* es probablemente la especie más estudiada en este contexto por ser tan exitosa en la conquista de espacios a mayores elevaciones (Rada et al. 1985; Rada et al. 1992; Rada et al. 1996; Rada et al. 2009). Más recientemente, las contribuciones de Bader (2007), Puentes (2010) y Dulhoste (2010) sugieren un efecto conjunto entre las bajas temperaturas y altas radiaciones sobre la maquinaria fotosintética (fotoinhibición) que estaría limitando de manera significativa las tasas de asimilación y consecuentemente el balance de carbono de las leñosas que se establecen en ambientes abiertos por encima del límite.

La investigación sobre límites arbóreos ha sido, y aún es, mayoritariamente de zonas templadas, razón por la cual es prioritario desarrollar estudios sobre los factores determinantes del límite tropical (Körner 1998). A pesar de que para los límites arbóreos tropicales la información disponible es relativamente escasa, sus características estructurales y fisiológicas son importantes para desarrollar explicaciones generales (Young 1993, Goldstein et al. 1994).

El objetivo principal de este trabajo fue estimar la ocurrencia de daño foliar por congelamiento (como una aproximación a los efectos directos de las bajas temperatura sobre la supervivencia

de los tejidos) y estudiar las características del intercambio de gases (como una aproximación a los efectos indirectos de las temperaturas extremas sobre los procesos de asimilación de CO<sub>2</sub>) en una especie leñosa característica del límite arbóreo en los Andes venezolanos. Pretendemos así aportar elementos para determinar si la ocurrencia de daño foliar por congelamiento y/o limitaciones vinculadas al proceso de asimilación de carbono están involucradas en la determinación del límite superior de distribución de los árboles en los Andes tropicales.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

La localidad de “La Aguada” en el sector noroccidental del parque nacional Sierra Nevada de Mérida-Venezuela fue el lugar donde se llevó a cabo la presente investigación.

En esta zona el límite de bosque paramero continuo se encuentra aproximadamente a los 3.300 m de altitud (Bader *et al.* 2007), por encima del cual ocurre una amplia franja ecotonal que comienza de forma ascendente con el límite superior de bosque cerrado, luego una zona donde se observan lenguas y/o islas de bosque dentro de páramo con individuos de menor tamaño, y posteriormente una zona donde solo crecen individuos aislados en la matriz del páramo andino (pajonal-rosetal). Ramírez *et al.* (2009) ofrecen una descripción detallada de las especies dominantes en toda la extensión del ecotono. La especie *V. meridionale* puede encontrarse en bordes de bosque, islas de bosque y como individuos aislados en el páramo. La temperatura media anual es de 7,1 °C. La alta entrada de radiación diurna, principalmente durante las horas de la mañana hasta medio día, contribuye a las grandes fluctuaciones diarias de temperaturas. Además, la ocurrencia de heladas nocturnas tiende a ser más común durante la época seca (Azócar y Monasterio 1979; Sarmiento 1986). La precipitación promedio anual alcanza los 1.811 mm. Aunque el sitio de estudio es considerado como una de las zonas más húmedas de los Andes, presenta un régimen pluviométrico anual de tipo bimodal con un período seco de 4 meses. Así, entre diciembre y marzo la precipitación puede llegar a variar entre 17-55 mm (Monasterio y Reyes 1980).

### Especie estudiada



**Figura 1.** Individuos de *V. meridionale* en el límite superior de la zona transicional entre bosque paramero y páramo, creciendo a 3420 m de elevación. Localidad “La Aguda” Estado Mérida, Andes de Venezuela. Foto: Fermín Rada.

*Vaccinium meridionale* S.W. (Ericaceae) es descrita como un arbusto siempre verde. Sin embargo, Ligarreto *et al.* (2011) reportan que en bosques altiandinos uno de los rasgos fenotípicos de mayor variabilidad en esta especie es la altura de los individuos, encontrando plantas de más de 2,5 m. En nuestro caso, se trabajó con individuos adultos entre 2-3 m de altura (figura 1), en una población establecida en páramo abierto, creciendo en su límite altitudinal superior de distribución (3.420 m). Esta especie domina en suelos franco-arenosos, bien drenados, con pH ácido, sitios con exposición solar total o parcial y humedad moderada (Vallejo 2000). Su distribución geográfica abarca las zonas andinas de Sur América, siendo especialmente abundante en la zona norte de los Andes, desde el norte de Ecuador hasta Venezuela, donde su

rango de distribución altitudinal va desde 2.000 m hasta 3.500 m de altitud (Briceño y Morillo 2002). En descripciones florísticas detalladas de los Andes tropicales (Young 1993; Yáñez 1998; Berg y Suchi 2001; Ramírez *et al.* 2009), la especie *Vaccinium meridionale* figura siempre como una de las más características en la parte superior de la zona de transición entre la selva nublada montana alta y el páramo.

Este género se destaca por su amplitud ecológica; cuenta con más de 450 especies que se ubican en vastas áreas de distribución que van desde zonas montañosas árticas y de mediana latitud hasta áreas tropicales de África, Asia, Centro y Sur América (Cane *et al.* 1985; Timoshik 2000). Las especies del género *Vaccinium* componen el grupo de plantas clonales (Albert *et al.* 2005) que pueden propagarse tanto sexual como vegetativamente, con progenitores establecidos rápidamente a través de rizomas o estolones (Wilbur y Luteyn 2008).

### Microclima

La caracterización de variables microambientales fue realizada tanto en época seca como en época húmeda. Se dispuso de 3 sensores para cada variable medida: humedad relativa del aire (HR) (1m) y temperaturas a nivel del suelo (0 m) y aire (1 m). Los registradores automáticos de datos (HOBO Onset Computer Corp.) fueron programados para tomar datos cada 5 minutos, desde el 17 de Enero hasta el 28 de agosto de 2007. Estos fueron colocados en los interespacios abiertos de la vegetación, fuera de la copa de los arbustos, protegidos de la radiación directa en pequeñas casillas de plástico que permiten la libre circulación del aire. Los períodos considerados para calcular los promedios microclimáticos

estacionales fueron desde enero a marzo (época seca) y desde abril hasta agosto (época húmeda).

### Temperatura de daño foliar

En campo se colectaron 2 ramas (ca. 30 cm) de 3 individuos diferentes que fueron colocadas en bolsas selladas y transportadas al laboratorio. Allí, este material fue rehidratado durante un período de 12 horas en la oscuridad a baja temperatura, con el fin de saturarlas completamente.

Luego, se determinó la ocurrencia de daño midiendo la liberación de electrolitos provenientes del tejido foliar (metodología conocida como lavado iónico, o de conductividad eléctrica) (Linden 2002). Se seleccionaron hojas maduras recientemente expandidas y de área similar. Cada una se colocó de forma inmediata en un tubo de ensayo hermético, cuyo tapón estaba provisto de termopares (cobre-constantan) conectados a una tarjeta de adquisición de datos (modelo PA-7018 ICP.CON), permitiendo el registro constante de la temperatura foliar. Estos tubos de ensayo fueron colocados en un baño refrigerado (Modelo Grant, Cambridge, Reino Unido) en una solución de etanol-agua en una proporción 2 a 1. Se colocaron 21 muestras para obtener 3 réplicas por cada temperatura durante el proceso de enfriamiento: 5, 0, -5, -10, -15, -20, -25°C. Cuando el baño alcanzaba la temperatura deseada, se extraían dichos tubos de ensayo. La tasa de enfriamiento fue de ca. 8°C/h.

Luego de que las muestras alcanzaron nuevamente la temperatura ambiente, se colocaron en pequeños envases con agua desionizada, en la oscuridad, a una temperatura de 4°C. Después de 48 horas se midió la conductividad eléctrica de cada solución (conductividad inicial) en micro Siemens por centímetro ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ ), con la ayuda de un

**Tabla 1.** Temperatura de daño foliar (TDF), temperatura del aire a 0 y 1 m y frecuencia de heladas obtenidas para la temporada seca y húmeda. Promedio + error estándar (valor mínimo absoluto).

Época	TDF (°C)	T <sub>min</sub> (0m) (°C)	T <sub>min</sub> (1m) (°C)	T<0(0m) (N°días)	T<0(1m) (N°días)
Seca	-10,5±0,7	1,24±0,09 (-2,88)	3,72±0,03 (-0,35)	17	2
Húmeda	-9,7±0,1	4,70±0,02 (0,84)	5,52±0,02 (2,52)	0	0

conductímetro marca Extech (EC500 Waterproof ExStik Conductivity /TDS/Salinity Meter).

Posteriormente, todas las muestras se sumergieron en nitrógeno líquido con la finalidad de producir la lisis total de los tejidos y nuevamente se llevaron a la nevera por un tiempo entre 24 a 48 horas para luego medir la conductividad eléctrica final. Para el cálculo de la temperatura de daño se aplicó la siguiente fórmula:

$$\text{Liberación relativa de electrolitos} = \frac{\text{conductividad inicial}}{\text{conductividad final}} \times 100$$

Se consideró como temperatura de daño aquella en la que ocurrió una liberación relativa de electrolitos igual al 50%.

### Potencial hídrico foliar

Se realizaron determinaciones del potencial hídrico foliar en ramas (n=3) de diferentes individuos, durante dos días típicos de cada época. Cada día, solo se realizaron mediciones en horas cercanas al mediodía (11:30am) para estimar valores mínimos. Para ello, se empleó una cámara de presión (PMS mod 600, Corwallis, Oregon, USA).

### Relación asimilación de CO<sub>2</sub> (A) –densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF)

Las medidas de intercambio de gases (Conductancia estomática (Gs), Transpiración (E) y Asimilación de CO<sub>2</sub> (A)) fueron llevadas a cabo tanto en época seca como en húmeda, durante días despejados (entre las 9:00 - 11:00 am), seleccionando hojas maduras recientemente expandidas en 3 individuos adultos de tamaño similar (entre 2-3 m). De estas 3 series fueron obtenidos los valores promedio para cada una de las variables cuantificadas en cada época (Tablas 2-3).

Un sistema portátil compuesto por una cámara foliar, una unidad de suministro de aire y un analizador de gases infrarrojo operando en modo abierto, fue utilizado para la caracterización del intercambio de gases en campo (LCA-4System, The Analytical Development Co. Ltd., Hoddesdon, Reino Unido). Rotando levemente la cámara se consiguió modificar el grado de exposición de cada hoja a la luz para obtener los puntos a altas radiaciones. Para intensidades de radiación menores se colocaron filtros de malla neutral sobre la cámara foliar que progresivamente disminuían la cantidad de luz hasta interceptarla totalmente.

### Relación A - temperatura foliar

En campo, varias ramas de 3 individuos fueron cortadas bajo agua y llevadas inmediatamente al laboratorio. Una vez allí, las curvas A – temperatura foliar se comenzaron de forma inmediata (terminando todas las mediciones en un periodo no mayor a 24h), utilizando un sistema de intercambio de gases con un analizador de gases infrarrojo (LCA-2) y una cámara plexiglás (0.14 m<sup>3</sup>) como se describe en Rada *et al.* (1992). La cámara estaba equipada con 3 termopares de cobre-constantan conectados a un registrador para obtener la temperatura foliar y del aire. Un sensor de radiación fue también ajustado a la cámara para las medidas de luz. Una fuente de luz (1000 μmolm<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) fue colocada sobre la cámara. Un baño refrigerado conectado por mangueras a un radiador se utilizó para regular la temperatura del aire y consecuentemente la temperatura foliar dentro de la cámara. Las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> fueron medidas por los cambios en la concentración de CO<sub>2</sub> en la cámara. Estas mediciones fueron hechas a intervalos de 1 min por 5 min en cada temperatura escogida (aproximadamente a intervalos de 3°C en los extremos altos y bajos, y a intervalos de 1-2°C a temperaturas cercanas al óptimo). Las muestras fueron dejadas entre 10-15 min a cada temperatura. La asimilación de CO<sub>2</sub> neta (A, μmolm<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) fue calculada de acuerdo a la fórmula:

$$A = V \times \frac{\Delta CO_2}{L} \times \Delta T \text{ tiempo}$$

Donde V es el volumen de la cámara (m<sup>3</sup>), L el área foliar (m<sup>2</sup>), ΔCO<sub>2</sub> los cambios en las concentraciones de CO<sub>2</sub> (μmolm<sup>-3</sup>) por tiempo (s) (Field *et al.* 1989).

La relación entre temperatura foliar y A fue obtenida ajustando los datos obtenidos a una función polinomial de segundo orden. La temperatura óptima para la fotosíntesis se calculó a través de la primera derivada de la curva polinomial.

### Análisis estadístico

Los datos ecofisiológicos fueron analizados con estadística no paramétrica, dado que los datos no se distribuyen de manera normal. Se aplicó el test de Mann-Whitney de comparación entre dos grupos independientes para evaluar si existían diferencias entre épocas. En el caso de los datos microclimáticos, las diferencias estacionales se evaluaron aplicando pruebas T de Student.

### RESULTADOS

**Tabla 2.** Potencial hídrico foliar ( $\psi_L$ ), conductancia estomática (Gs), tasa de transpiración (E), asimilación de  $\text{CO}_2$  (A), eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/Gs) y relación  $\text{CO}_2$  intracelular y ambiental determinados durante la época seca y húmeda. Promedio + error estándar (valor mínimo absoluto). \*indica diferencias significativas entre temporadas en  $p < 0,05$ .

Época	$\psi_L$ (MPa)	Gs ( $\text{mmolm}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	E ( $\text{mmolm}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	A ( $\mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	A/Gs	$C_i/C_a$
Seca	-1,1 $\pm$ 0,05 (-1,3)	110 $\pm$ 15,1*	1,9 $\pm$ 0,4*	6,0 $\pm$ 0,5	10,8 $\pm$ 4,6*	0,6 $\pm$ 0,06
Húmeda	-1,2 $\pm$ 0,04 (-1,3)	169,5 $\pm$ 12,6	4,5 $\pm$ 0,2	6,0 $\pm$ 0,1	4,8 $\pm$ 0,4	0,7 $\pm$ 0,02

En la caracterización microclimática realizada se observó que la temperatura ambiental está claramente acoplada con la estacionalidad hídrica. El valor mínimo absoluto registrado en época seca es casi 2 °C menor que en la húmeda; quedando la ocurrencia de heladas (N° de días con temperaturas menores a 0 °C) restringida exclusivamente a la época seca. Al mismo tiempo, se evidenció una importante diferenciación térmica entre el aire y el suelo. En este último fue donde tuvieron lugar los registros más extremos, posiblemente como resultado de las intensas pérdidas de calor por convección a lo largo de los ciclos diarios en el páramo (Azócar y Rada 2006) (Tabla 1).

Por otro lado, la temperatura de daño foliar determinada para *V. meridionale* fue de -10,5 $\pm$ 0,7 °C, valor que no varió significativamente entre épocas y que está muy por debajo de las temperaturas mínimas absolutas registradas a 0 y 1 m del suelo.

La humedad relativa promedio del aire fue significativamente menor durante la época seca (53,6 $\pm$ 2,5 %) que con respecto a la húmeda (80,7 $\pm$ 1,2 %). En consecuencia, se observó por parte de la especie un mayor control estomático y una mayor eficiencia en el uso del agua, reduciéndose así las tasas de transpiración. Al tiempo que la difusión del  $\text{CO}_2$  desde el ambiente hacia la hoja, la asimilación de  $\text{CO}_2$ , y el potencial hídrico foliar mínimo se mantuvieron invariables entre las épocas (Tabla 2).

Las curvas de saturación de luz (Figura 2) no presentan diferencias significativas entre épocas a nivel de eficiencia cuántica, tasas de respiración y asimilación máxima.

La relación asimilación de  $\text{CO}_2$  – Temperatura

foliar (Figura 3) reveló un valor óptimo de temperatura para la fotosíntesis de 15,7 $\pm$ 1,8 °C, disminuyendo la asimilación gradualmente por encima y por debajo de éste valor. Los puntos de compensación máximo y mínimo fueron de 30,2 $\pm$ 2,3 y 1,3 $\pm$ 1,3 °C respectivamente. Es importante mencionar que en nuestros resultados, los valores de asimilación se expresan en términos relativos dado que los valores netos calculados fueron muy bajos (1-2  $\mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en comparación a las tasas de asimilación medidas en campo (5-7  $\mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Esta depresión en los valores probablemente se debió a cierres estomáticos inducidos por corte de las ramas en campo y por el posterior transporte hacia el laboratorio.

Si se compara el régimen térmico entre las 9 a.m. y las 4 p.m. (a 0 m y 1 m) con los rangos de tolerancia térmica obtenidos mediante la relación A-temperatura foliar, se puede apreciar en la tabla 3 que las temperaturas promedio diurnas se encuentran muy cercanas al óptimo fotosintético de la especie (15,7 $\pm$ 1,8 °C) y dentro del rango térmico donde ocurre el 80% de asimilación (entre 9,3 $\pm$ 1,6 y 22,2 $\pm$ 1,9 °C). Es interesante notar que las máximas y mínimas absolutas de temperatura ambiental diurna parecen ser los valores más críticos en términos de actividad fotosintética pues se encuentran o muy cercanos a los puntos de compensación (1 m) o incluso fuera de los mismos (0 m). Las diferencias de los regímenes térmicos entre micrositos y entre épocas fueron significativas excepto para la temperatura promedio entre 0 y 1 m durante la época seca.

## DISCUSIÓN

## ¿CÓMO RESPONDE *Vaccinium meridionale* A LA TEMPERATURA?

**Tabla 3.** Comparación de los óptimos de temperatura, mínimos y máximos medidos en el laboratorio, con respecto a las temperaturas ambientales diurnas (entre 9 am y 4 pm) registradas en ambas épocas a 0m y a 1m del suelo. Punto de compensación máximo (Ta), punto de compensación mínimo (Tb), temperatura óptima (Top.) y rango térmico en el que ocurre el 80% de asimilación de CO<sub>2</sub> (T80%). \*Indica diferencias significativas entre micrositios y letras entre temporadas.

T Laboratorio (°C)			T Ambiental diurnas (°C)			
			Seca		Húmeda	
			0m	1m	0m	1m
Ta	30,2±2,3	(Max.)	22,4±0,9 <sup>a*</sup>	17,7±0,5 <sup>a</sup>	15,7±0,2 <sup>b*</sup>	16,4±0,2 <sup>b</sup>
Tb	1,3±1,3	(Min.)	5,5±0,3 <sup>a*</sup>	8,5±0,4 <sup>a</sup>	8,9±0,1 <sup>b*</sup>	9,8±0,1 <sup>b</sup>
Top	15,7±1,8	(Prom.)	14,6±0,5 <sup>a</sup>	14,1±0,5 <sup>a</sup>	11,8±0,1 <sup>b*</sup>	12,6±0,2 <sup>b</sup>
T80%	9,3±1,6 - 22,2±1,9					

La temperatura de daño estimada sugiere que en el sitio de estudio las temperaturas extremas nocturnas no están afectando la sobrevivencia del tejido foliar en la especie *V. meridionale*; y por lo tanto no constituyen una limitante para su distribución altitudinal. El límite de bosque continuo en los Andes venezolanos coincide precisamente con la altitud a la que comienzan a ocurrir las heladas (Monasterio y Reyes 1980). Sin embargo, temperaturas ambientales que superen los -10 °C posiblemente no ocurren nunca a ese nivel del gradiente altitudinal. En la localidad de La Aguada, durante los años 2007-2008 se registraron temperaturas mínimas absolutas del aire de -3,4 °C (1,5 m) (Dulhoste 2010). Valores mínimos absolutos con una magnitud de -10°C solo han sido reportados para sitios por encima de 4.200 m en el piso Altiandino de los Andes Venezolanos (Pérez 1984, 1995).

Por otro lado, el daño en el tejido fotosintético de esta especie ocurre a temperaturas similares a las reportadas por diferentes autores (Squeo *et al.* 1991; Squeo *et al.* 1996; Melcher *et al.* 2000; Puentes 2010; Dulhoste 2010) para especies de árboles y arbustos de alta montaña tropical creciendo en los dominios de este ecotono: *Podocarpus oleifolius* (-9,2 °C), *Polylepis sericea* (-8,0 °C), *Gaultheria strigosa* (-11,9 °C), *Hypericum laricifolium* (-10,9 °C), *Diplostegium venezuelense* (-12,2 °C), *Metrosideros polymorpha* (-8,3 °C), *Tetraglochin alatun* (-11,1 °C), *Libanothamnus lucidus* (-11,3 °C), entre otras.

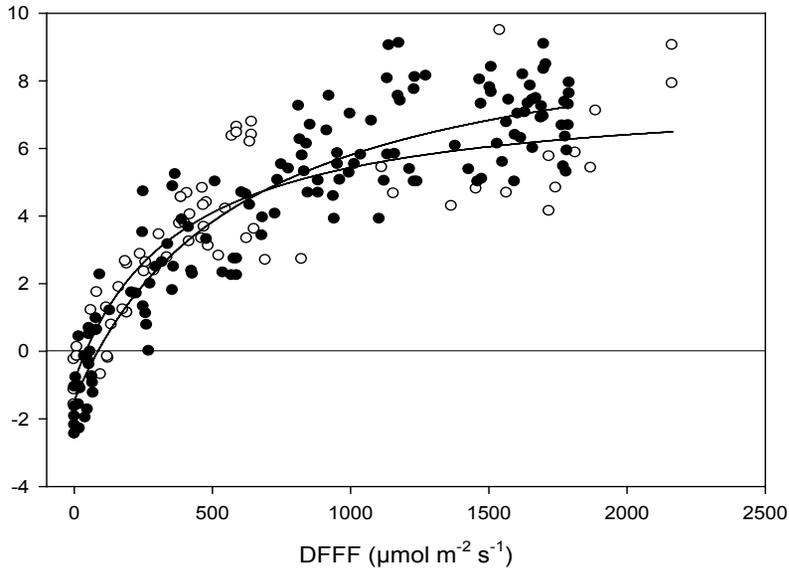
Para varias especies arbóreas se ha reportado

que la temperatura de daño decrece con el incremento de la altitud estando fuertemente acoplada con la temperatura ambiental en el gradiente (Squeo *et al.* 1996; Dulhoste 2010). Partiendo de este hecho, y tomando en cuenta que la tasa adiabática de disminución de la temperatura en los Andes venezolanos es de 0,6 °C por cada 100 m (Sarmiento 1986) pudiéramos especular que incluso por encima de su límite de distribución actual las bajas temperaturas por sí solas no supondrían una restricción determinante para la supervivencia de los tejidos foliares en *V. meridionale*.

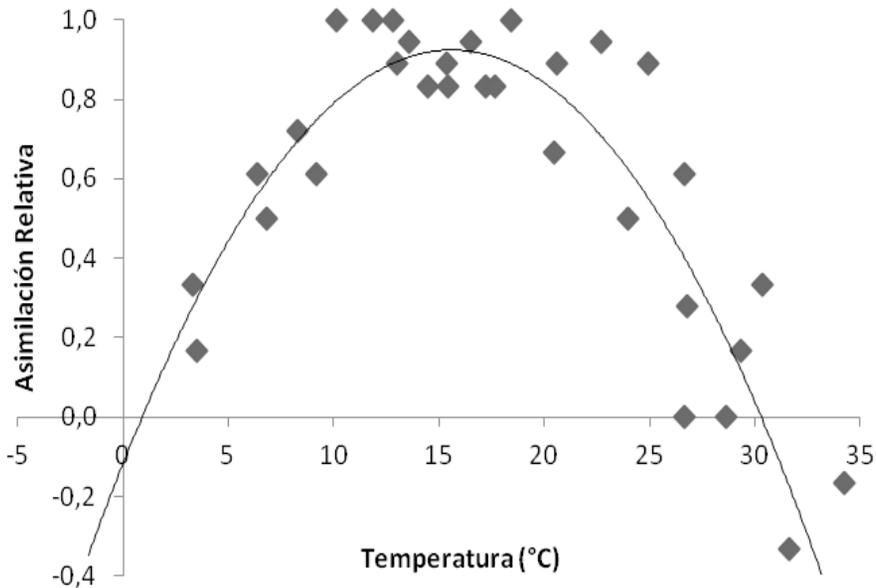
En cuanto a las características del intercambio gaseoso, los resultados de este trabajo muestran que la actividad fotosintética de *V. meridionale* no parece estar limitada por el régimen de temperatura y condiciones hídricas que presenta el área de estudio.

En primer lugar, se observó un ligero efecto de estrés hídrico durante la temporada seca, al que la especie respondió con un ajuste estomático que permitió reducir las pérdidas transpiratorias y mantener potenciales hídricos foliares similares a los exhibidos durante la época húmeda. Por otro lado, en los arbustos de este género las características escleromórficas que ayudan a disminuir de manera importante las pérdidas de agua ya han sido descritas (e.g. cutícula gruesa a nivel de hoja y fruto, desarrollo de endodermis en ramas, hojas pequeñas, de color verde claro y dispuestas de forma paralela a los rayos solares) (Odell *et al.* 1989).

En segundo lugar, se observaron tasas de



**Figura 2.** Curvas de saturación de luz, generadas en campo durante la temporada seca (○) [ $Y=10,13*(-85,51+x)/(-85,51+681,16+x)$ ;  $R^2=0,93$ ;  $p<0.0001$ ] y temporada húmeda (●) [ $Y=7,74*(-41,83+x)/(-41,83+406,84+x)$ ;  $R^2=0,87$ ;  $p<0.0001$ ].



**Figura 3.** Curva Asimilación de  $CO_2$  - Temperatura foliar para *V. meridionale*, [ $y = -0,0043x^2 + 0,1333x - 0,115$ ;  $R^2 = 0,8013$ ].

asimilación de CO<sub>2</sub> promedios de 6  $\mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$  y máximas cercanas a 7  $\mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ , invariables entre épocas a pesar del ajuste estomático mencionado. Así mismo, estos valores son comparables a los estimados para plantas de alta montaña tropical en general (Rada *et al.* 1992, Azocar y Rada 2006) y para especies arbóreas del límite superior de bosque tropical: *Libanothamnus nerifolia* (6,6  $\mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Cavieres *et al.* 2000); *Heliocarpus americanus* (7,1  $\mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), *Tetrorchidium rubrivenium* (5,9  $\mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Añez 1987); *Guettarda steyermarkii* (6,2  $\mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), *Clusia multiflora* (6,6  $\mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), *Miconia resimoides* (6,7  $\mu\text{molm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Rada *et al.* 2009).

La respuesta fotosintética al factor temperatura es también similar a la encontrada por Rada *et al.* (1996); Cavieres *et al.* (2000) y Dulhoste (2010) para otras especies leñosas del límite arbóreo en los Andes venezolanos, estando la temperatura óptima muy cercana a la temperatura promedio del aire durante el día. Esta última se mantuvo indiferentemente de la época, dentro del rango térmico en el que se lleva a cabo el 80% de asimilación. Sin embargo, las temperaturas máximas y mínimas promedios durante el día están muy cercanas a los límites de dicho rango. Los micrositos asociados al suelo durante la época seca pudieran calificarse como los menos favorables en este sentido.

Es interesante mencionar que a nivel del aire (1 m), hubo valores mínimos y máximos absolutos de temperatura que se ubicaron fuera del rango del 80% de asimilación de la especie, pero solo un 4% del total de nuestros registros (N=3235) estuvo por debajo o por encima del punto de compensación mínimo y máximo, en contraste con el 17% calculado para los registros a nivel de suelo, confirmándose nuevamente que las condiciones a nivel de suelo tienden a ser más severas. Esto podría tener interesantes implicaciones sobre la germinación y el establecimiento de las plántulas. En resumen, nuestro estudio demuestra que los efectos de las temperaturas extremas no están limitando el desempeño fisiológico de *V. meridionale* a nivel de supervivencia del tejido foliar y de intercambio de gases bajo las condiciones naturales de su límite superior de distribución actual de los ejemplares adultos.

*V. meridionale* es una especie que presenta poblaciones bien establecidas de manera espontánea en un amplio rango de variabilidad

ambiental gracias a su plasticidad fenotípica (Ligarreto *et al.* 2011). En este sentido, la alta plasticidad ecológica es un rasgo común para muchas especies tanto en el gradiente latitudinal como altitudinal de éste ecotono en los Andes, lo que explica su importancia dentro de los diversos mosaicos de paisajes que genera el límite arbóreo, en términos de condiciones de hábitat específicos (e.g. exposición total, lugares sombreados, bosques densos, bordes de bosque).

Es claro que no existe un factor único que determine el límite altitudinal de *V. meridionale* y en general de las formas arbóreas. Dependería, más bien, de sus características intrínsecas y de las condiciones particulares en las que se encuentren. Por lo tanto, como perspectivas de investigación a futuro mencionaremos otros aspectos que podrían mejorar nuestra comprensión sobre los mecanismos condicionantes de la distribución altitudinal de esta especie al tiempo que contribuirían a desarrollar generalizaciones sobre el límite arbóreo tropical:

-Dado que los procesos de crecimiento tienden a ser más sensibles a la temperatura que la fotosíntesis (Grace *et al.* 2002), se ha sugerido que la formación de células y tejidos podría estar limitada por el descenso altitudinal de las temperaturas; lo que implicaría un umbral de bajas temperaturas para las especies como sumidero (actividades de crecimiento).

-Los estudios ecofisiológicos de plantas leñosas en la alta montaña tropical se han realizado generalmente en individuos adultos (Squeo *et al.* 1991; Goldstein *et al.* 1994; Cavieres *et al.* 2000; Rada *et al.* 2001) aun cuando los procesos biofísicos determinantes de la germinación y el establecimiento (e.g. preferencia de micrositos, interacciones bióticas intra e interespecíficas, tolerancia fisiológica) hacen de éstas fases, las más críticas para la ocurrencia y la dinámica del límite (Germino y Smith 2002; Smith *et al.* 2003; Puentes 2010).

-En *V. meridionale* el crecimiento vegetativo se considera como la principal estrategia de propagación en hábitats naturales (Ávila Díaz-Granados *et al.* 2009) lo que pudo confirmarse en campo, pues la gran mayoría de los individuos  $\leq 30$  cm de altura presentes en la población bajo estudio eran rebrotes. Es necesario entonces evaluar la relevancia de la reproducción vegetativa en árboles del límite como una estrategia para sobrevivir largos periodos cuando el reclutamiento es limitado,

asegurando al menos ocupación persistente del espacio bajo condiciones desfavorables (Young y León 2006; Bond y Midgley 2001).

-Por último, la gran mayoría de ericáceas presentan una infección micorrícica “ericóide”, siendo dos los roles fundamentales asociados a la micorriza: acondicionamiento del entorno edáfico y adquisición de nutrientes esenciales principalmente nitrogenados y compuestos fosfáticos (Jacquemart 1997). Para *V. meridionale*, y en general para las ericáceas de la zona transicional del límite arbóreo, esta información es muy limitada. Algunos autores aseguran que la efectividad de la micorrización disminuye con la altitud a consecuencia de las bajas temperaturas presentes y depende también de las condiciones edáficas locales (Stevens y Fox 1991, Haselwandter 2007).

## AGRADECIMIENTOS

Los autores quisiéramos agradecer a: Williams Dugarte y Raphael Dulhoste por su importante colaboración en el trabajo de campo y laboratorio. A los profesores: Luis D. Llambí, Carlos García, y Benito Briceño por sus acertadas contribuciones que mejoraron en gran medida la interpretación de los resultados y la elaboración del manuscrito original. Este trabajo fue llevado a cabo dentro del marco del Proyecto LEAF: “From landscape to ecosystem: across-scales functioning in changing environments”, financiado por el Interamerican Institute for Global Change Research (CRN2-005), agradecemos también al apoyo financiero aportado por el CDCHTA-ULA (proyecto C-1507-07-01-F) y al Sistema Teleférico de Mérida por los servicios de transporte prestados, imprescindibles para realizar este estudio.

## LITERATURA CITADA

ALBERT, T., O. RASPE y A. JAQUEMART. 2005. Diversity and spatial structure of clones in *Vaccinium oliginosum* populations. *Canadian Journal of Botany* 83: 211-218.

AÑEZ, M. 1987. Relaciones Hídricas y Nutricionales en especies arbóreas de un bosque nublado a lo largo de un gradiente sucesional. Tesis de Maestría. IVIC. Caracas – Venezuela.

ÁVILA DÍAZ-GRANADOS, R., O. OROZCO, G. LIGARRETO, S. MATNISKIY y A. RODRÍGUEZ. 2009. Influence of mycorrhizal fungi in the rooting of stem and stolon cuttings

of the Colombian blueberry (*Vaccinium meridionale* Swartz.) *International Journal of Fruit Science* 9:372-384.

- AZÓCAR, A. y M. MONASTERIO. 1979. Variabilidad ambiental del páramo de Mucubají. En: M.L. Salgado-Labouriau (ed): *El medio ambiente Páramo*. pp. 149-159. Ediciones CIETIVIC/MAB-UNESCO. Caracas - Venezuela.
- AZÓCAR, A. y F. RADA. 2006. *Ecofisiología de plantas de Páramo*. Instituto de Ciencias ambientales y Ecológicas (ICAE) Universidad de Los Andes. Mérida - Venezuela.
- BADER, M. 2007. Tropical alpine treelines; how ecological processes control vegetation patterning and dynamics. PhD Thesis, Wageningen University. Wageningen - The Netherlands.
- BADER, M., Y. GELOOF y Y. RIETKERK. 2007. High solar radiation hinders tree regeneration above the alpine treeline in northern Ecuador. *Plant Ecology* 191: 33-45.
- BERG, A. y S. SUCHI. 2001. La Vegetación de los Páramos La Aguada, La Fría y Espejo en los Andes Venezolanos. *Plantula* 3 (1): 47-64.
- BOND, W. y J. MIDGLEY. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution* 16 (1): 45-51.
- BRICEÑO, B. y G. MORILLO. 2002. Catálogo abreviado de las plantas con flores de los páramos de Venezuela. Parte I. Dicotiledóneas (Magnoliopsida). *Acta Botanica Venezuelica* 25 (1): 1-46.
- CANE, J., G. EICKWORT, F. WESLEY y J. SPIELHOLZ. 1985. Pollination Ecology of *Vaccinium stamineum* (Ericaceae: Vaccinioideae). *American Journal of Botany* 72 (1): 135-142.
- CAVIERES, L., F. RADA, A. AZÓCAR, C. GARCÍA-NUÑEZ Y H. CABRERA. 2000. Gas exchange and low temperature resistance in two tropical high mountain tree species from the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica* 21(3): 203-211.
- CAVIERES, L. y F. PIPER. 2004. Determinantes ecofisiológicos del límite altitudinal de los árboles. En: Cabrera HM. (Ed) *Fisiología Ecológica en Plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*. EUV, Valparaíso (Chile) pp. 221 – 234.
- CHAPIN, F. y G. SHAVER. 1996. Physiological and growth responses of Arctic plants to a field experiment simulating climatic change. *Ecology*

- 77 (3): 822-840.
- DULHOSTE, R. 2010. Respuestas ecofisiológicas de plantas del límite arbóreo (Selva nublada-paramo) al estrés térmico, hídrico, y lumínico en los Andes venezolanos. Tesis de Doctoral. Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas. Departamento de Biología. Universidad de los Andes. Mérida. Venezuela.
- FIELD, C., J. BALL, y J. BERRY. 1989. Photosynthesis: principles and field techniques. En: Piercy R, Ehleringer J., Money H y Rundel P, (eds.) Plant Physiological Ecology: Field methods and instrumentation. Chapman and Hall, pp 209-253.
- GERMINO, M., W. SMITH y A. RESOR. 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpine treeline ecotone. *Plant Ecology* 162: 157-168.
- GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C., and F. RADA 1994. Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. En: Rundel PW, Smith AP, Meinzer FC (eds) *Tropical alpine environments: plant form and function*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 129 – 149.
- GRACE, J., F. BERNINIGER y L. NAGY. 2002. Impacts of Climate Change on the Tree Line. *Annals of Botany* 90: 537-544.
- HASELWANDTER, K. 2007. Mycorrhiza in the alpine timberline ecotone: Nutritional implications. In *Trees at their upper limit. Treeline limitation at the Alpine Timberline*, 5: 57-66 (Eds. G. Wieser y M. Tausz). Dordrecht, Netherlands: Springer.
- HOLTMEIER, F. 2009. Mountain Timberlines. Ecology, Patchiness, and Dynamics. Geneva, Switzerland: Springer Science.
- JACQUEMART, A. 1997. *Vacciniumoxycoccus* L. (*Oxycoccuspalustris* Pers.) and *Vaccinium microcarpum* (Turcz. ex Rupr.) Schmalh. (*Oxycoccus microcarpus* Turcz. ex Rupr.). *The Journal of Ecology* 85 (3): 381-396.
- KÖRNER, C. 1998. A Re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115: 445-459.
- KÖRNER, C. 1999. Alpine Plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer-Verlag. Berlín Heidelberg. p 338.
- LIGARRETO, G., M. PATIÑO y S. MAGNITSKIY. 2011. Phenotypic plasticity of *V. meridionale* (Ericaceae) in wild populations of mountain forests in Colombia. *Revista de Biología Tropical* 59 (2): 569-583.
- LINDÉN, L. 2002. Measuring cold hardiness in woody plants. University of Helsinki, Department of Applied Biology, Publication No. 10. Helsinki 57 p.+ apéndices.
- MELCHER, P., S. CORDELL, T. JONES, F. SCOWCROFT, W. NIEMCZURA, T. GIAMBELLUCA y G. GOLDSTEIN. 2000. Supercooling capacity increases from sea level to treeline in the Hawaiian tree species *Metrosideros polymorpha*. *International Journal of Plant Science* 161: 369-379.
- MONASTERIO, M. y S. REYES. 1980. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. En: Monasterio M. (ed.) *Estudios ecológicos de los páramos andinos*. Pp 93-158. Ediciones de la ULA. Venezuela.
- ODELL, A., S. VANDER KLOET y E. NEWELL. 1989. Stem anatomy of *Vaccinium* section *Cyanococcus* and related taxa. *Canadian Journal of Botany* 67: 2328-2334.
- PEREZ, F. 1984. Striated soil in an Andean páramo of Venezuela: its origin and orientation. *Artic, Antarctic and Alpine Research* 16: 277-289.
- PÉREZ, F. 1995. Plant-induced spatial patterns of surface soil properties near caulescent Andean rosettes. *Geoderma* 68: 101-121.
- PUNTES, J. 2010. Patrones y mecanismos de establecimiento de dos especies leñosas en la transición entre el bosque paramero y el páramo en los andes tropicales. Postgrado en Ecología Tropical-ICAE, Mérida, Venezuela. Universidad de Los Andes 138 p.
- RADA, F., G. GOLDSTEIN, A. AZÓCAR y F. MEINZER. 1985. Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany* 36 (167): 989-1000.
- RADA, F., J. GONZÁLEZ, A. AZÓCAR, B. BRICEÑO y R. JAIMEZ. 1992. Net photosynthesis-leaf temperature relations in plant species with different height along an altitudinal gradient. *Acta Oecologica* 13 (5): 535-542.
- RADA, F., A. AZÓCAR, J. GONZÁLEZ, B. BRICEÑO y C. GARCÍA-NÚÑEZ. 1996. Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical tree-line species. *Trees* 10: 218-222.
- RADA, F., C. GARCÍA-NÚÑEZ, C. BOERO, M. GALLARDO, M. HILAL, J. GONZÁLEZ, F. PRADO, M. LIBERMAN-CRUZ M. y A.

- AZÓCAR. 2001. Low-temperature resistance in *Polylepis tarapacana*, a tree growing at the highest altitudes in the world. *Plant, Cell and Environment* 24 (3): 377-381.
- RADA, F., C. GARCÍA-NÚÑEZ y S. RANGEL. 2009. Low temperature resistance in saplings and ramets of *Polylepis sericea* in the Venezuelan Andes. *Acta Oecologica* 35 (5): 610-613.
- RAMÍREZ, L., L. LLAMBÍ, T. SCHWARZKOPF, E. GÁMEZ y N. MÁRQUEZ. 2009. Vegetation structure along the forest-páramo transition belt in the Sierra Nevada de Mérida: Implication for understanding treeline dynamics. *Ecotropicos* 22 (2): 83-98.
- SARMIENTO, G. 1986. Ecologically crucial features of climate in high tropical mountains. En: Vuilleumier F., Monasterio M. (eds.): *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford, pp. 11-45.
- SMITH, W., J. GERMINO, E. HANCOCK y M. JOHNSON. 2003. Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines. *Tree Physiology* 23: 1101-1112.
- SQUEO, F., F. RADA, A. AZÓCAR y G. GOLDSTEIN. 1991. Freezing tolerance and avoidance in high tropical Andean plants: Is it equally represented in species with a different plant height? *Oecologia* 86: 378-382.
- SQUEO, F., F. RADA, C. GARCÍA, M. PONCE, A. ROJAS y A. AZÓCAR. 1996. Cold resistance mechanisms in high desert Andean plants. *Oecologia* 105 (4): 552-555.
- STEVENS, G. y J. FOX. 1991. The Causes of Treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 177-191.
- TIMOSHIK, E. 2000. The Ecology of Bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) and Cowberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) in Western Siberia. *Russian Journal of Ecology* 37 (1): 11-16.
- TRANQUILLINI, W. 1979. *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. New York, Springer-Verlag.
- VALLEJO, D. 2000. Fomento al mortiño (*Vaccinium meridionale*) como especie promisoría del Parque Regional Arví. Universidad Nacional de Colombia. *Jornadas Agrícolas, Corantioquia*. 110 p.
- WILBUR, R., y J. LUTEYN. 2008. A synopsis of the Mexican and Central American species of *Vaccinium* (Ericaceae). *Botanical Research Institute of Texas* 2: 207-241.
- YÁNEZ, P. 1998. Caracterización Florística de un sector de cambio Páramo-Selva nublada, en el parque Nacional Sierra Nevada, Venezuela. *Revista Forestal de Venezuela* 42 (1): 51-62.
- YOUNG, K. 1993. Woody and scandent plants on the edges of an Andean timberline. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 120:1-18 (doi:10.2307/2996657)
- YOUNG, K. Y B. LEÓN. 2006. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* (doi:10.1098/rstb.2006.1986) published online.

---

Recibido 10 de enero de 2011; revisado 27 de octubre de 2011; aceptado 13 de diciembre 2011