

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Estudio sobre crecimiento radial, intercambio y descomposición foliar de tres especies de
Polylepis (Rosaceae) en dos localidades de los Andes ecuatorianos

Disertación previa a la obtención del título de Licenciada
en Ciencias Biológicas

SISIMAC ALLI DUCHICELA GARRIDO

Quito, 2011

Yo, Katya Romoleroux PhD., Directora de Disertación, **Certifico:** que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas de la candidata Srta. Sisimac Alli Duchicela Garrido ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Firma del Director de la Disertación

Somos dueños de nuestros destinos
y capitanes de nuestras almas

AGRADECIMIENTOS

A la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, en especial a la Dra. Laura Arcos Terán y al Dr. Hugo Navarrete y a la Universidad de Carolina en Praga por el apoyo financiero para la realización de esta tesis.

A la Dra. Katya Romoleroux por la gran oportunidad de trabajar con ella en la realización de esta disertación y en el Herbario QCA. Por la oportunidad de aprender de ella, por su ayuda y dirección consistente en todos los aspectos de esta tesis.

A los Doctores Petr Macek, Petr Sklenar y Jana Macková por proveerme la oportunidad de trabajar en este proyecto, por brindarme toda su confianza, ayuda y apoyo.

Al Sr. Alfredo Gortaire y a su familia por su ayuda, colaboración e interés a lo largo de todo el estudio. A la Comunidad del Inga Alto Monserrat y a la comunidad del Chimborazo por permitirnos el uso de los bosques de *Polylepis*.

Al Dr. Olivier Dangles por su guía en el análisis de los datos, por ayudarme a darle forma a la disertación. Al Ing. Julio Sánchez por toda su guía en la estadística y análisis de los datos. A Lic. Silvia Salgado por toda su ayuda con la literatura de *Polylepis* y sus consejos.

A Susana León-Yáñez Msc. por su colaboración fundamental en las correcciones del escrito del proyecto de disertación.

Un agradecimiento especial a mi increíble familia por siempre creer en mi, por apoyarme incondicionalmente y porque me enorgullece ser parte de algo tan especial.

A Miguel Subía por su ayuda ilimitada e imprescindible a lo largo de todo el proyecto, por todo su cariño y por siempre estar a mi lado aunque sea en el medio del páramo.

Al personal del Herbario QCA: Silvia Andino, Carmen Torres, Patricia Rosero Grace Bazante y Luis Vaca. A mis compañeros del herbario Diego Morales, Fernanda Samaniego, Camila Rodríguez, Tania González y Iaco Barragán.

A todos los asistentes del proyecto Andrea Narváez, Adriana Argoti, Daisy Cárate, Daniel Escobar, Esteban Gortaire y Luis Eduardo López.

A todos mis amigos de la maquila: Andrea Zurita, Sofía Muñoz, Pamela Rivera, Paula Iturralde, Mauricio Vega, Andrés Romero por su ayuda en coser, limpiar y pesar las fundas de descomposición y por su ayuda en la elaboración del mapa.

A todos mis amigos que de una u otra manera me ayudaron en la tesis: Andrea Narváez, Adriana Argoti, Daisy Cárate, Josselyn García, María José Pozo, Andrea Villota, Paola Moscoso, Andrés Iglesias, Gabriela Pozo, Diego Páez, Diego Morales, Luis Camacho, Sebastián Espinoza, Fernanda Latorre, Alejandra Espinoza, María Fernanda Cevallos, Gabriela Castillo, John Torres, Gabriel Proaño, José Antonio Vivanco, Diana Carrera y Gabriela Castillo.

TABLA DE CONTENIDOS

1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	2
3. INTRODUCCIÓN	3
3.1. LOS PÁRAMOS	4
3.1.1. DISTRIBUCIÓN.....	4
3.1.2. CLIMA	5
3.1.3. SUELO	6
3.1.4. IMPORTANCIA	6
3.2. EL GÉNERO <i>POLYLEPIS</i>	7
3.2.1. CLASIFICACIÓN DE GRUPOS EVOLUTIVOS DE <i>POLYLEPIS</i>	8
3.2.2. DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO.....	9
3.2.3. NÚMERO DE ESPECIES	9
3.2.4. DISTRIBUCIÓN DE <i>POLYLEPIS</i>	10
3.2.5. BIOGEOGRAFÍA Y EVOLUCIÓN DE <i>POLYLEPIS</i>	11
3.2.6. ECOFISIOLOGÍA	11
3.2.7. ECOLOGÍA DE <i>POLYLEPIS</i>	12
3.2.8. DINÁMICA DE BOSQUES.....	14
3.2.8.1. Crecimiento radial.....	14
3.2.8.2. Intercambio foliar	15
3.2.8.3. Descomposición.....	16
3.3. JUSTIFICACIÓN	17

3.4. OBJETIVOS.....	18
3.4.1. GENERAL	18
3.4.2. ESPECÍFICOS	18
4. MATERIALES Y MÉTODOS	19
4.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	19
4.1.1. EL PÁRAMO DEL INGA	19
4.1.2. EL PÁRAMO DEL CHIMBORAZO	20
4.1.3. DESCRIPCIÓN DE ESPECIES	20
4.2. METODOLOGÍA	22
4.2.1. PROCEDIMIENTOS EN EL CAMPO.....	22
4.2.1.1. Crecimiento de los árboles.....	22
4.2.1.2. Descomposición- Fundas de Descomposición	24
4.2.1.3. Caracterización del bosque	25
4.2.2. PROCEDIMIENTOS EN EL LABORATORIO	26
4.2.2.1. Descomposición- Fundas de Descomposición	26
4.2.2.2. Descomposición- Cajas Petri.....	26
4.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICO	28
4.3.1. CRECIMIENTO DE LOS ÁRBOLES	28
4.3.2. DESCOMPOSICIÓN.....	30
5. RESULTADOS	32
5.1. CRECIMIENTO DE LOS ÁRBOLES	32
5.2. DESCOMPOSICIÓN- FUNDAS DE DESCOMPOSICIÓN.....	35
5.3. CARACTERIZACIÓN DEL BOSQUE	35
5.4. DESCOMPOSICIÓN- CAJAS PETRI.....	37

6. DISCUSIÓN	38
6.1. FACTORES DE CRECIMIENTO DE LOS ÁRBOLES DE <i>POLYLEPIS</i>	38
6.2. VARIABILIDAD EN LAS TASAS DE CRECIMIENTO DE LOS ÁRBOLES	42
6.3. DESCOMPOSICIÓN	43
7. CONCLUSIONES	46
8. RECOMENDACIONES	47
9. LITERATURA CITADA.....	48
10. FIGURAS	59
11. TABLAS	82
12. ANEXOS.....	86
13. GLOSARIO	102

LISTA DE FIGURAS

Figura 1a. Bosque de <i>Polylepis incana</i> y <i>Polylepis pauta</i> en el páramo del Inga.....	60
Figura 1b. Bosque de <i>Polylepis reticulata</i> en el páramo del Chimborazo	60
Figura 2a. Mapa del área de estudio: mapa del bosque del Inga y ubicación de los árboles estudiados	61
Figura 2b. Mapa del área de estudio: mapa del bosque del Inga y ubicación de los árboles estudiados	61
Figura 3a. Foliolos e inflorescencia de <i>P. pauta</i> : envés de los foliolos	62
Figura 3b. Foliolos e inflorescencia de <i>P. pauta</i> : haz de los foliolos e inflorescencia	62
Figura 4a. Foliolos e inflorescencia de <i>P. reticulata</i> : haz de los foliolos	63
Figura 4b. Foliolos e inflorescencia de <i>P. reticulata</i> : inflorescencia.....	63
Figura 5a. Foliolos e inflorescencia de <i>P. incana</i> : haz de los foliolos con marcas.....	64
Figura 5b. Foliolos e inflorescencia de <i>P. incana</i> : inflorescencia	64
Figura 6a. Dendrómetro metálico instalado en árbol de <i>Polylepis reticulata</i>	65
Figura 6b. Registrador de datos instalados en árbol de <i>Polylepis reticulata</i>	65
Figura 7. Funda de nylon para la descomposición de hojas secas de las especies de <i>Polylepis</i>	66
Figura 8a. Pluviómetros: en el bosque del Inga	67
Figura 8b. Pluviómetros: en el bosque del Chimborazo	67
Figura 9a. Medias de incremento radial a lo largo de un año y medio para las tres especies de <i>Polylepis</i>	68

Figura 9b. Incremento radial acumulativo para las tres especies de <i>Polylepis</i> a lo largo de un año y medio	68
Figura 10. Gráfico de caja y bigote de las medias para el incremento radial de las tres especies de <i>Polylepis</i>	69
Figura 11. Gráfico de caja y bigote de las medias para el incremento de ramas para las tres especies de <i>Polylepis</i>	70
Figura 12a. Relación del crecimiento de las ramas y el crecimiento de los troncos de los árboles de <i>P. pauta</i>	71
Figura 12b. Relación del crecimiento de las ramas y el crecimiento de los troncos de los árboles de <i>P. incana</i>	71
Figura 12c. Relación del crecimiento de las ramas y el crecimiento de los troncos de los árboles de <i>P. reticulata</i>	71
Figura 13a. Gráficos de dispersión XY para pérdida/ganancia de hojas en <i>Polylepis pauta</i> en el tiempo	72
Figura 13b. Gráficos de dispersión XY para pérdida/ganancia de hojas en <i>Polylepis incana</i> en el tiempo	72
Figura 13c. Gráficos de dispersión XY para pérdida/ganancia de hojas en <i>Polylepis reticulata</i> en el tiempo.....	72
Figura 14a. Relación del Kr y el intercambio de hojas de los árboles de <i>P. pauta</i>	73
Figura 14b. Relación del Kr y el intercambio de hojas de los árboles de <i>P. incana</i>	73
Figura 14c. Relación del Kr y el intercambio de hojas de los árboles de <i>P. reticulata</i>	73
Figura 15. Medias de porcentaje de biomasa restante de la descomposición para las tres especies de <i>Polylepis</i> a lo largo de un promedio de días	74
Figura 16. Gráfico de caja y bigote para el porcentaje de biomasa restante en la descomposición en las tres especies de <i>Polylepis</i>	75

Figura 17a. Precipitación para los dos sitios de estudio durante el año de muestreo.....	76
Figura 17b. Temperatura promedio por mes para los dos sitios durante el año de muestreo	76
Figura 18. Gráfico de caja y bigote para el porcentaje volumétrico de agua en el suelo para las tres especies estudiadas.....	77
Figura 19. Relación entre el porcentaje volumétrico de agua y la distancia hasta el borde del bosque.....	78
Figura 20a. Medias de porcentajes de biomasa restante de la descomposición para las especies de <i>Polylepis</i> incluyendo el control para los cinco meses de muestreo en el sitio del Chimborazo.....	79
Figura 20b. Medias de porcentajes de biomasa restante de la descomposición para las especies de <i>Polylepis</i> incluyendo el control para los cinco meses de muestreo en el sitio del Inga	79
Figura 21. Gráfico de caja y bigote con las medias de porcentaje de biomasa restante de la descomposición para las tres especies de <i>Polylepis</i> incluyendo al control	80
Figura 22. Medias de porcentaje de biomasa restante de la descomposición para los dos tipos de extracto de suelo Inga y Chimborazo durante cinco meses.....	81

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Resultados de GLM para el crecimiento de los troncos en las tres especies de <i>Polylepis</i>	83
Tabla 2. Resultados de GLM para el crecimiento de ramas en las tres especies de <i>Polylepis</i>	84
Tabla 3. Resultados de GLM para el cambio de hojas en las tres especies de <i>Polylepis</i> ...	85

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Promedios de crecimiento radial de cada especie a lo largo del tiempo	87
Anexo 2. Prueba de significación Tukey DHS para el factor tiempo en el crecimiento radial de los árboles de <i>Polylepis</i>	88
Anexo 3. Gráficos de variación del crecimiento radial acumulado para los árboles de <i>Polylepis</i> (con diámetro)	89
Anexo 4. Tablas de R^2 para los ajustes lineales en los árboles de <i>Polylepis</i>	97
Anexo 5. Gráficos de incremento versus pérdida de hojas para cada uno de los árboles seleccionados de las tres especies de <i>Polylepis</i>	98
Anexo 6. Medias de los porcentajes de biomasa restante de la descomposición en el campo para la interacción entre el promedio de días desde el desentierro y las especies de <i>Polylepis</i>	99
Anexo 7. Prueba de T para controles de descomposición en el campo.....	100
Anexo 8. Medias y desviaciones típicas para la descomposición en el laboratorio de todas las especies en los dos sitios de estudio	101

1. RESUMEN

Las especies del género *Polylepis* son endémicas de los Andes y conviven en un rango altitudinal entre los 3.000 a 5.000 msnm. Se ha propuesto que estos bosques cubrían grandes extensiones en el pasado y que se redujeron por actividades antropogénicas. Las especies de *Polylepis* se han adaptado fisiológicamente a la hostilidad de su hábitat, provocando una especialización en la dinámica de estos bosques. El objetivo principal de este estudio fue el de examinar aspectos de esa dinámica, incluyendo al crecimiento radial del tronco, el intercambio foliar y la descomposición. Se estudiaron tres especies de *Polylepis*, en dos bosques de los Andes ecuatorianos, el Inga y el Chimborazo. Se emplearon dendrómetros manuales y digitales para la cuantificación del crecimiento radial del tronco en 20 árboles de cada especie. Se midió el incremento longitudinal de las ramas y se contaron las hojas para la determinación del intercambio foliar. Se midió las tasas de descomposición en el campo y en el laboratorio utilizando hojas secas de cada especie como la biomasa. Además, se midió la precipitación, el contenido de agua en el suelo y la temperatura durante un año y medio de muestreo. Se pudo determinar que *P. reticulata* crece a menor tasa que las especies del páramo del Inga probablemente por una baja disponibilidad de agua. Su intercambio foliar es menos frecuente mostrando la pobre calidad nutricional del suelo del Chimborazo, esto fue corroborado por los resultados de la descomposición. *P. incana* y *P. pauta* tuvieron un intercambio foliar más frecuente indicando una mejor calidad nutricional, lo cual fue respaldado por los resultados de la descomposición. Por lo tanto, el ambiente en el bosque del Inga es más favorable que el bosque del Chimborazo y el agua es un factor importante en el desarrollo de *Polylepis*.

Palabras Clave: crecimiento radial, dendrómetro, descomposición, intercambio foliar, *Polylepis*

2. ABSTRACT

The species of the genus *Polylepis* are endemic to the Andes, they occur at an altitudinal range of 3.000 to 5.000 m. It was proposed that these forests covered large extensions of land and then were reduced by human activity. The *Polylepis* species have adapted physiologically to the hostility of their habitat, thus producing a specialization in their forest dynamics. This study's main objective was to demonstrate aspects of this forests dynamics, including the tree's radial growth, leaf turnover and decomposition. Three species of *Polylepis* were used in the investigation, located in two forests of the Ecuadorian Andes, Inga and Chimborazo. To quantify the radial growth, manual and digital dendrometers were used in 21 trees of each species. Measuring and leaf counting determined branch longitude and leaf turnover, correspondingly. Additionally, precipitation, volumetric percentage of water in the soil and temperature was measured during the year and a half of fieldwork. The field and laboratory decomposition were calculated with the use of dead leaves as biomass. It was found that *Polylepis reticulata* grows at a much slower rate than those species found in the Inga forest and that it is probably due to the availability of water sources. For this species, leaf turnover is less frequent which means that the Chimborazo soil has a low nutritional quality. This was supported by the results obtained from the decomposition experiment. *Polylepis incana* and *Polylepis pauta* had a more frequent leaf turnover exposing good nutritional quality. This was confirmed by the results obtained from the decomposition experiment. Therefore, the Inga forest has a better environment than the Chimborazo forest. Furthermore, the availability of water plays an important role in the development and growth of these trees.

Key words: decomposition, dendrometer, leaf turnover, *Polylepis*, radial growth

3. INTRODUCCIÓN

La formación de los Andes dio lugar a nuevos ecosistemas en todo el continente americano e influyó en su composición faunística y florística y en su geografía e historia natural. En el Ecuador, el sistema montañoso conocido como los Andes está separado en dos cordilleras principales, la Occidental y la Oriental, en el sur solo está la cordillera Oriental. Las dos cordilleras paralelas presentes en la parte norte del Ecuador están separadas por una depresión interandina, la cual a su vez está dividida en hoyas alargadas por la presencia de umbrales transversales llamados nudos (Sauer, 1965).

En el Mioceno (23-5 Ma) (Ogg, 2008) los Andes todavía no alcanzaban su altura actual. En la época del Pleistoceno (1,81-0,78 Ma) ocurrieron importantes levantamientos de ambas cordilleras, en este tiempo se reestableció la actividad volcánica, la cual tuvo un mayor grado en el norte del Ecuador durante el Cuaternario (2,58 Ma hasta el presente) y a lo largo del tiempo esta actividad se dirigió cada vez más a la Cordillera Oriental, estos eventos con los efectos de las glaciaciones influyeron en la geología existente del Ecuador (Sauer, 1965).

Se estima que la vegetación andina se originó hace aproximadamente 3,5 Ma cuando ocurrió la migración de muchas plantas desde las zonas templadas. Hace dos millones de años, la tierra sufrió por lo menos diez glaciaciones lo cual tuvo un fuerte impacto sobre la biota de los altos Andes creando eventos de especiación (Kerr, 2004). La composición de la vegetación de los Andes es difícil de determinar dada la contribución, en distintas proporciones de comunidades de plantas de diferentes zonas. Algunas plantas de lugares templados migraron y se establecieron en altas elevaciones o mayores latitudes en Sur América, otras contribuciones fueron elementos tropicales que se adaptaron a las condiciones del bosque montano alto (Kerr, 2004).

3.1. LOS PÁRAMOS

Sobre la línea continua de árboles existe una región dominada por pastizales, plantas en rosetas, plantas esclerófilas y almohadillas donde los bosques son menos frecuentes y usualmente están conformados por árboles enanos (Fjeldså y Kessler, 1996; Kessler, 2006; Luteyn, 1999). Este ecosistema se clasifica bajo diferentes nombres, debido a sus propiedades ecológicas y por su ubicación regional. El término páramo, propiamente dicho, se utiliza en las zonas de Sur y Centro América y usualmente es de carácter húmedo (Luteyn, 1999).

3.1.1. DISTRIBUCIÓN

El ecosistema conocido como páramo se ubica en el noroeste del continente sudamericano, principalmente en Venezuela, Colombia y Ecuador, con algunos sitios remotos en Costa Rica, Panamá y el norte de Perú (Luteyn, 1999).

En el Ecuador, los páramos, representan un nueve por ciento del territorio nacional y existen en 18 de las 24 provincias, donde el 40% de éstos se encuentran en reservas naturales o parques nacionales (Beltrán *et al.*, 2009). Beltrán *et al.*, 2009, proponen una categorización a los páramos en el Ecuador, clasificándolos en nueve unidades fisiográficas. Estas unidades incluyen a los páramos de Galeras-Chiles, los páramos del norte, centro y sur en la cordillera occidental. En la cordillera oriental existen páramos en el norte y sur. Además están los páramos de Azuay, Morona-Santiago y Zamora Chinchipe, los páramos del macizo del Cajas y los páramos de Lagunillas-Piura-Podocarpus.

3.1.2. CLIMA

Los páramos del norte y centro de Ecuador son influenciados por la zona de convergencia inter-tropical (ZCIT) (Luteyn, 1999). La ZCIT es una franja de baja presión ubicada en la zona ecuatorial y está formado por la convergencia de aire cálido y húmedo por encima y por debajo del ecuador. En la zona ecuatorial los rayos solares inciden casi perpendicularmente, esto calienta el aire el cual se eleva y luego se desplaza hacia los polos donde el aire se enfría y regresa al ecuador. Este proceso provoca una humedad elevada en estas regiones (Philander *et al.*, 1996).

Los páramos usualmente son húmedos durante todo el año y obtienen su alto nivel de humedad por medio de lluvia, neblina y nubes. Estos ecosistemas tienen un alto porcentaje de humedad relativa, variando entre el 70 al 85% (Luteyn, 1999). Los páramos al sur de Ecuador y en el norte de Perú son más secos por la influencia de dos cuerpos de aire. El primero proviene de la Amazonía, el cual al haber liberado su humedad en las estribaciones orientales se convierte en un cuerpo de aire seco, el segundo proviene del oeste y es afectado por la corriente marina de Humboldt (Luteyn, 1999).

Los páramos comúnmente tienen un clima frío con fluctuaciones de temperatura diurnas (Simpson, 1974). Los cambios en la temperatura diurna en los páramos son extremos desde menos de 0° hasta 30 °C. La temperatura anual promedio de los páramos es de 2 a 10 °C, sin embargo, mientras aumenta la altitud decrece la temperatura y provoca un mayor contraste en el rango de temperaturas diurnas (Luteyn, 1999). La precipitación anual en los páramos propiamente dichos puede variar desde 500 mm hasta 3.000 mm (Luteyn, 1992).

3.1.3. SUELO

El paisaje de los páramos ha sido altamente afectado por las glaciaciones, existen extremas irregularidades en las propiedades de la tierra. La tierra de los páramos es relativamente joven por su formación en el Pleistoceno. Los suelos en los páramos por lo general son húmicos, de coloración negro o café oscuro, ácidos, con pH de alrededor de 3,7 a 5,5 (Luteyn, 1992). Estos suelos pueden poseer una gran concentración de agua por su alto nivel de materia orgánica; en ciertos páramos mientras aumenta la elevación y se incrementa la composición de arena y piedra, disminuye la retención de agua (Luteyn, 1992).

3.1.4. IMPORTANCIA

Los páramos tienen una gran relevancia ecológica, económica y social. Estos ecosistemas son importantes en la regulación del recurso hídrico, muchos de los grandes lagos y ríos de Sur América obtienen agua de los humedales de los páramos. Además, estos ecosistemas proveen el agua para riego al igual que para el consumo humano (Beltrán *et al.*, 2009; Fjeldså y Kessler, 1996). De hecho, uno de los usos más importantes del páramo es la colección y retención de agua, por lo tanto es inminente su conservación ya que las actividades humanas han reducido la cantidad y calidad del agua encontrada en estos sitios (Luteyn, 1992). En términos de diversidad, muchos páramos son considerados centros de endemismo (Fjeldså y Kessler, 1996). Además, comprende flora altamente especializada como plantas en almohadillas o árboles enanos, del género *Polylepis*, cuyo tronco está parcialmente enterrado para evitar congelación.

Económica y socialmente, el páramo es una fuente de recursos para las comunidades indígenas aledañas, las cuales a lo largo del tiempo los han utilizado para sus cultivos o para pastoreo. En los últimos 5.000 años los páramos han sido quemados y sobre-utilizados (Purcell *et al.*, 2004); y muchos de estos sitios han sido expuestos a pastoreo de ganado introducido (Fjeldså y Kessler, 1996). Los páramos son ecosistemas frágiles con una baja capacidad de regeneración, por lo tanto cualquier disturbio es de gran impacto. Existen algunas iniciativas para mejorar el manejo y la conservación de estos ecosistemas, como la creación de parques nacionales en toda la extensión de su distribución (Luteyn, 1992).

3.2. EL GÉNERO *POLYLEPIS*

El género *Polylepis*, perteneciente a la familia Rosaceae, etimológicamente proviene de las palabras griegas *poly* que significa muchos y *lepis* que significa capas, alegando a las varias capas de su corteza. Este género fue descrito por Ruiz y Pavón en 1794 y es un taxón monofilético dentro de su familia (Simpson, 1979).

Este género pertenece a la tribu Sanguisorbea (Simpson, 1979) la cual se encuentra en lugares fríos y templados. Los géneros pertenecientes a esta tribu tienen un hipantio en forma de vaso que encierra a los carpelos, una reducción en el número de estambres y carpelos, hojas pinnadas y estípulas. La tribu Sanguisorbea se divide en dos subtribus Agrimoniinae y Sanguisorbinae. La subtribu Agrimoniinae tiene flores con pétalos mientras que Sanguisorbinae es apétala, *Polylepis* pertenece a esta subtribu (Kerr, 2004).

En todo su rango de distribución, *Polylepis* ha sido estudiado mediante investigaciones que intentan explicar su biología (Simpson, 1979), ecología (Cierjacks *et al.*, 2007; Fjeldså y Kessler, 1996), taxonomía (Bitter, 1911; Romoleroux, 1996; Simpson, 1979) y composición molecular (Kerr, 2004; Schmidt-Lebuhn *et al.*, 2006).

3.2.1. CLASIFICACIÓN DE GRUPOS EVOLUTIVOS DE *POLYLEPIS*

Las especies de *Polylepis* fueron categorizados en tres grupos por Simpson en 1979 y 1986. Los grupos son denominados “grupo sericea”, “grupo reticulata” y “complejo incana”. El primer grupo, “grupo sericea”, contiene a las especies *P. multijuga*, *P. lanuginosa*, *P. hieronymi*, *P. pauta*, *P. sericea*, *P. pepeii* y *P. subsericans*, incluidas en este grupo por la presencia de inflorescencias con bastantes flores, hojas con abundantes foliolos y tricomas largos y sedosos en el envés de los foliolos. Este grupo es considerado el grupo menos derivado por sus similitudes con *Acaena*, su grupo hermano. En cuanto al hábitat, estas especies ocupan sitios húmedos y más bajos que las otras especies (Simpson, 1986).

El “grupo reticulata” comprende a las especies *P. reticulata*, *P. weberbaueri* y *P. quadrijuga*. Estas especies tienen menos cantidad de foliolos que los miembros del “grupo sericea”, el haz de los foliolos es rugoso y brillante, el envés es panoso y los márgenes de los foliolos son emarginados. Evolutivamente este grupo es considerado un grupo intermedio evolutivo (Simpson 1986). Estas especies comúnmente habitan sitios relativamente húmedos, usualmente en los extremos superiores de los bosques montanos (Simpson, 1979).

El “complejo incana” es un grupo informal de especies ya que contiene a varias especies con morfología similar pero con una gama de diferentes características, por ejemplo números desiguales de foliolos y formas heterogéneas de pubescencia. Este complejo contiene a las especies *P. racemosa*, *P. incana*, *P. besseri*, *P. tomentella*, *P. australis* y *P. tarapacana*. La habilidad de estas especies de habitar sitios áridos, hostiles y con mayor altitud que los miembros de los otros grupos sugiere que son las especies más derivadas de *Polylepis* (Simpson, 1986).

3.2.2. DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO

Las especies del género *Polylepis* son conocidas por ser árboles o arbustos con un tronco torcido de color rojizo y una corteza delgada y exfoliante. Las hojas son imparipinnadas y la inflorescencia es un racimo simple, rara vez ramificado. Las flores son apétalas; el hipantio y las anteras son pubescentes. El fruto es un aquenio encerrado en el hipantio que puede ser espinoso o alado. Las especies se pueden reconocer entre sí por algunas características morfológicas como son: el tipo de pubescencia, la cantidad de foliolos, tipo de inflorescencia y forma del fruto (Romoleroux, 1996).

3.2.3. NÚMERO DE ESPECIES

El número de especies propuestas para este género varía desde 15 hasta 33 (Bitter 1911; Kessler, 1995; Simpson 1979). Esta incompatibilidad en el número de especies se atribuye a una alta variabilidad morfológica, una descripción muy estricta de las especies y un alto grado de hibridización entre especies cercanas, como ocurre entre muchas especies de géneros de la familia Rosaceae (Kessler y Schmidt-Lebuhn, 2006). Por lo tanto, una alternativa para la determinación de especies de este género se basa en diferencias morfológicas, biogeográficas y ecológicas a pesar de tener evidencias de hibridización. Con estas características Kessler y Schmidt-Lebuhn en el 2006, proponen la presencia de 26 especies, de las cuales siete existen en el Ecuador y una es endémica, *Polylepis lanuginosa* (Romoleroux *et al.*, 2008).

3.2.4. DISTRIBUCIÓN DE *POLYLEPIS*

Las especies del género *Polylepis* son endémicas de los Andes y se encuentran en un rango altitudinal entre los 2.800 y 5.000 msnm (Kessler, 2006; Romoleroux, 1996) desde el norte de Venezuela hasta el norte de Argentina y Chile. La mayoría de las especies se encuentran en Ecuador, Perú y Bolivia (Hensen, 1994; Kessler, 2002; Simpson, 1979).

Las siete especies del género *Polylepis* en el Ecuador están distribuidas a lo largo de las cordilleras oriental y occidental desde el páramo de Galeras Chiles en el Carchi, al norte del país hasta las provincias de Loja y Zamora Chinchipe en el sur (Beltrán *et al.* 2009).

En el norte de la cordillera occidental en el Páramo de Galeras Chiles, existen parches de *P. sericea*. En el páramo del Ángel en el Carchi existen poblaciones de *P. incana* y *P. pauta*. En Mojanda, provincia de Imbabura, existen parches de *P. sericea*, *P. incana* y *P. pauta*. Otras poblaciones de *Polylepis* se encuentran cerca del volcán Pichincha, estas poblaciones incluyen a las especies *P. incana*, *P. pauta* y *P. sericea*. En el volcán Illiniza Sur existe una población de *P. incana* (Beltrán *et al.*, 2009). Se encuentran unos parches de *P. incana* y *P. reticulata* en los alrededores del volcán Chimborazo.

En la cordillera oriental se encuentran algunos remanentes de bosques, uno de los parches más grandes de *Polylepis* se encuentra en el páramo de Papallacta, donde crece *P. incana* en el lado oeste y *P. pauta* en el lado este (Lauer *et al.*, 2001). Estas especies también se encuentran en Oyacachi. En los alrededores del volcán Antisana se encuentra *P. sericea*, la cual también se ha registrado con *P. pauta* en Oyacachi. Una población de *P. reticulata* se encuentra en el Parque Nacional Llanganates. Al sur de la cordillera oriental en Achupallas a 15 km de la Laguna de Osogoche se encuentra una pequeña población de *P. microphylla*.

Al sur del país en la Cordillera Oriental existen poblaciones de *P. incana*, *P. weberbaueri* y *P. lanuginosa* y *P. reticulata*. La mayoría de estas especies crecen en el Páramo de Cajas o el Páramo de Soldados.

3.2.5. BIOGEOGRAFÍA Y EVOLUCIÓN DE *POLYLEPIS*

Polylepis está muy cercanamente relacionado a *Acaena*, otro género de Rosaceae distribuido en el páramo (Romoleroux, 1996). La primera aparición de *Polylepis* se estima que fue hace 2,2 a 2,4 Ma ya que se encontró una gran cantidad de polen *Acaena-Polylepis*. Este tipo de polen se denomina así ya que no se puede distinguir el polen de estos dos géneros (Kerr, 2004).

Existe un alto grado de hibridización entre las especies de los géneros de la familia Rosaceae, por lo tanto se hipotetiza que el origen de *Polylepis* se dio por la hibridización de dos especies de *Acaena*, *A. elongata* y *A. cylindristachya*, después de esta hibridización probablemente ocurrió una alopoliploidía. Estos procesos dieron lugar a un nuevo género que se diversificó en los Andes, *Polylepis* (Kerr, 2004; Simpson, 1979).

3.2.6. ECOFISIOLOGÍA

Las condiciones agrestes del hábitat de las especies del género *Polylepis* las han obligado, al igual que la flora y fauna asociada, a adaptarse fisiológicamente para poder resistir heladas esporádicas y continuar creciendo. Las plantas de páramo tienen que adaptarse a baja presión atmosférica, intensa radiación ultravioleta, cambios rápidos en disposición de calor y desecamiento por vientos fuertes (Luteyn, 1992). Muchas adaptaciones adquiridas por los miembros de este género, al igual que muchas plantas de

páramo, son de carácter morfológico, por ejemplo, presencia de pubescencia, la rigidez de las hojas, la disposición, en agrupamientos de las hojas en las ramas y su corteza exfoliante (Purcell *et al.*, 2004).

El clima en los páramos es muy variable, los factores más variables incluyen la irradiación, los vientos fuertes y la precipitación (Körner, 2003). Estos factores pueden ser los responsables de las diferencias en morfología y fisiología encontradas en la flora del páramo. Por ejemplo, los doseles de los bosques de *Polylepis* forman un microclima que aumenta la temperatura de la superficie de las hojas a pesar de las temperaturas bajas en el ambiente (Körner, 2003).

Algunas adaptaciones fisiológicas en las plantas permiten su sobrevivencia y funcionamiento en climas extremos. Algunas especies de *Polylepis* incluyendo a *P. sericea* y *P. tarapacana* sobreviven el congelamiento por procesos de resistencia como el superenfriamiento. También utilizan otros mecanismos de acumulación de nutrientes para bajar la temperatura de congelamiento del agua y así evitar el congelamiento en la planta (Rada, 2001).

3.2.7. ECOLOGÍA DE *POLYLEPIS*

La línea de bosque se define como la transición entre el bosque altimontano y la vegetación continua alpina, sin embargo los bosques de *Polylepis* crecen por encima de la línea natural superior del bosque (Kessler, 2002). La línea superior de bosque se determina por varios factores, el principal factor es la temperatura, ya que el bosque es limitado por su descenso; también depende del clima, sustrato, disturbios, el número de días con heladas nocturnas al año y el uso de la tierra (Azócar *et al.*, 2007; Bader, 2007). Sobre la línea del bosque el clima es desfavorable, con cambios climáticos extremos y radiación

solar intensa que puede causar fotoinhibición (Bader, 2007). Para poder crecer a alturas tan extremas los bosques usualmente crean sus propios microclimas, ayudándolos a tolerar las bajas temperaturas (Luteyn, 1999).

Estos bosques son usualmente pequeños y forman parches dispersos en medio del páramo. Algunos de los bosques más grandes se pueden encontrar en tierras altas y áridas o en suelos rocosos (Fjeldsá y Kessler, 1996). A pesar de que muchos bosques se encuentran como la continuación de bosques o de matorrales que provienen de las tierras bajas, otros se encuentran dispersos en parches creciendo por encima de la línea de bosque (Bader, 2007). Normalmente, el clima de los altos Andes mantiene un promedio de temperatura consistente a lo largo del año, permitiendo que exista una mayor riqueza en su biota que en los sitios templados (Sarmiento, 1986).

Algunos científicos (Simpson, 1979; Troll, 1929) reportaron que esta distribución de los bosques se debe a la formación de microclimas favorables que permite que *Polylepis* crezca en hábitats donde no podrían crecer otros árboles, ya que al crecer entre quebradas rocosas son protegidas del viento y pueden obtener más agua. Sin embargo, en 1958, Heinz Ellenberg propuso que su distribución es el resultado de miles de años de deforestación y que la mayor parte de los Andes aún estaría cubierta por estos bosques si no hubiera sido por la actividad antropogénica. Los bosques que se encuentran creciendo entre las quebradas rocosas fueron protegidos de las frecuentes quemadas en los páramos (Fjeldsá y Kessler, 1996) y el sobre-pastoreo contribuye a la distribución fragmentada en medio de una gran extensión de pajonal (Fjeldsá y Kessler, 1996).

Polylepis, al igual que otros géneros pertenecientes a la tribu Sanguisorbea, muestra una tendencia hacia la polinización y dispersión por medio del viento. Las flores apétalas de *Polylepis*, el hipantio con alas, espinas o hendiduras y la pubescencia de las anteras son evidencia de esta tendencia, la cual asegura su polinización y dispersión en sitios donde los

insectos son más escasos que en climas cálidos.

3.2.8. DINÁMICA DE LOS BOSQUES

Un aspecto muy importante de la ecología es la dinámica forestal, ya que intenta analizar los ciclos poblacionales y describir las fuerzas físicas y biológicas que forman y cambian a un bosque, por lo tanto, refiriéndose al estado continuo de cambio que altera su composición y estructura. La tasa de crecimiento de los árboles, su reproducción y su tasa de mortalidad son aspectos fundamentales en la dinámica forestal (Botkin, 1993).

El crecimiento de los árboles es uno de los aspectos más importantes de la dinámica forestal, ya que éste se lleva a cabo únicamente bajo condiciones óptimas propiciadas por la disponibilidad de los recursos necesarios. El crecimiento de los árboles puede definirse como la acumulación neta de la materia orgánica (Botkin, 1993) y por lo tanto el conocimiento del poder de descomposición del suelo y la composición nutricional foliar es importante para determinar las condiciones óptimas que afectan al crecimiento de los árboles (Rejmánková y Houdková, 2006).

3.2.8.1. Crecimiento radial

El crecimiento y el desarrollo de las plantas dependen de la actividad de los meristemas. El meristemo apical se encuentra en las puntas de los tallos y las raíces y es responsable de la extensión del cuerpo de la planta. En estos puntos ocurren divisiones mitóticas ilimitadas de las células “iniciales”, estas células se dividen de tal manera que siempre habrá una célula “inicial” en el meristemo. La otra célula, producto de la división, se convierte en una nueva célula del cuerpo de la planta. Este tipo de crecimiento, donde existe un alargamiento de la planta, se denomina crecimiento primario (Raven *et al.*, 2003).

El crecimiento en grosor de raíces y de tallos es el resultado de la actividad de dos

meristemas laterales, el cambium vascular y el cambium suberógeno (felógeno). El cambium vascular es el responsable de la producción del floema y el xilema secundario; las células que se forman a partir de las células “iniciales” del cambium hacia afuera se convertirán eventualmente en células del floema y las células que se forman hacia adentro de las células “iniciales” se convertirán en células del xilema. Esto resulta en la formación de una fila continua de células dispuesta de manera radial (Raven *et al.*, 2003).

En la mayoría de los tallos leñosos la peridermis reemplaza a la epidermis en su función de revestimiento del cuerpo de la planta y se forma cuando empieza a producirse el floema y el xilema secundario. La peridermis comprende tres tipos de células, las células del felógeno, las células súber o corcho y las células del felodermis. Las células del felógeno son células meristemáticas encargadas de producir los elementos de la peridermis. Al dividirse, las células del felógeno producen células de corcho compactadas en filas radiales. El corcho está ubicado hacia el exterior del felógeno, al estar recubierto de suberina y cera, crea una impermeabilidad hacia gases y agua; estas células mueren en la madurez. Las células que crecen hacia el interior del felógeno pertenecen al felodermis, son células vivas que crean un tejido parenquimatoso. Este tipo de crecimiento, en el cual se agranda el tronco en diámetro, es conocido como crecimiento secundario (Raven *et al.*, 2003).

3.2.8.2. Intercambio foliar

La producción de hojas y ramas usualmente es interrumpida por la fase reproductiva de la planta o por la presencia de condiciones favorables para la reproducción. Las plantas que crecen continuamente a lo largo del año pierden sus hojas sucesivamente, tornándose amarillas primero antes de caer. La regulación de la senescencia está programada genéticamente, en plantas leñosas usualmente ocurre por un rango de temperatura, de luz o por situaciones de estrés (Hikosaka, 2005; Larcher, 1995).

La longevidad de las hojas puede dar información importante acerca de la utilización de los minerales en el suelo. Por ejemplo, si existe una larga longevidad foliar en una localidad con bajos nutrientes, se está invirtiendo la mayor cantidad de nutrientes en las hojas (Schulze *et al.*, 1977). Sin embargo, cuando existe un aumento en los nutrientes del suelo, en especial de nitrógeno (Aerts y Chapin, 2000), la reserva nutricional en las hojas se utiliza para la productividad y para el crecimiento apical, por lo tanto el intercambio de hojas aumenta (Aerts, 1989; Chapin, 1980; Tilman, 1984). Los árboles con mayor longevidad foliar tienen una menor capacidad fotosintética y una menor concentración de nitrógeno por unidad de masa (Reich *et al.*, 1997, 1999; Wright *et al.*, 2004).

3.2.8.3. Descomposición

El sustrato de una planta es un factor altamente importante para el conocimiento de su forma y tasa de crecimiento. La descomposición de los nutrientes en el suelo pueden proveer la información necesaria para determinar la calidad del suelo, ya que es un proceso fundamental en el reciclaje de nutrientes. El ambiente físico-químico, la calidad de la materia orgánica y las bacterias e invertebrados encontrados en el suelo regulan este proceso por medio de su interacción (Coûteaux *et al.*, 1995).

Microorganismos encargados de la descomposición de biomasa alteran la estructura y calidad del suelo, lo cual afecta a la planta en su funcionamiento fisiológico y en su interacción con otras plantas (Partsch *et al.*, 2006). Comunidades complejas de bacterias, hongos, microartrópodos, nemátodos, lombrices y protozoarios tienen un impacto generalmente positivo en las plantas ya que aumentan la adquisición de nutrientes y por lo tanto su productividad (Andrén *et al.*, 1995).

La tasa de descomposición de la materia puede dar información acerca de los indicadores de calidad, como por ejemplo, las proporciones de carbono y nitrógeno, de carbono y fósforo, de lignina y nitrógeno y de nitrógeno y fósforo (Aerts, 1997). Los sitios

que tienen una baja calidad de sustrato se caracterizan por tener bajas tasas de descomposición, ya que la reabsorción de los nutrientes es alta provocando que la calidad de la hojarasca sea pobre y por lo tanto, de poco aprovechamiento para los microorganismos de descomposición (Enriquez *et al.*, 1993; Aerts y Chapin, 2000).

3.3. JUSTIFICACIÓN

Los bosques alto-andinos tienen un gran rango de usos ecológicos, económicos y culturales. Los árboles de *Polylepis* y otros recursos asociados al bosque, como la flora y la fauna son importantes en la economía de las poblaciones cercanas (Fjeldså, 2002). Ecológicamente, estos bosques son sitios claves para la conservación y regulación del caudal hídrico (Beniston *et al.*, 1997), sin embargo, la explotación sin medida de sus recursos y del terreno ha causado su deterioro y por lo tanto existe una urgente necesidad de entender y preservar la delicada dinámica de los bosques de *Polylepis*.

En el Ecuador existen muy pocos estudios, y ninguno reportado para el centro y norte del país que traten la dinámica de los bosques y el crecimiento de los árboles de *Polylepis*. En el sur del país se han hecho estudios para cuantificar el crecimiento de *Polylepis* utilizando el DAP y la altura aproximada utilizando una regla telescópica (Minga *et al.*, 2008). En el norte y centro del país no se ha reportado ningún estudio que cuantifique la dinámica de los bosques de *Polylepis* en forma detallada y con equipo apropiado. Esta investigación pionera propone estudiar la dinámica de *Polylepis* utilizando anillos micrométricos para cuantificar el crecimiento de los árboles, observando el y intercambio foliar y la descomposición en dos bosques del norte y centro del Ecuador.

3.4. OBJETIVOS

3.4.1. GENERAL

Describir aspectos de la dinámica de bosques de *Polylepis*, como el crecimiento radial de los árboles, el intercambio y la descomposición foliar, de tres especies: *P. incana*, *P. pauta* y *P. reticulata* en dos localidades de los Andes ecuatorianos.

3.4.2. ESPECÍFICOS

- Comparar el crecimiento de los árboles de *P. incana*, *P. pauta* y *P. reticulata* en un tiempo determinado.
- Cuantificar la variación en las curvas de crecimiento de los árboles y asignarles un modelo de crecimiento.
- Cuantificar las tasas de descomposición de las hojas de cada especie en cada sitio y en el laboratorio.
- Determinar el incremento versus la pérdida de hojas en las tres especies de *Polylepis* en un tiempo y lugar determinado.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio fue realizado en dos bosques de *Polylepis* en la cordillera oriental y occidental de los Andes ecuatorianos, el páramo del Inga (Figura 1a) (provincia de Pichincha) y el páramo del Chimborazo (Figura 1b), respectivamente (Figura 2a y 2b). Cada sitio presenta una clara línea de bosque y una altitud aproximada entre 4.000 y 4.200 msnm.

4.1.1. EL PÁRAMO DEL INGA

La comunidad del Inga Alto Monserrat, donde está ubicado el páramo del Inga, se encuentra al sur-este de Quito y en el norte de la cordillera oriental (Iglesias, 2006). Tiene bosquetes casi puros de *P. incana* los cuales ocasionalmente están mezclados con *Gynoxys*. Otros bosquetes se encuentran compuestos por *P. incana* y *P. pauta* en similares proporciones. Los bosquetes están rodeados de extensas áreas de pajonal donde prevalecen plantas de los géneros *Festuca* y *Calamagrostis* y algunos arbustos, como por ejemplo, del género *Chuquiraga* y *Monnina*. Las especies de *Polylepis* comparten el bosque con otras plantas como *Gynoxys sodiroi*, *Ribes hirtum*, *Rubus glabratus*, además de algunas especies del género *Valeriana* y *Lachemilla*.

El Inga es húmedo con una alta precipitación (1.605,7 mm en el año 2006) (INAMHI, 2008). Los suelos alrededor de la Carretera Quito-Papallacta-Baeza contienen lava y materiales piroclásticos de origen neoterciario además contienen lavas cuaternarias del Volcán Antisana (Sauer, 1965). El bosque escogido para el estudio está densamente

poblado de *P. incana* y *P. pauta* con un área aproximada de 27,43 ha. Está ubicado en las coordenadas 78°16'04.1''W, 00°20'18.2''S.

4.1.2. EL PÁRAMO DEL CHIMBORAZO

El bosque escogido en el páramo del Chimborazo, está ubicado dentro de la cordillera occidental en el lado sur-este del volcán Chimborazo a 1,5 km de la entrada del refugio; los suelos son arenosos y áridos. Tiene bosquetes puros de *Polylepis reticulata* los cuales están rodeados por escasos parches de vegetación arbustiva y de almohadilla donde predominan algunos géneros herbáceos como *Valeriana* y *Nototriche* y otros arbustivos como *Loricaria*. *P. reticulata* comparte el bosque con otras plantas como *Monticalia peruviana*, *Draba alyssoides*, *Gentianella cernua*, *Werneria nubigena* y algunas especies del género *Lachemilla*.

El páramo del Chimborazo es seco y ventoso con una baja precipitación (718,5 mm en el año 2006) (INAMHI, 2008) en comparación al páramo del Inga. Los suelos en el Chimborazo se encuentran en estado de erosión avanzada, en especial su parte oriental, la cual es más antigua (Sauer, 1965). El bosque de *P. reticulata* escogido para este estudio está dispersamente distribuido en quebradas rocosas con un área aproximada de 2,66 ha. Está ubicado en las coordenadas 78°53'30.3''W, 01°32'29.6''S.

4.1.3. DESCRIPCIÓN DE ESPECIES

Polylepis pauta Hieron. son árboles de alrededor de 12 m de altura. Las hojas tienen de 4 hasta 8 pares de foliolos y el raquis es glabro, ligeramente sericeo o viloso, mientras que los nudos entre los foliolos son hispídos con pelos pequeños, multicelulares y

glandulares. Los foliolos tienen pelos sericeos restringidos a las venas del envés, el haz es glabro pero puede tener pelos sericeos en la depresión de la vena principal, son oblongos u ovados con el margen crenado. Los racimos son simples o rara vez ramificados y pueden medir desde 5 a 20 cm con 10 a 40 flores. Las flores tienen el hipantio con pelos sericeos o vellosos, con pequeñas espinas. En el fruto el hipantio es acrescente más o menos romboide villosa con espinas irregulares y planas (Romoleroux, 1996) (Figura 3a y 3b).

Polylepis reticulata Hieron. son árboles de alrededor de 15 m de altura. Las hojas tienen de 2 a 4 pares de foliolos, el raquis es panoso mientras que los nudos entre los foliolos tienen mechones de pelos sericeos en la superficie superior y pelos glandulares formando aros alrededor de los entrenudos. Los foliolos son panosos en el envés y mechones sericeos en el haz y en los márgenes, son cordados con el margen revoluto. Los racimos son simples, pueden medir de 2 a 10 cm de largo con 4 a 10 flores. Las flores tienen el hipantio densamente lanoso, con espinas aplanadas. En el fruto el hipantio es más o menos turbinado o subgloboso y lanoso con espinas variables pero usualmente pequeñas y subaplanadas (Romoleroux, 1996) (Figura 4a y 4b).

Polylepis incana Kunth son árboles de alrededor de 12 m de altura. Las hojas tienen un par de foliolos, el nudo del raquis tiene mechones de pelos largos encrespados. Los foliolos tienen pequeños pelos glandulares con un exudado resinoso en el envés y glabra en el haz, usualmente de forma obovada con el margen crenado. Los racimos son simples, pueden medir de 2 a 8 cm de largo con 4 a 7 flores. Las flores tienen el hipantio con pelos pequeños enmarañados con un exudado resinoso, con alas irregulares. En el fruto el hipantio es turbinado, con alas con pubescencia pilosa y pelos glandulares multicelulares (Romoleroux, 1996) (Figura 5a y 5b).

4.2. METODOLOGÍA

4.2.1. PROCEDIMIENTOS EN EL CAMPO

4.2.1.1. Crecimiento de los árboles

Se escogieron 21 árboles al azar de manera que haya individuos en todo el rango altitudinal del bosque, obteniendo árboles de diferentes tamaños y por lo tanto de diferentes edades para incluir todo el rango poblacional.

En 20 de los árboles de cada especie se instalaron dendrómetros metálicos (Dendrometer Increment Sensor DB20, EMS Brno, República Checa) (Figura 6a) y en uno de los árboles de cada especie se instaló el registrador de datos (Dendrometer Increment Sensor DRL 26, EMS Brno, República Checa) (Figura 6b). Estos instrumentos son utilizados para la medición adecuada del crecimiento de los árboles. Este método es el más confiable para la cuantificación del crecimiento de los árboles en zonas donde no existe estacionalidad. La dendrocronología, la cual utiliza los anillos del tronco producidos por el cambio en el clima, no es confiable en estos lugares (Cook y Kairiukstis, 1990; Mendoza, 2001).

Los dendrómetros son micrómetros que se ajustan al tronco del árbol por medio de una cinta de metal, esta cinta se va expandiendo mientras el árbol crece. La lectura de estas cintas se hace similar a la de un calibrador, en donde hay una columna principal que está graduada con centímetros sobre la cual se desliza una segunda columna graduada en milímetros. La precisión de los dendrómetros utilizados en este estudio es de $\pm 0,1$ mm (Environmental Measuring Systems, 2008) (Figura 6a).

Los registradores de datos son instrumentos digitales que miden el crecimiento del árbol, la temperatura y la humedad relativa, para este estudio fueron programados para

tomar medidas cada hora. La precisión de los registradores de datos es de 1 μm . Este registra un rango de temperaturas entre -30 a 60 $^{\circ}\text{C}$ con una precisión de ± 2 $^{\circ}\text{C}$ y mide la humedad de 0 a 100%. La instalación de estos instrumentos se hizo de acuerdo a las indicaciones del fabricante (Kučera, 2007).

En cada muestreo se tomaron los datos de los dendrómetros y de los registradores de datos manualmente, al final del estudio se sacaron los tres registradores y se extrajeron los datos. Los dendrómetros se mantienen instalados en los árboles para seguir cuantificando el crecimiento de los árboles a lo largo del tiempo.

Para la cuantificación del crecimiento del meristemo apical se seleccionaron 10 ramas de los árboles escogidos. Se midió la longitud de cada rama desde la base de la rama hasta el punto donde empieza el crecimiento de las hojas. Además se documentó la cantidad de tiempo que toman las hojas en morir, para este propósito se tomó la hoja desarrollada más joven de cada rama seleccionada y se marcó. Tomando en cuenta las hojas nuevas que iban naciendo y las hojas viejas que se iban cayendo se pudo obtener la longevidad de las hojas de las diferentes especies, la cual se espera que es más larga que el tiempo entre dos fechas de muestreo por lo tanto la metodología aplicada tiene la sensibilidad apropiada para determinar la senescencia (Macek *et al.*, 2009).

Los muestreos para estos datos fueron hechos cada seis semanas, generándose un total de 12 salidas de campo desde las fechas del 11 de julio del 2008 hasta el 27 de noviembre del 2009. La toma de datos incluía la medida del dendrómetro o del registrador de datos, como fuera el caso, el diámetro del árbol, la longitud de las 10 ramas de cada árbol y el conteo de las hojas nuevas y las hojas viejas. Las 10 ramas fueron seleccionadas en la segunda salida de campo, obteniendo datos a partir de la tercera salida de campo.

4.2.1.2. Descomposición- Fundas de Descomposición

El experimento para la medición de la tasa de descomposición de las hojas de *Polylepis* se preparó previo a las salidas de campo, el procedimiento involucró la colecta de la biomasa, la cual consistió en hojas secas de cada especie de *Polylepis* estudiada, colectadas de los suelos de los bosques. Este material se colocó en fundas de papel y se secó. Las ramas, pedazos de corteza y musgos fueron separados de la muestra para que el contenido fuera únicamente de hojas secas.

Se colocó aproximadamente 5 g de biomasa en fundas de nylon (Figura 7), las cuales se cosieron con hilo dental y fueron pesadas otra vez. Se elaboraron 80 fundas de descomposición para cada especie de *Polylepis* estudiada, en total 240 fundas. Cada funda tenía una etiqueta con un código propio utilizando la letra de la especie y un número el cual fue insertado en la funda.

Las fundas fueron colocadas en cuadrantes en sus respectivos bosques y cubiertas por una fina capa de hojarasca con el propósito de evitar su desecación. Los sitios escogidos para los cuadrantes fueron bastante homogéneos. En el Inga, el cuadrante se ubicó en el punto más alto del bosque recubierto por árboles de *Polylepis* y algunos *Gynoxys*, en el Chimborazo el cuadrante se encontró entre dos transectos, el cual estaba recubierto por pequeños parches de pajonal. El cuadrante del Chimborazo fue elaborado con dimensiones de 4 x 5 m en donde las fundas tenían una distancia de 50 cm de separación. El cuadrante del Inga tenía 160 fundas de descomposición por lo tanto las dimensiones eran de 4 x 10 m.

Además se utilizaron 14 fundas de control por localidad, las fundas contenían 3 cuadrados de papel filtro de peso conocido (con exactitud de 0,002 g) de 5 x 5 cm cada una. El muestreo se ejecutó cada tres meses cuando se desenterraron 10 fundas de cada especie más dos controles. El orden que se utilizó para la recolección de las fundas fue por

medio de una matriz previamente preparada que aseguraba el muestreo al azar de todo el sitio experimental.

4.2.1.3. Caracterización del bosque

Los datos de clima fueron tomados por medio de los registradores de datos, el pluviómetro manual y un medidor de potencial hídrico del suelo. Los registradores de datos se utilizaron para medir la temperatura de los dos sitios cada hora y por medio de la extracción de su información se hicieron promedios mensuales de los valores.

El pluviómetro se utilizó para medir la precipitación promedio del bosque y consiste en dos botellas unidas por una manguera. El agua cae dentro de la primera botella y luego se almacena en la segunda que está semi-enterrada para prevenir evaporación, el agua se mide con un recipiente graduado de 1 L (con precisión de 1 ml). Se tomaron los datos del pluviómetro cada seis semanas (Figura 8a y 8b).

Para medir el contenido de agua en el suelo se utilizó un sistema de medición llamado CS620 Hydrosense® (porcentaje de contenido volumétrico de agua). El contenido de agua del suelo se midió en diez puntos alrededor de cada árbol marcado.

Se midió el área de los dos bosques por medio del posicionamiento georeferencial, tomando las coordenadas cada 10 a 15 m dependiendo de la recepción del GPS y de la forma del bosque. Estos puntos fueron ingresados a una base de datos donde fueron utilizados para proporcionar el área estimada de los dos bosques. Además se utilizó el programa ArcGIS para obtener la distancia de los árboles al borde del bosque.

4.2.2. PROCEDIMIENTOS EN EL LABORATORIO

4.2.2.1. Descomposición- Fundas de Descomposición

Las fundas de descomposición, después de ser desenterradas, fueron llevadas al laboratorio donde se las secó en la secadora del Herbario QCA (por 72 horas a 50 °C). Luego las fundas se limpiaron; eliminando ramas, raíces y pedazos de corteza de la muestra. Después se pesó la biomasa (con una balanza Ohaus Percision Plus ® de precisión de 0,01 g) primero con la funda y después sin la funda, pesando únicamente las hojas. Se aseguró que éste fuera el peso real ya que se eliminó el exceso de agua y cualquier componente externo que pudo haber entrado a la funda.

4.2.2.2. Descomposición- Cajas Petri

Se prepararon 120 cajas petri ubicadas en 10 bandejas (12 cajas petri por bandeja). Cada caja petri estaba dividida en cuatro pocillos, los cuales contenían una capa de arena de aproximadamente 2 g por pocillo, como base para mantener el nivel de humedad, seguido por una malla y luego hojas secas de cada especie (una especie por pocillo) o el papel filtro (control). Las hojas ubicadas en cada pocillos tenían un peso aproximado de 0,1 g. Cada elemento que fue puesto en los pocillos fue pesado con anterioridad a su colocación.

Las cajas petri fueron regadas con extracto de tierra del Inga y del Chimborazo, 60 cajas petri (en cinco bandejas) para cada sitio. El extracto de la tierra de cada sitio se utilizó únicamente para el primer riego. Se mezcló 500 g de tierra fresca de cada sitio con 1.220 ml de agua destilada, para obtener el extracto de tierra, y se dejó en un agitador durante 12 horas. A esta mezcla, se le agregó fertilizante, llamado Vitafol granulado de Ecuaquímica, para acelerar la descomposición. Se utilizó 10 g de fertilizante, para exceder diez veces el nivel de nitrógeno natural en las hojas.

La cantidad de fertilizante que se utilizó se obtuvo por medio de una serie de pasos. Primero, se multiplicó el peso de las hojas secas de cada pocillo por la cantidad de pocillos utilizados para cada tipo de suelo (0,1 g de hojas secas en cada pocillo x 240 pocillos = 24 g de hojas secas). Se calculó la cantidad de nitrógeno en 24 g de hojas (0,4 % de 24 g de hojas = 0,96 g de N en las hojas secas). La cantidad de nitrógeno en 24 g de hojas se redondeó a 1 g de nitrógeno. Luego, se calculó la cantidad de gramos de fertilizante que equivalen a 1 g de nitrógeno. El porcentaje de nitrógeno en el fertilizante era del 12% de su contenido (1 g de N / 12% de N en el fertilizante = 8,33 g de fertilizante).

Finalmente, se calculó la cantidad necesaria de fertilizante para los 1.220 ml de agua preparada (agua destilada + tierra de cada sitio) , esto se obtuvo multiplicando la cantidad de fertilizante calculado anteriormente (8,33 g) por la cantidad de agua preparada (1.220 ml) y se dividió para 1.080 ml (la cantidad de agua necesaria para regar cada pocillo con 4,5 ml de agua) lo cual resultó en 9,40 g y se aproximó a 10 g de fertilizante, para los 1.220 ml de agua preparada.

Esta mezcla se utilizó para regar las cajas petri utilizando un pulverizador. Los siguientes riegos fueron realizados semanalmente con agua destilada, las cajas petri fueron incubadas a aproximadamente 20 °C. El muestreo fue ejecutado mensualmente, con la selección de dos bandejas (una de cada sitio) al azar y se calculaba el peso seco de las hojas y del control. Este método fue adaptado de la metodología de Gswell y Freeman (2005).

4.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

4.3.1. CRECIMIENTO DE LOS ÁRBOLES

Para la medición del crecimiento de los árboles se sacó el incremento radial para los datos obtenidos en cada salida de campo. Se utilizó el perímetro inicial para calcular el radio inicial. El radio inicial se sumó al incremento del dendrómetro. El incremento del dendrómetro se obtuvo por medio de la resta del valor de una salida de campo con el valor de la salida de campo anterior. No se obtuvo valor para la primera salida de campo.

Se sacó doce valores de las medidas obtenidas de los registradores de datos para las doce salidas de campo que se realizaron, considerando la fecha de la salida de campo y tomando la medida de la una de la tarde; estas mediciones fueron incluidas en el análisis. Se elaboró un Análisis de la Variancia (ANOVA) Cruzado-Anidado para medidas repetidas, utilizado cuando los mismos individuos son evaluados a través del tiempo y uno de los factores está anidado. Se usó como factores fijos al tiempo y a las especies y como factor aleatorio a los árboles. Además se elaboró una prueba de significación de Tukey para especies y para tiempo.

Los gráficos para mostrar el incremento de los árboles se elaboraron omitiendo las tres primeras medidas para asegurar la precisión de los datos. Las primeras medidas pueden presentar errores ya que la banda del dendrómetro se tiene que ajustar al tronco del árbol. Además los datos atípicos se omitieron siendo reemplazados por el promedio del dato anterior y el dato posterior. Se obtuvo la línea de tendencia lineal para todas las curvas de crecimiento y se elaboró una tabla con las ecuaciones y los valores de R^2 . Adicionalmente, se sacó la diferencia de crecimiento entre la primera medida y la última (MMI), este dato

fue dividido para el número de salidas de campo, obteniendo un valor de K para cada árbol.

Para la longitud de las ramas se restó la última medida de la primera. Muchas ramas se cayeron antes de la finalización del estudio, por lo tanto se hicieron regresiones lineales tomando en cuenta el R^2 mayor a 0,6 y que la ecuación sea significativa para poder extrapolar los valores para las últimas salidas. Se hizo un ANOVA Anidado Mixto para analizar las variaciones entre especies, entre árboles dentro de especies y entre ramas dentro de árboles. Además se elaboró una prueba de significación Tukey-Kramer para número desigual de muestras para especies.

Se sumaron los valores de las 10 ramas por árbol para obtener un valor por árbol y se utilizó la diferencia entre el final y el inicial para sacar la tasa de crecimiento en el tiempo establecido (Kr). Este dato se utilizó en relación a los valores de K para el crecimiento de los troncos de cada árbol por medio de gráficos de dispersión XY para cada especie analizada.

Para medir el cambio de las hojas, de nuevas a viejas, y estimar la caída de las hojas por senescencia se obtuvo la proporción de pérdida de hojas versus incremento de hojas. Se obtuvieron valores a partir de la tercera salida de campo y se otorgó el valor de cero a todas las ramas en la segunda salida de campo para la categoría de hojas nuevas. Para obtener el valor de “Pérdida” se utilizó la categoría de hojas viejas, primero se restó el valor de la salida de campo previa al valor de la salida de campo en cuestión. Después se sumó el valor de pérdida de hojas jóvenes (en la categoría de hojas nuevas). Los valores de “Incremento” se obtuvieron por medio de la categoría de hojas nuevas, se restó el valor de la salida de campo en cuestión del de la salida de campo previa. Todos los valores siguiendo una “Marca Nueva” (marca de reinicio del ciclo) se reiniciaron. En la categoría de “Pérdida” los valores positivos después de una “Marca Nueva” se reiniciaban en cero;

mientras que en “Incremento”, los valores negativos después de una “Marca Nueva” se reiniciaban en cero.

Todos los valores de las 10 ramas se sumaron para obtener únicamente un valor por árbol. Los valores de “Pérdida” se restaron de los valores de “Incremento” para obtener el valor del intercambio foliar de las hojas (T). El cual demuestra la relación del “Incremento” versus “Pérdida” a lo largo del año. Además, se comparó el valor de T con el valor de Kr en las ramas en gráficos de dispersión XY.

Se utilizó el valor de K (crecimiento radial), de Kr (crecimiento de las ramas) y de T (intercambio foliar) para hacer un modelo lineal general (GLM). Se relacionaron estos factores con tres variables, el logaritmo del diámetro, el porcentaje volumétrico del agua en el suelo y la distancia hasta el borde del bosque. Esto se realizó para todas las árboles de ambos bosques.

4.3.2. DESCOMPOSICIÓN

Se utilizó el porcentaje de biomasa restante, en los dos tipos de descomposición, el cual se obtuvo multiplicando el peso final por 100 y dividiendo el producto para el peso inicial. Para medir la descomposición en el laboratorio todo dato mayor a uno fue eliminado ya que se asume que la muestra no estaba completamente seca.

El Análisis de Covariancia (ANCOVA) se utilizó para interpretar los datos de los dos tipos de descomposición, utilizando al factor tiempo como covariable. Para este factor se utilizó el promedio de días entre las dos localidades desde el entierro hasta el desentierro. En la descomposición en el laboratorio se tomó en cuenta el control con las tres especies de *Polylepis*, añadiéndolo en el factor especie.

En la descomposición en el campo, los controles fueron analizados por separado por medio de una prueba de T para comparar los dos sitios, Inga y Chimborazo. Luego, se analizó la descomposición de los dos sitios por separado, obteniendo valores descriptivos para el sitio del Chimborazo, ya que éste tenía únicamente a *P. reticulata*, y un ANOVA de un factor para el Inga, para comparar ambas especies de este sitio.

Se elaboró una prueba de significación Tukey para los factores especie y tiempo en la descomposición en el campo, mientras que en la descomposición en el laboratorio, se elaboró una prueba de significación Tukey-Kramer únicamente para el factor tiempo.

Para la elaboración de todos los ANCOVAs y análisis estadísticos se utilizó los programas R 2.12.1 para Windows, SPSS 17.0 y SPSS 18.0 versión para Windows y para la elaboración de gráficos se utilizó Microsoft Excel 2008 para Mac.

5. RESULTADOS

5.1. CRECIMIENTO DE LOS ÁRBOLES

El resultado del ANOVA anidado cruzado para el crecimiento de los árboles por medio de los dendrómetros muestra diferencias altamente significativas para variaciones entre especies ($F=11,512$; $gl=2$; $p<0,01$) y hubieron diferencias entre las salidas de campo ($F=5,164$; $gl=10$; $p<0,01$) (Figura 9a). Igualmente resultó altamente significativa la interacción de especies en el tiempo ($F=2,189$; $gl=20$; $p<0,01$), al ser el factor árboles un factor aleatorio, no se analizó la interacción de árboles en las especies (Figura 9b).

La media para el incremento de los dendrómetro de las especies fue de $0,246 \pm 0,275$ mm D.E. para *Polylepis pauta*, $0,107 \pm 0,115$ mm D.E. para *Polylepis incana* y $0,034 \pm 0,099$ mm D.E. para *Polylepis reticulata* (Figura 10). En noviembre del 2008, *P. reticulata* tuvo el menor crecimiento de todo el año y medio ($-0,007$ mm) y en agosto/ septiembre del 2008 tuvo su mayor crecimiento ($0,086$ mm) (Anexo 1). Por otro lado, *P. pauta* presentó su menor crecimiento en octubre del 2008 ($0,107$ mm) y en febrero del 2009 tuvo un mayor crecimiento ($0,383$ mm) (Anexo 1). *P. incana* mostró un crecimiento radial intermedio a las otras dos especies, presentando su menor crecimiento en octubre del 2008 ($0,022$ mm) y un máximo en su incremento en octubre del 2009 ($0,169$ mm) (Anexo 1).

En la prueba de Tukey DHS para especies ($n=187$) se observa tres grupos, un grupo para cada especie siendo *P. reticulata* el grupo que presenta un menor incremento radial y *P. pauta* el grupo que presenta el mayor incremento radial. En la prueba de Tukey para el factor tiempo se observó cuatro grupos, el mes de menor crecimiento fue octubre del 2008 y el mes de mayor crecimiento fue octubre del 2009 (Anexo 2).

Los gráficos de incremento acumulativo mostraron una tendencia lineal general, obteniendo un mejor ajuste en los árboles de la especie *P. pauta* y un menor ajuste en los árboles de *P. reticulata*, sin embargo existe una menor variación en los árboles de *P. reticulata* (Anexo 3 y 4). Los valores del MMI y K mostraron que hubo un mayor grado de crecimiento en *P. pauta* (MMI de 0,4 a 7 mm) que en las otras especies, *P. reticulata* tuvo un menor grado de crecimiento (MMI de 0 a 0,8 mm) y *P. incana* tuvo un grado intermedio de crecimiento (MMI de 0 a 2,7 mm).

Las ramas de las tres especies de *Polylepis* crecen a diferentes tasas ($F=25,503$; $gl=2$; $p<0,01$). Se observó un efecto significativo para los árboles dentro de especies ($F=1,767$; $gl=20$; $p<0,05$). Las medias para las tres especies muestran que existe un mayor incremento en longitud de ramas para la especie *P. pauta* ($3,169 \pm 1,379$ cm D.E.) y un menor incremento para *P. reticulata* ($2,127 \pm 1,211$ cm D.E.); *P. incana* mostró una media general de $2,806 \pm 1,482$ cm D.E. (Figura 11).

Las especies se mostraron en tres grupos distintos en la prueba de significación Tukey-Kramer. *P. reticulata* en el primer grupo con el menor incremento de longitud de ramas, *P. incana* ($n=160$) en el segundo grupo y *P. pauta* ($n=154$) en el tercer grupo con el mayor incremento en longitud de ramas.

La relación entre los K (tasas de crecimiento) de los troncos y de las ramas mostró que existe una gran variación en los árboles. Árboles de *P. pauta* con una tasa de crecimiento en ramas de 0.15-0.35 mm/mes pueden tener una tasa de crecimiento de tronco de 0-0.4 mm/mes. No existe una tendencia entre las tasas de crecimiento (Figuras 12a-12c).

El intercambio foliar fue representado mediante gráficos de incremento versus pérdida de hojas, y mostraron que en *P. incana* y *P. pauta* existe un pico de pérdida y ganancia de hojas en el mes de noviembre del 2008. Se observan dos picos adicionales de pérdida y

ganancia de hojas en ambas especies, en el mes de mayo del 2009 y en octubre del 2009 (Figura 13a-13c) (Anexo 5).

En el mes de enero del 2009, *P. reticulata* muestra un pico de pérdida y ganancia de hojas. La tendencia de pérdida y ganancia se mantiene estable a lo largo del año hasta el mes de junio del 2009 en donde ocurre otro pico, el mes en donde hay menos producción de hojas y por lo tanto menos pérdida de hojas es el mes de noviembre del 2009.

Se observa que existe una mayor pérdida de hojas que ganancia en las tres especies. En *P. pauta* y *P. incana* se observa que existe más pérdida que ganancia en los meses de julio y noviembre del 2009. Además se observa que *P. reticulata* tiene una menor producción de hojas que *P. incana* y *P. pauta*.

En relación con la tasa de crecimiento de las ramas, el intercambio foliar no mostró ninguna relación clara, sin embargo muestra que existe un gran rango de variación entre los árboles estudiados (Figura 14a-14c).

El GLM para el crecimiento radial de los árboles, de todas las especies, mostró que la cantidad de agua en el suelo ($F=4,96$; $p<0,05$) y el diámetro inicial de los árboles ($F=4,31$; $p<0,05$) son pronosticadores significativos de la tasa de crecimiento en *Polylepis* (Tabla 1). El porcentaje volumétrico de agua en el suelo ($F=6,28$; $p<0,05$) y la localidad ($F=7,16$; $p<0,05$) son influyentes en la tasa de crecimiento de las ramas de *Polylepis* (Tabla 2). El intercambio foliar no mostró relaciones significativas con las diferentes variables (Tabla 3). Por otro lado, existe un fuerte efecto de especie en las tasas de crecimiento radial ($F=29,2$; $p<0,01$) y en las tasas de crecimiento de las ramas ($F=19,29$; $p<0,001$) de los árboles del género *Polylepis* (Tabla 1 y 2).

5.2. DESCOMPOSICIÓN- FUNDAS DE DESCOMPOSICIÓN

El resultado del ANCOVA muestra que el efecto del factor especie ($F=2199,532$; $gl=3$; $p<0,01$) (Figura 15) y la covariable “Días” ($F=291,239$; $gl=1$; $p<0,01$) tienen variaciones altamente significativas.

La media global para el porcentaje de biomasa restante de la descomposición de las hojas es de 75,44% con un intervalo de confianza del 95% de 74,27% hasta 76,60%. *P. reticulata* muestra una menor descomposición con una media de $86,67 \pm 7,015\%$ D.E., *P. pauta* presenta una media de $75,809 \pm 12,183\%$ D.E. y *P. incana* tuvo una mayor descomposición con una media de $63,83 \pm 16,467\%$ D.E. (Figura 16). Se observa que a lo largo del tiempo *P. incana* tuvo una descomposición más rápida que las otras dos especies (Anexo 6).

Los resultados de la prueba de T muestran que los dos sitios, Inga y Chimborazo tienen diferencias altamente significativas ($t=10,79$; $gl=6$; $p<0,01$). Al ser analizadas por separado, por tipo de suelo, se observaron diferencias altamente significativas entre *P. incana* y *P. pauta* ($F=17,802$; $gl=1$; $p<0,01$) (Anexo 7); *P. reticulata* no fue incluido en este ANOVA ya que fue encontrado en otro tipo de suelo.

5.3. CARACTERIZACIÓN DEL BOSQUE

Las medidas de precipitación de los bosques mostraron que existen dos épocas marcadas en el bosque del Chimborazo. En noviembre del 2008 y en abril del 2009 ocurrieron dos picos de abundante lluvia, delimitando la época lluviosa. Además se observó una época seca comenzando en mayo del 2009 hasta octubre del 2009, el cual fue el punto más bajo de precipitación (Figura 17a).

En el bosque del Inga se observa que entre las épocas lluviosas y secas existe un cambio menos abrupto que en el Chimborazo. El nivel más alto de precipitación fue en noviembre del 2009 y luego se mantuvo estable (con niveles similares de precipitación) desde enero del 2009 hasta mayo del 2009. A partir de junio del 2009 hasta noviembre del 2009 se extendió la época seca con dos puntos bajos de precipitación en junio y octubre del 2009.

El promedio mensual de temperatura para los dos sitios se mantuvo estable a lo largo del año y medio del muestreo. El sitio del Chimborazo mostró un promedio de temperatura más alto que el sitio del Inga, con un rango de temperatura desde un mínimo de $-2,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta un máximo de $28,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ con un promedio de temperatura entre 5 y $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ a lo largo del año y medio. El Inga presentó un rango de temperatura de $-3,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta $29,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ con un promedio de temperatura entre $3,5$ y $2\text{ }^{\circ}\text{C}$ a lo largo del año y medio (Figura 17b).

El sitio del Chimborazo mostró una menor cantidad de agua que el bosque del Inga (Figura 18). En el Chimborazo, los árboles con mayor cantidad de agua fueron el A5 y el D1 y con menor cantidad de agua fue el árbol A4. En el bosque del Inga, los puntos alrededor de los árboles de *P. incana* mostraron un rango de 60% a 20% de volumen de agua en el suelo. Los árboles con menor cantidad de agua fueron los 13 y 14; mientras que los árboles con mayor cantidad de agua fueron los 1 y 21. Los puntos alrededor de los árboles de *P. pauta* tuvieron un rango de 22% a 62% del volumen de agua en el suelo. El árbol con menor cantidad de agua fue el árbol 9 y con mayor cantidad de agua fue el árbol 17. Además, los árboles más alejados del borde del bosque tienen mayor porcentaje volumétrico de agua en el suelo (Figura 19).

5.4. DESCOMPOSICIÓN- CAJAS PETRI

Los resultados para el ANCOVA indican que la covariable tiempo ($F=138,23$; $gl=1$; $p<0,01$) y el factor especie ($F=105,30$; $gl=3$; $p<0,01$) tienen diferencias altamente significativas (Figura 20a y 20b). La media general para el porcentaje de biomasa restante de la descomposición en el laboratorio es de 63,57% con un intervalo de confianza del 95% de 62,33 hasta 64,80%. En cuanto a las medias de las diferentes especies, el control muestra una mayor disminución con una media de $48,36 \pm 20,76\%$ D.E., *P. incana* muestra una media de $57,40 \pm 14,00\%$ D.E., *P. reticulata* muestra una media de $73,48 \pm 14,37\%$ D.E. y finalmente *P. pauta* muestra una media de $75,03 \pm 11,87\%$ D.E. (Figura 21).

Se observaron medias similares entre los suelos del Chimborazo ($63,13 \pm 19,84\%$ D.E.) y el Inga ($64,00 \pm 18,45\%$ D.E.), por lo tanto no mostró diferencias significativas ($F=0,478$; $gl=1$; $p=0,489$) (Figura 22). Sin embargo, los controles (Chimborazo = 45,60%; Inga = 51,12%) y *P. pauta* (Chimborazo = 77,42%; Inga = 72,64%) tuvieron diferencias mínimas en los dos sitios (Anexo 8).

6. DISCUSIÓN

6.1. FACTORES DE CRECIMIENTO DE LOS ÁRBOLES DE *POLYLEPIS*

El crecimiento de los árboles de *Polylepis* muestra una tendencia general lineal, esto implica un crecimiento estable y constante a lo largo del año y no dictado estrictamente por temporadas. El incremento anual de los árboles de *Polylepis* (0 a 7 mm) fue menor al incremento anual reportado para árboles de bosques tropicales (de 5 a 20 mm) (Longman y Jenkin, 1974; Lieberman *et al.*, 1985). Se conoce que las plantas de tierras bajas usualmente crecen más rápido que las plantas de páramo pero existe muy poca información que explique el crecimiento lento de las plantas de páramo, su baja productividad y su enanismo.

Algunos factores que pueden influir sobre el crecimiento lento de *Polylepis*, son su ubicación en altitudes cercanas a la línea del bosque, la temperatura, la disponibilidad de nutrientes y el estrés ambiental. La nutrición desigual entre bosques de *Polylepis* y bosques de tierras bajas es un factor importante, ya que anula la influencia de origen y temperatura (Körner, 2003). Sin embargo, todavía existe mucha incertidumbre con respecto a los factores controladores del crecimiento en plantas de páramo (Körner, 2003).

El potencial de crecimiento de las plantas de páramo no siempre es más pequeño que el de árboles de tierras bajas, aunque su crecimiento es menor (Körner, 2003). En este caso, los rangos de crecimiento de *Polylepis* y de los árboles de bosques tropicales tienen algunos valores similares. La temperatura es altamente influyente en la adquisición de nutrientes, la cual es importante para el crecimiento de los árboles. Por lo tanto, la tasa de crecimiento puede disminuir para árboles tropicales en temperaturas bajas y puede aumentar para plantas de páramo en temperaturas altas. Es importante saber que, en

algunos casos, la temperatura óptima de crecimiento es parecida para árboles tropicales y plantas de páramo (Körner, 2003).

El acondicionamiento de *Polylepis pauta* al bosque del Inga es evidente por su capacidad de crecer a mayor tasa que *Polylepis incana* (Figura 9b). Además, a lo largo del año y medio de la fase de campo se pudo observar que *P. pauta* se encontraba en estado de floración frecuentemente mientras que *P. incana* no se observó en estado de floración a lo largo del estudio. Sin embargo, las dos especies muestran similares picos de crecimiento (Figura 9a). Mostrando que existe un factor en común que está determinando su patrón de crecimiento independiente de cual especie esté creciendo a mayor o menor tasa.

En muchas ocasiones el crecimiento de los árboles depende de patrones anuales de lluvia (Palmer y Ogden, 1983), sin embargo, la pluviosidad en el páramo del Inga se mantuvo relativamente constante a lo largo de los años 2008/2009 (Figura 17a). Los picos de mayor incremento en el crecimiento radial fueron en (enero 2009) febrero del 2009 y octubre del 2009 (Figura 9a), previo a cada uno de estos momentos de crecimiento hubo un aumento en la pluviosidad. No obstante, la respuesta de los árboles a los factores climáticos puede ser muy variable en su crecimiento, por lo que se debe tener información anterior del clima de esa localidad para poder determinar si el patrón de crecimiento se debe al patrón climático presente (Villalba y Veblen, 1997).

La presencia de *Polylepis reticulata* en el bosque del Chimborazo crea un ligero contraste al arenal circundante pero su ubicación entre grietas rocosas, indica una conformación favorable para los árboles, según Simpson (1979 y 1986) y Troll (1929), por la creación de microhabitats. Sin embargo, los efectos del borde de bosque se perciben de una manera consistente a diferencia de los bosques compactos y densos, como el bosque del Inga, en donde los árboles dentro del bosque están expuestos a condiciones favorables para su crecimiento.

El crecimiento en *P. reticulata* fue menor que en las especies del bosque del Inga. Además los árboles del Chimborazo tuvieron una etapa de disminución en su crecimiento. Esta característica es importante en los árboles y usualmente se relaciona con momentos de estrés hídrico (Pérez *et al.*, 2009). Sin embargo, en el caso de *P. reticulata* la pluviosidad en esta época era alta, por lo que no puede considerarse como factor influyente en su crecimiento. Por otro lado, la capacidad de retener el agua en el suelo (la capacidad de campo) si es un factor clave.

Los efectos del borde de bosque también pueden ser causantes de un crecimiento lento. El viento, la radiación solar y la capacidad de campo pueden ser factores que perjudiquen al árbol. La velocidad del viento reduce la capa limítrofe, la cual protege a la hoja en contra de pérdida de agua. La radiación aumenta la temperatura de la hoja provocando que la hoja la baje por medio de la transpiración. La capacidad de campo es un factor importante ya que al ser un bosque ubicado en una cuesta, el agua tiende a bajar hacia el valle, si la capacidad de campo es baja no va a poder retener el agua, siendo el suelo en el Chimborazo arenoso y poroso tiene una baja capacidad de campo (Larcher, 1995; Salisbury, 1985). Por lo tanto, existe menos disponibilidad de agua en el Chimborazo que en el Inga (Figura 18).

El agua es un factor importante en relación a la tasa de crecimiento de los troncos; la cantidad de agua presente en los puntos alrededor de los árboles está correlacionado con la distancia al borde de bosque (Figura 19). Mostrando que existe una gran importancia en la ubicación de los árboles dentro del bosque. En los páramos las temperaturas más extremas están a los 15 cm sobre el suelo, siendo el sitio con las condiciones fisiológicamente más estresantes. Las plantas de páramo están bastante adaptadas a estas condiciones (Rundel *et al.*, 1994), sin embargo plántulas de árboles como *Polylepis* son afectadas. Por esta razón las plántulas de *Polylepis* no crecen a mas de 8 m del bosque

(Cierjacks *et al.*, 2007). La disponibilidad de agua aumenta dentro del bosque, por lo tanto es un factor ligado a la ubicación de los árboles.

La longitud de las ramas es una herramienta útil para conocer los modelos de crecimiento de los árboles, además, esta característica difiere en cuanto a la ubicación del árbol en el bosque, por ejemplo, si está en sombra o en sol (Kempf y Pickett, 1981). El crecimiento de las ramas puede indicar si el árbol tiene un buen rendimiento ya que la fase vegetativa aporta con el mayor crecimiento en el árbol al llegar a su pico metabólico (fotosíntesis, respiración y toma de minerales) (Larcher, 1995). Por lo tanto, el bajo rendimiento de *P. reticulata* fue dado por un menor crecimiento de sus ramas y *P. pauta* y *P. incana* tuvieron un rendimiento similar por sus semejanzas en tasas de crecimiento de ramas (Figura 11).

La toma de agua es muy importante en la fase vegetativa ya que sin la presión de turgor adecuada la extensión celular no puede ocurrir (Larcher, 1995); la falta de agua puede estimular niveles elevados de Ácido Abscísico (ABA), la hormona antagónica de la estimulación del crecimiento (Larcher, 1995; Salisbury, 1985). Por lo tanto, este factor influye sobre la tasa de crecimiento de las ramas (Tabla 2). El bajo crecimiento de las ramas en *P. reticulata* puede estar atribuido a la poca cantidad de agua en el suelo del Chimborazo. Igualmente, esto explica que el crecimiento en las ramas de *P. incana* y *P. pauta* sea similar. La distinción entre las dos especies encontradas en el Inga muestra que existe un efecto de especie.

La diferencia en los factores abióticos de los dos sitios fue el determinante de muchos factores con respecto al crecimiento de los árboles. Las temporadas de mayor pérdida/ganancia de hojas fueron diferentes en Inga y en el Chimborazo. En el bosque del Inga, ambas especies tuvieron etapas similares de mayor pérdida/ganancia de hojas, puede deberse a un aumento de nutrientes en el suelo, permitiendo este intercambio. Por otro

lado, en el Chimborazo la producción de hojas fue significativamente más baja que en las especies del Inga. Además, existieron menores picos de intercambio en *P. reticulata* causando una longevidad más larga. Esto muestra que la cantidad de nutrientes es menos accesible en el Chimborazo y que los pocos nutrientes obtenidos tienen que ser invertidos en el mantenimiento de las hojas, ya que no puede ocurrir una producción continua, asegurando que la fotosíntesis sea la más eficiente posible.

Se intentó analizar la relación entre el intercambio de hojas y la tasa de crecimiento de las ramas, ya que la elongación de una rama usualmente ocurre durante el mismo periodo de la producción de follaje nuevo (Larcher, 1995). Sin embargo, no hubo ninguna relación entre estos dos parámetros, pero se observó una gran variabilidad en esta relación. Esto implica que en los bosques de *Polylepis* el crecimiento de las ramas y el intercambio de hojas dependen de factores diferentes. La disponibilidad de agua es importante en el crecimiento de ramas pero la cantidad de nutrientes y luz es importante para la producción de hojas (Larcher, 1995).

6.2. VARIABILIDAD EN LAS TASAS DE CRECIMIENTO DE LOS ÁRBOLES

Existe una gran variabilidad en las tasas de crecimiento de ramas y troncos para los árboles de cada especie. Al comparar estas dos tasas se puede ver que en realidad no existe una relación entre ambos (Figura 12a-12c). Los árboles de cada bosque tienen diferentes tasas de crecimiento, sugiriendo que esta variabilidad es causada por factores que no son similares para todos los árboles del bosque, como la disponibilidad de agua y, consecuentemente, la ubicación del árbol en el bosque.

La variabilidad en el crecimiento de los árboles, posiblemente está atribuido a las diferencias en sus edades, las cuales no necesariamente están relacionadas a sus diámetros.

La diferencia en edades puede causar diferencias intraespecíficas en sus tasa de crecimiento (Lieberman *et al.*, 1985) ya que a diferentes edades, los árboles tienen distintas capacidades para aprovechar los nutrientes disponibles, por ejemplo, árboles que están entrando en senescencia limitan sus funciones metabólica y entran a un periodo de deterioro (Larcher, 1995). El conocimiento de las edades de las plantas de páramo es complejo por la falta de estacionalidad (Argollo *et al.*, 2004). Por lo tanto, es problemático hacer un estudio donde se puedan tomar árboles de edades congruentes.

Otro factor que influiría en la variación de las tasas de crecimiento es la altura del árbol y el porcentaje de su copa que se encuentra en el dosel. Este factor no fue incluido en este estudio, sin embargo, la estructura del dosel del bosque tiene la misma importancia en bosques alpinos que en bosques de tierras bajas. Este factor determina la cantidad de irradiación que recibe el árbol y es altamente relevante por su fuerte vínculo con la fotosíntesis. Un aumento en su tasa fotosintética equivale a un aumento en la productividad, y por lo tanto, un aumento en la tasa de crecimiento de la planta (Körner, 2003).

6.3. DESCOMPOSICIÓN

La descomposición en los sitios del Chimborazo y el Inga tuvo una tendencia exponencial negativa. Las especies en el bosque del Inga presentaron una descomposición de aproximadamente la mitad de su hojarasca (biomasa descompuesta = 46%) mientras que en el Chimborazo se descompuso solo el 18%. Los bosques de alta montaña y tundras pueden tomar décadas en descomponer toda la hojarasca producida, sin embargo, el bosque del Inga puede tomar dos años en descomponer toda su hojarasca, asimilándose a los bosques deciduos de zonas templadas donde la descomposición toma de 2 a 4 años

(Larcher, 1995; Seastedt *et al.*, 2001). En los bosques de tierra baja la descomposición puede ser de hasta 95% de su hojarasca cada año (Larcher, 1995).

Existe una diferencia altamente significativa entre las tres especies utilizadas en el estudio, sin embargo, la diferencia principal se encuentra entre las especies del Inga y Chimborazo. *Polylepis reticulata* tuvo la menor descomposición de las tres especies, esto se atribuye a las condiciones climáticas del Chimborazo, como humedad del suelo y temperatura, ya que son mejores pronosticadores en la tasa de descomposición que la calidad de su materia orgánica (Cortez, 1998; Meentemeyer, 1978). Además, se corrobora con la tasa de descomposición de los controles del campo y el laboratorio la cual fue mayor en el Inga (17% en el campo) que en el Chimborazo (3% en el campo). Sin embargo, en el laboratorio las diferencias fueron leves, por lo tanto, existe una fuerte interacción entre condiciones ambientales y la calidad en la biomasa.

La tasa de descomposición depende de la facilidad de descomposición de la materia orgánica (Larcher, 1995) y se observa en la poca diferencia de la descomposición para cada especie en ambos sitios (descomposición en el laboratorio), ya que cuando no están los factores climáticos naturales, la composición de la hojarasca establece la tasa en que va a ocurrir la descomposición. Por otro lado, *P. incana* tuvo una tasa de descomposición en el campo más alta que *P. pauta*, esto indica que tiene una mejor calidad de biomasa y, por lo tanto, una mejor reabsorción de nutrientes (Coûteaux *et al.*, 1995; Rejmánková y Houdková, 2006).

La producción de nueva hojarasca determina la dinámica en la descomposición de los bosques (Larcher, 1995). La tasa de descomposición se relaciona con el intercambio de hojas. En suelos tropicales y alpinos la disrupción del equilibrio entre la descomposición de la materia orgánica y la producción de hojarasca puede causar graves problemas de deterioro (Larcher, 1995). Las especies del bosque del Inga tuvieron un mayor intercambio

foliar y una mayor descomposición, lo que indica que el suelo en el Inga está en constante desarrollo, por otro lado, el bajo nivel de intercambio foliar junto con la baja tasa de descomposición indican que el suelo en el Chimborazo está sujeto a deterioro.

El estado del suelo depende de las comunidades de invertebrados presentes. La estructura de las comunidades de invertebrados depende de factores físicos y químicos del suelo como el pH, la temperatura y la composición nutricional. Por lo tanto, la descomposición está fuertemente ligada a la actividad metabólica microbiana (Körner, 2003). Este factor tiene una gran importancia en la explicación de las diferencias entre las tasas de descomposición y en la evaluación del estado del suelo, sin embargo, no se incluyó en este estudio. La actividad microbiana es más lenta en los páramos que en los bosques tropicales, ya que la composición nutricional disminuye mientras aumenta la altitud. Esto determina que en la descomposición en los páramos sea más lenta que en los bosques tropicales (Körner, 2003; Larcher, 1995).

7. CONCLUSIONES

En este estudio se pudo analizar la distribución compleja de las especies de *Polylepis*; la forma en que las especies que habitan estos sitios se comportan provee información valiosa para entender cuales serían los mejores hábitats para estos árboles. Evidentemente, el páramo del Inga tiene las características más apropiadas para el crecimiento del bosque, a pesar de estar ubicado en el tope de un cerro. Por otro lado, el páramo del Chimborazo tiene características menos apropiadas para el crecimiento de estos árboles, a pesar de su ubicación entre grietas rocosas donde está protegido contra el viento.

Los bosques de *Polylepis* tienen una cualidad fundamental, almacena grandes cantidades de agua en los suelos de los páramos (Fjeldså y Kessler, 1996). Se puede observar que el agua es un determinante en cuanto al crecimiento general del árbol. La importancia de mantener los bosques de *Polylepis* recae en la manera que estos árboles mantienen el agua y captan y fijan los nutrientes.

La diferencia entre las tres especies estudiadas muestra que existe un claro efecto de especie en todos los experimentos, determinando que cada especie se ha adaptado a condiciones particulares y apoyaría a la elaboración de los diferentes grupos evolutivos. Además, la variabilidad del crecimiento de los individuos en cada especie sugiere que los bosques de *Polylepis* pueden estar conformados por árboles de muchas edades.

El uso de los dendrómetros dio resultados confiables ya que muchos de los resultados esperados fueron obtenidos. Sin duda este método es eficiente para la cuantificación del crecimiento de los árboles en sitios sin estacionalidad, donde la dendrocronología no es siempre útil. Además, por medio de esta metodología, este estudio contribuyó con información útil para recomendar mejores formas de manejo y conservación de las especies de *Polylepis*.

8. RECOMENDACIONES

- Para poder complementar la información reportada en este estudio se debería analizar las relaciones hídricas dentro de los árboles de estos bosques que contribuiría para conocer los mecanismos de almacenamiento del agua proveniente de la atmósfera en el suelo y en la vegetación.
- Para conocer con precisión las épocas de floración y las épocas de crecimiento vegetativo es necesario hacer un estudio de fenología y biología reproductiva para así tener un conocimiento integral de los factores que influyen sobre el crecimiento de los árboles de *Polylepis*.
- Se debería analizar los componentes nutricionales, microbianos y químicos del suelo y de las hojas y asociarlo con la descomposición y la producción de hojas para entender mejor como se está produciendo la reabsorción de nutrientes y en que estructuras se están utilizando.
- Se debería establecer estaciones meteorológicas de los diferentes sitios de estudio para así poder correlacionar el clima con el crecimiento y poder determinar qué eventos climáticos están afectando el crecimiento de éstos.
- Se sugeriría utilizar *Polylepis pauta* y *Polylepis incana* en programas de reforestación por su aprovechamiento adecuado de nutrientes y su mejor tasa de crecimiento.
- Se debería estudiar la variabilidad de las edades de los árboles en los bosques de *Polylepis* por medio de un monitoreo continuo y a largo plazo de crecimiento para obtener las tasas de crecimiento para cada edad y así tratar de explicar la variabilidad en su crecimiento.

9. LITERATURA CITADA

- Aerts, R. 1989. The effect of increased nutrient availability on leaf turnover and aboveground productivity of two evergreen ericaceous shrubs. *Oecologia* 78 (1): 115-120.
- Aerts, R. 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos* 79: 439-449.
- Aerts, R., Chapin, F. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30:1-67.
- Andrén, O., Bengtsson, J., Clarholm, M. 1995. Biodiversity and species redundancy among litter decomposers. En: *The significance and regulation of soil biodiversity* (Collins, H., Robertson, G., Klug, M., eds.) pp. 141-151. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands.
- Argollo, J., Soliz, C., Villalba, R. 2004. Potencialidad dendrocronológica de *Polylepis tarapacana* en los Andes Centrales de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 39(1): 5-24.
- Azócar, A., Rada, F., García-Núñez, C. 2007. Functional characteristics of the arborescent genus *Polylepis* along a latitudinal gradient in the high Andes. *Interciencia* 32 (10): 663-668.

- Bader, M.Y. 2007. Tropical alpine treelines; how ecological processes control vegetation patterning and dynamics. PhD. Thesis. Wageningen University. Wageningen, The Netherlands.
- Beltrán, K., Salgado, S., Cuesta, F., León-Yáñez, S., Romoleroux, K., Ortiz, E., Cárdenas, A. y Velástegui, A. 2009. Distribución Espacial, Sistemas Ecológicos y Caracterización Florística de los Páramos en el Ecuador. EcoCiencia, Proyecto Páramo Andino y Herbario QCA. Quito, Ecuador.
- Beniston, M., Diaz, H.F., Bradley, R.S. 1997. Climatic change at high elevation sites: an overview. *Climatic Change* 36: 233–251.
- Bitter, G. 1911. Die Gattung *Acaena*. Vorstudien zu einer Monographie. *Bibl. Bot.* 17. (74): 1-336.
- Botkin, D. 1993. *Forest dynamics: an ecological model*. Oxford University Press, Inc. New York, U.S.A.
- Chapin, F. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233-260.
- Cierjacks, A., Wesche, K., Hensen, I. 2007. Potential lateral expansion of *Polylepis* forest fragments in central Ecuador. *Forest Ecology and Management* 242: 477–486.

- Cook, E.R., Kairiukstis, L.A. 1990. Methods of dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences. Kluwer Academic Publishers.
- Cortez, J. 1998. Field decomposition of leaf litters: relationships between decomposition rates and soil moisture, soil temperature and earthworm activity. *Soil Biology and Biochemistry* 30(6): 783-793.
- Coûteaux, M., Bottner, P., Berg, B. 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 63-66.
- Ellenberg, H. 1958. Wald oder Steppe? Die natürliche Pflanzendecke der Anden Perus. *Umschau* pp. 645-681.
- Enriquez, S., Duarte, C., Sandjensen, K. 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms-the importance of detritus C-N-P content. *Oecologia* 94: 457-471.
- Environmental Measuring Systems. 2008. Dendrometer Incremento Sensor DB20. EMS Brno. Czech Republic.
- Fjeldså, J. 2002. *Polylepis* Forests-Vestiges of a Vanishing Ecosystem in the Andes. *Ecotropica* 8: 111-123.

- Fjeldså, J., M. Kessler. 1996. Conserving the Biological Diversity of *Polylepis* woodlands of the highlands of Peru and Bolivia. A Contribution to Sustainable Natural Resource Management in the Andes. NORDECO. Copenhagen, Denmark.
- Güsewell, S., Freeman, C. 2005. Nutrient limitation and enzyme activities during litter decomposition of nine wetland species in relation to litter N : P ratios. *Functional Ecology* 19: 582–593.
- Hensen, I. 1994. Estudios ecológicos y fenológicos sobre *Polylepis besseri* Hieron. en la Cordillera Oriental Boliviana. *Ecología en Bolivia* 23: 21-32. Bolivia.
- Hickey, M., King, C. 2000. *The Cambridge Illustrated Glossary of Botanical Terms*. Cambridge University Press. United Kingdom.
- Hikosaka, K. 2005. Leaf Canopy as a Dynamic System: Ecophysiology and Optimality in Leaf Turnover. *Annals of Botany* 95: 521-533.
- Iglesias, J.E. 2006. Germinación de *Polylepis incana* Kunth y *Polylepis pauta* Hieron. En vivero y el límite superior del bosque. Tesis de Disertación de Licenciatura. Escuela de Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. PUCE.
- Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología (INAMHI). 2008. Anuario Meteorológico 2006, No. 46, Edición Especial. Dirección de Gestión de Desarrollo Organizacional. Quito, Ecuador.

- Kempf, J., Pickett, S. 1981. The Role of Branch Length and Angle in Branching Patterns of Forest Shrubs Along a Successional Gradient. *New Phytologist* 88:111-116.
- Kerr, M.S. 2004. A Phylogenetic and Biogeographic analysis of *Sanguisorbea* (Rosaceae), with emphasis on the Pleistocene radiation of the high Andean genus *Polyelypis*. Ph.D. Thesis. Faculty of the Graduate School of the University of Maryland
- Kessler, M. 1995. The genus *Polyelypis* (Rosaceae) in Bolivia. *Candollea* 50: 130-171.
- Kessler, M. 2002. “The *Polyelypis* Problem”: Where do we stand? *Ecotropica* 8:97-110.
- Kessler, M. 2006. Bosques de *Polyelypis*. En: *Botánica Económica de los Andes Centrales* (Moraes, M., Øllgaard, R., Kvist, L.P., Borchsenius, F. Y Balslev, H., eds) pp. 110 – 120. Universidad Mayor de San Andrés. La Paz, Bolivia.
- Kessler, M., Schmidt-Lebuhn, A.N. 2006. Taxonomical and distributional notes on *Polyelypis* (Rosaceae). *Organisms, Diversity and Evolution* 6(1): 1-10.
- Körner, C. 2003. *Alpine Plant Life, Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2da Edición. Springer. Germany.
- Kučera, J. 2007. *Dendrometer Increment Sensor DRL 26. User’s Manual*. Environmental Measuring Systems. Czech Republic.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Third Edition. Springer. Germany.

- Lauer, W., Rafiqpoor, M., Theisen, I. 2001. Physiogeographie, Vegetation und Syntaxonomie der Flora des Páramo de Papallacta (Ostkordillere Ecuador). Franz Steiner Verlag. Stuttgart, Germany.
- Lieberman, D., Lieberman, M. Hartshorn, G. y Peralta, R. 1985. Growth Rates and Age-Size Relationships of Tropical Wet Forest Trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*. 1:97-109.
- Longman, K., Jenkin, J. 1974. Tropical forest and its environment. Longman Group Ltd. London.
- Luteyn, J.L. 1992. Páramos: Why study them? En: Páramo, An Andean Ecosystem under Human Influence (Balslev, H. y Luteyn, J.L. eds.) pp. 1-14. Academic Press INC. Estados Unidos.
- Luteyn, J.L. 1999. Páramos a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. The New York Botanical Garden Press. New York, U.S.A.
- Macek, P., Macková, J., de Bello, F. 2009. Morphological and ecophysiological traits shaping altitudinal distribution of three *Polylepis* treeline species in the dry tropical Andes. *Acta Oecologica* 35: 778–785.
- Meentemeyer, V. 1978. Macroclimate and Lignin Control of Litter Decomposition Rates. *Ecology* 59: 465-472.

Mendoza, P.D. 2001. Efecto de la edad y el nivel altitudinal sobre la altura y diámetro de *Polylepis besseri* subsp. *besseri* Hieron en Sacha Loma (Mizque-Cochabamba). Tesis de Disertación de Licenciatura. Carrera de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias y Tecnología. Universidad Mayor de San Simón. Cochabamba, Bolivia.

Minga, D., Verdugo, A., Clavijo, X. y Chacón, G. 2008. Composición Florística, Productividad y Regeneración Natural en Bosques de Quinoa (*Polylepis* spp.) en el Parque Nacional Cajas, Cuenca-Ecuador. Herbario de Azuay-Universidad del Azuay. Cuenca, Ecuador.

Ogg, G. 2008. International Stratigraphic Chart. International Commission on Stratigraphy.

Palmer, J., Ogden, J. 1983. A dendrometer band study of the seasonal pattern of radial increment in kauri (*Agathis australis*). New Zealand Journal of Botany 21:121-126.

Partsch, S., Milcu, A., Scheu, S. 2006. Decomposers (Lumbricidae, Collembola) affect plant performance in model grasslands of different diversity. Ecology 8: 2548-2558.

Pérez, C., Carmona, M., Aravena, J., Fariña, J., Armesto, J. 2009. Environmental control and patterns of cumulative radial increment of evergreen tree species in montane,

temperate rainforests of Chiloé Island, southern Chile. *Austral Ecology* 34: 259-271.

Philander, S.H., Gu, D., Halpern, D., Lambert, D., Lau, N.C., Li, T. y R.C. Pakanowski. 1996. Why the ITZC is Mostly North of the Equator. *Journal of Climate* 9: 2958-2972.

Purcell, J. Brelsford, A., Kessler, M. 2004. The world's highest forest. *American Scientist* 92: 454 - 461.

Rada, F., García-Núñez, C., Boero, C., Gallardo, M., Hilal, M., González, J., Prado, F., Liberman-Cruz, M., y A. Azócar. 2001. Low-temperature resistance in *Polylepis tarapacana* at the highest altitudes in the world. *Plant, Cell and Environment* 24: 377-381.

Raven, P., Evert, R., Eichhorn, S. 2003. *Biology of Plants*. Sixth Edition. W.H. Freeman and Company. New York, U.S.A.

Reich, P., Walters, M., Ellsworth, D. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 94: 13730-13734.

Reich, P., Walters, M., Vose, J., Greshman, C., Volin, J., Bowman, W. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.

- Rejmánková, E., Houdková, K. 2006. Wetland plant decomposition under different nutrient conditions: what is more important, litter quality or site quality? *Biogeochemistry* 80: 245-262.
- Romoleroux, K. Cárate, D., Navarrete, H. 2008. Los bosques olvidados de los Andes. *Nuestra Ciencia* 10: 34-37.
- Romoleroux, K. 1996. Rosaceae. En: *Flora of Ecuador* vol. 56 (Harling, G. y Andersson, L., eds) pp. 1–152. University of Göteborg; Riksmuseum; Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Göteborg; Stockholm; Quito, Ecuador.
- Rundel, P., Smith, A., Meinzer, F. 1994. *Tropical Alpine Environments. Plant Form and Function*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Salisbury, F.B., Ross, C.W. 1985. *Plant Physiology* 3rd Edition. Wadsworth Publishing Company. Belmont, California.
- Sarmiento, G. 1986. Ecological Features of Climate in High Tropical Mountains. En: *High Altitude Tropical Biogeography* (Viulleumier, F. y Monasterio, M., eds) pp. 304-316. Oxford University Press, New York.
- Schmidt-Lebuhn, A., Kessler, M., Kumar, M. Promiscuity in the Andes: Species Relationships in *Polylepis* (Rosaceae, Sanguisorbeae) Based on AFLP and Morphology. *Systematic Botany* 31(3): 547-559)

- Schulze, E., Fuchs, M., Fuchs, M.I. 1977. Spatial distribution of photosynthetic capacity and performance in a mountain spruce forest of northern Germany. III. The significance of the evergreen habit. *Oecologia* 30:239-248.
- Seastedt, T., Walker, M., Bryant, D. 2001. Controls on decomposition processes in alpine tundra. En: *Structure and Function of an Alpine Ecosystem* (Bowman, W., Seastedt, W., eds.) pp. 222-235. Oxford University Press, Colorado.
- Simpson, B. 1979. A revision of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbea). *Smithsonian Contributions to Botany* 43: 62pp.
- Simpson, B. 1986. Speciation and Specialization of *Polylepis* in the Andes. En: *High Altitude Tropical Biogeography* (Viulleumier, F. y Monasterio, M., eds) pp. 304-316. Oxford University Press, New York.
- Tilman, D. 1984. Plant dominance along an experimental nutrient gradient. *Ecology* 65: 1445-1453.
- Troll, C. 1929. Die Cordillera Real. *Zr. Ges. f. Erdkunde Berlin* 7/8:279-312.
- Villalba, R., Veblen, T. 1997. Spatial and temporal variation in *Austrocedrus* growth along the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research* 27:580-597.

Wright, I., Reich, P., Westoby, M., Ackerly, D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavendar-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J., Navas, M., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V., Roumet, C., Thomas, S., Tjoelker, M., Veneklaas, E., Villar, R. 2004. The leaf economics spectrum worldwide. *Nature* 428: 821-827.

10.FIGURAS



Figura 1a. Bosque de *Polylepis incana* y *Polylepis pauta* en el páramo del Inga. La flecha muestra la ubicación del bosque estudiado.



Figura 1b. Bosque de *Polylepis reticulata* en el páramo del Chimborazo. La flecha muestra la ubicación del bosque estudiado.

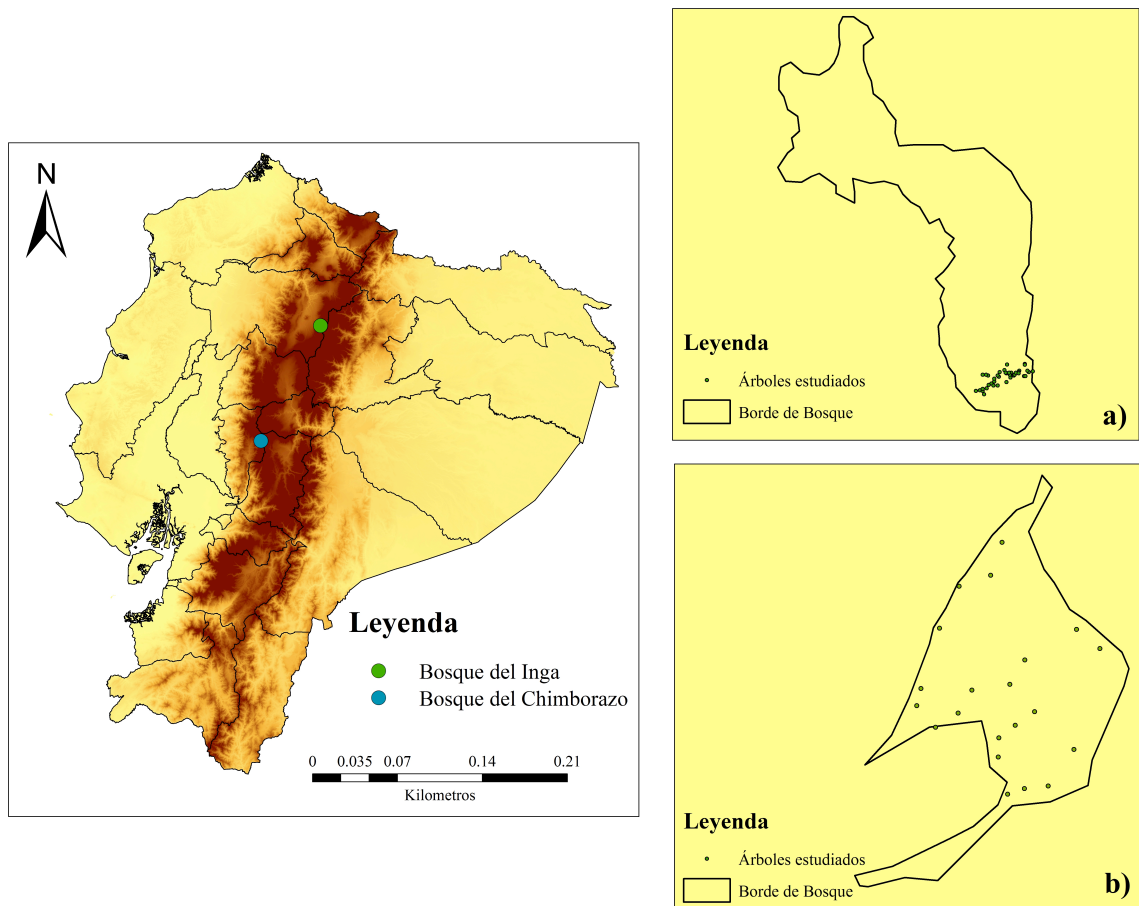


Figura 2. Mapa del área de estudio: a) mapa del bosque del Inga y ubicación de los árboles estudiados; b) mapa del bosque del Chimborazo y ubicación de los árboles estudiados



Figura 3. Foliolos e inflorescencia de *P. pauta*: a) envés de los foliolos; b) haz de los foliolos e inflorescencia



Figura 4. Foliolos e inflorescencia de *P. reticulata*: a) haz de los foliolos; b) inflorescencia



Figura 5. Foliolos e inflorescencia de *P. incana*: a) haz de los foliolos con marcas; b) inflorescencia



Figura 6a. Dendrómetro metálico instalado en árbol de *Polylepis reticulata*



Figura 6b. Registrador de datos instalado en árbol de *Polylepis reticulata*



Figura 7. Funda de nylon para la descomposición de hojas secas de las especies de *Polylepis*. Las flechas en rojo muestran cada cuadrado que compone la malla y su medida.



Figura 8. Pluviómetros: a) en el bosque del Inga; b) en el bosque del Chimborazo

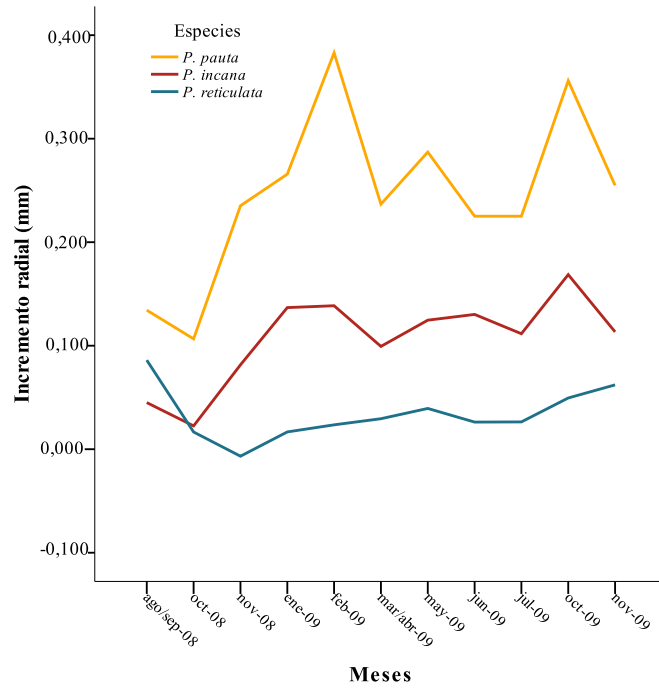


Figura 9a. Medias de incremento radial a lo largo de un año y medio para las tres especies de *Polylepis*

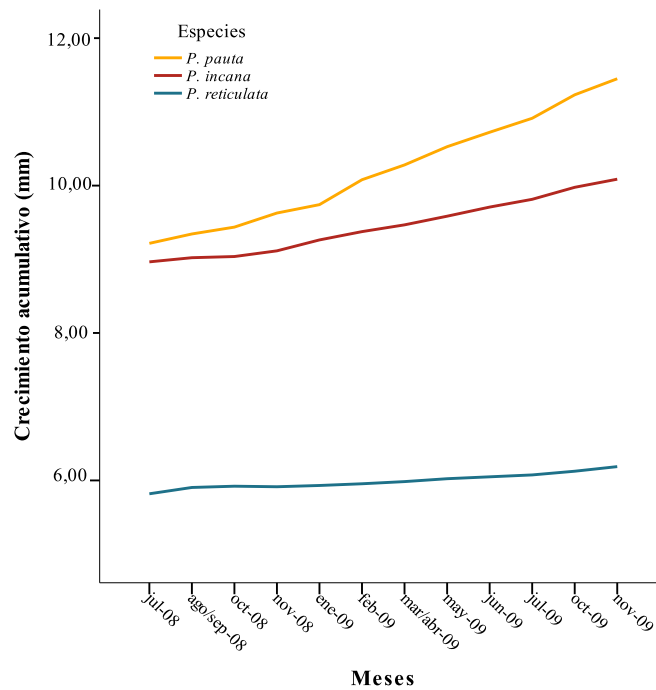


Figura 9b. Incremento radial acumulativo para las tres especies de *Polylepis* a lo largo de un año y medio

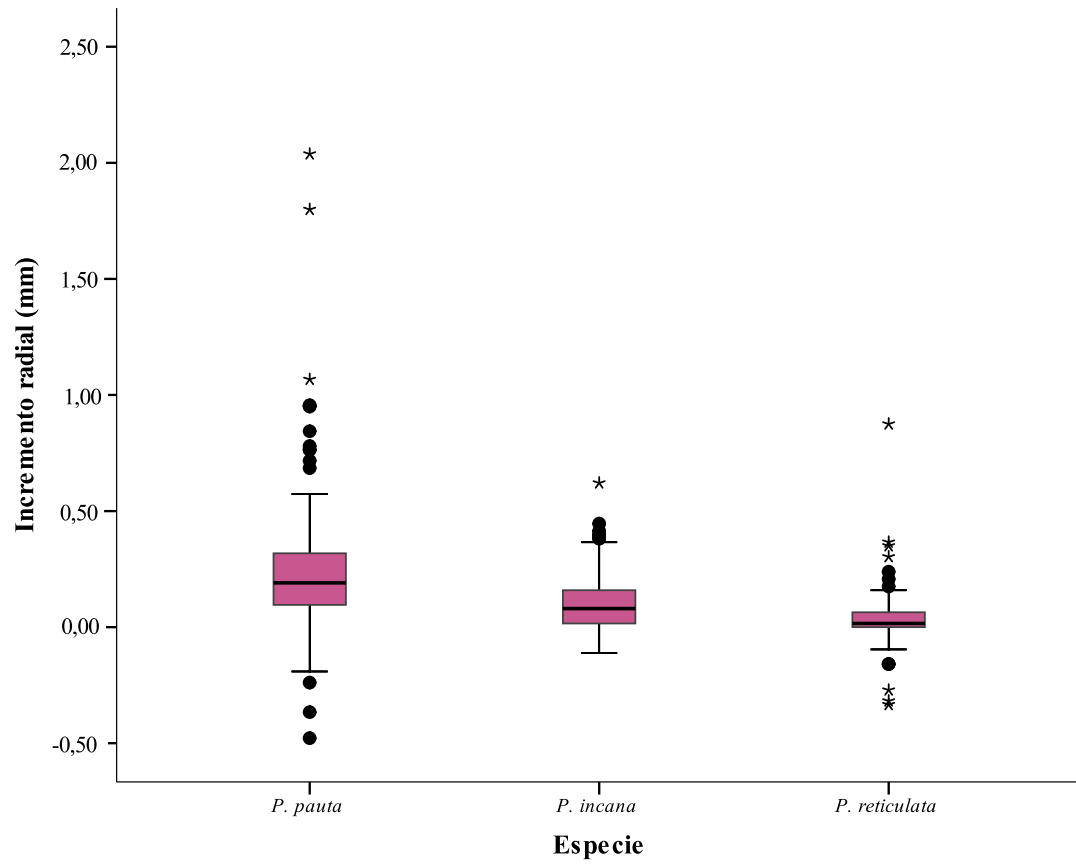


Figura 10. Gráfico de caja y bigote de las medias para el incremento radial de las tres especies de *Polylepis*

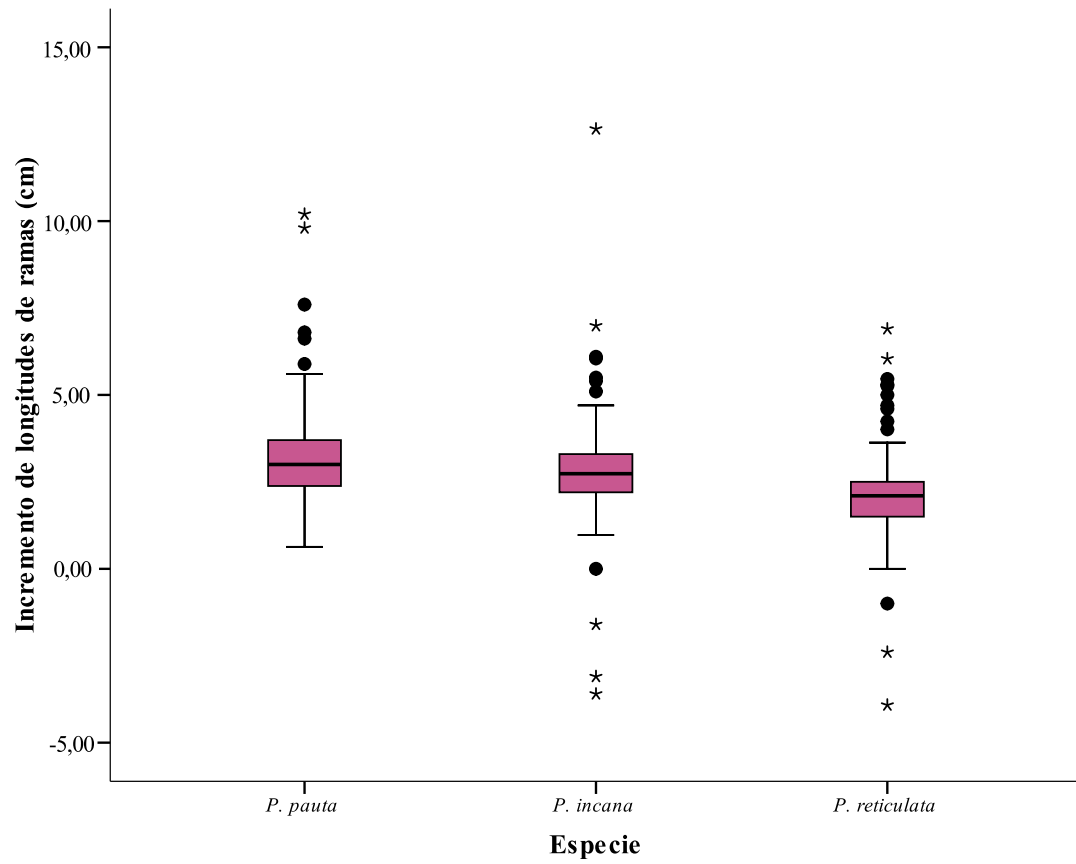


Figura 11. Gráfico de caja y bigote de las medias para el incremento de ramas para las tres especies de *Polylepsis*

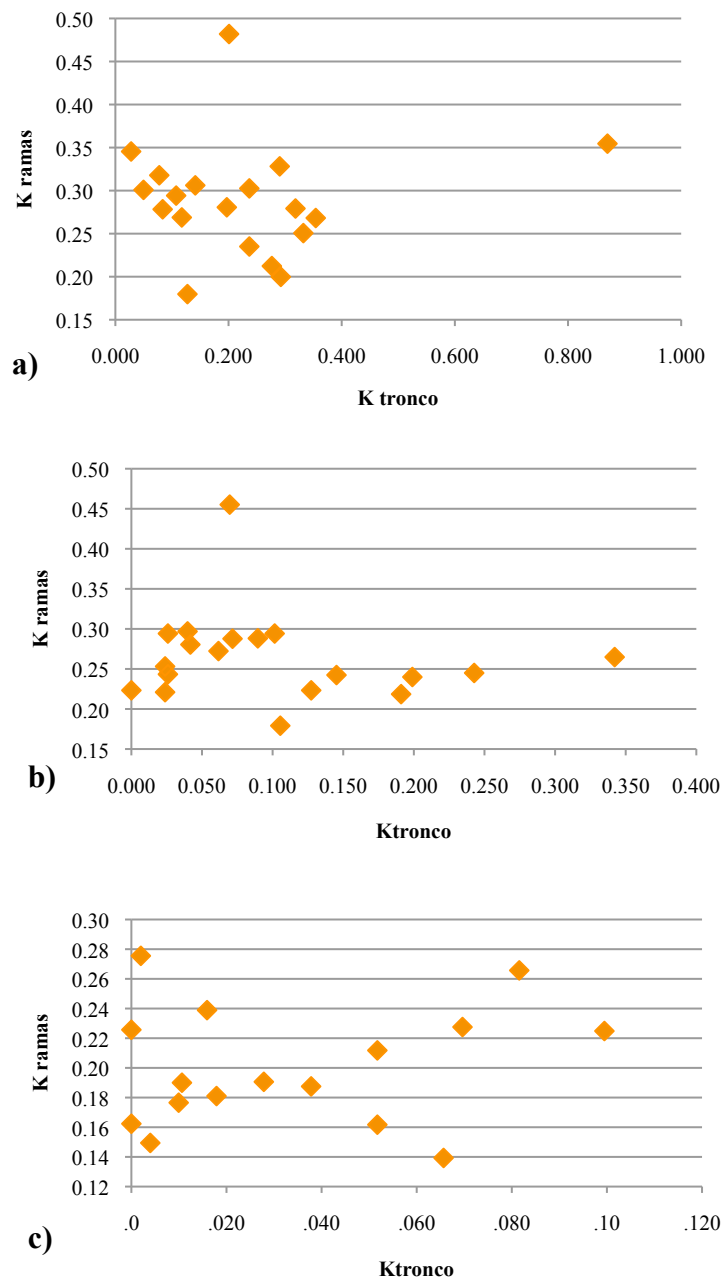
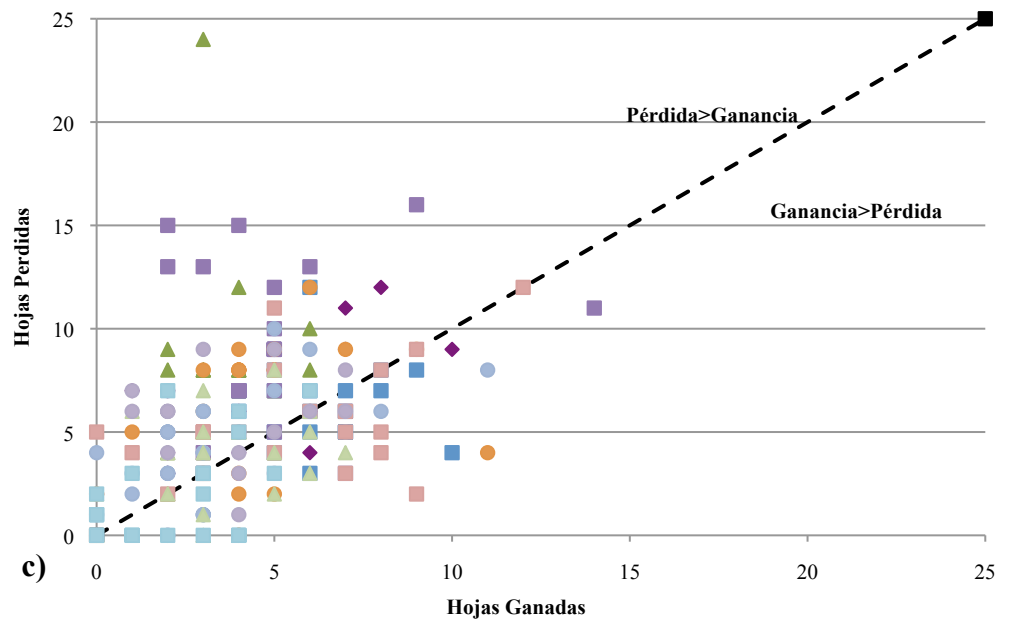
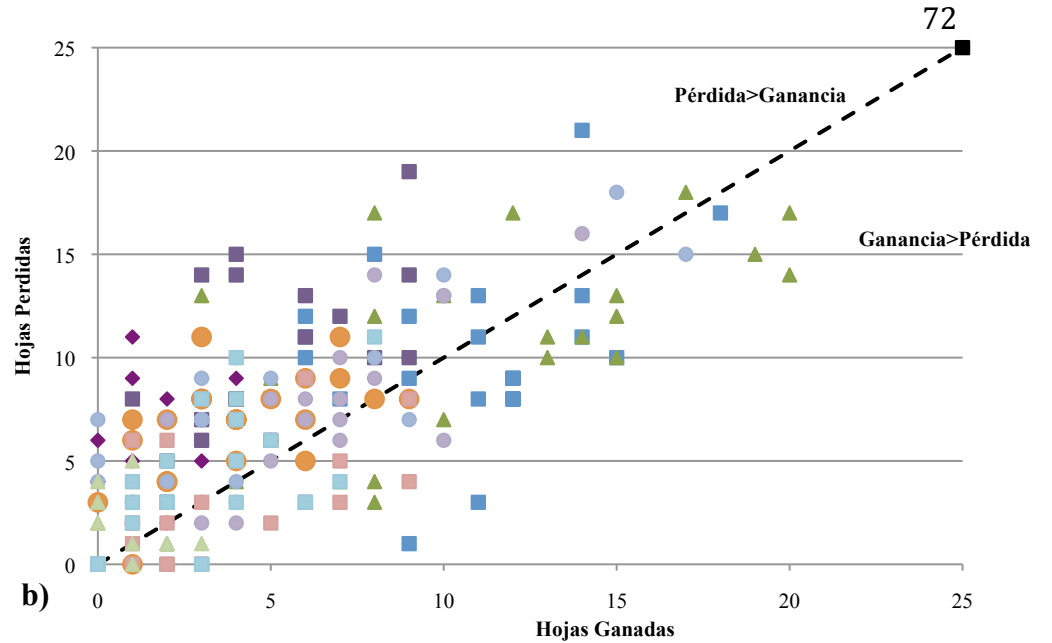
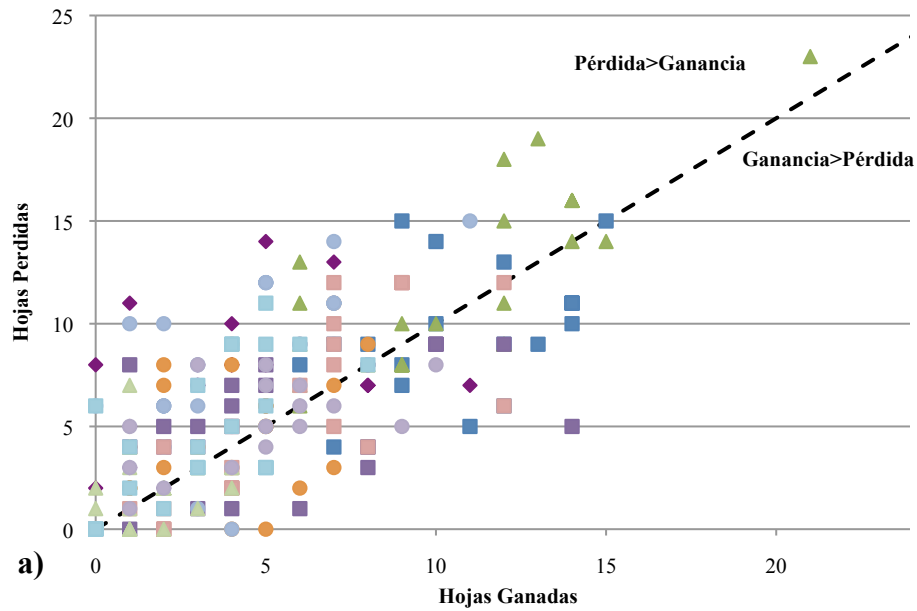


Figura 12. Relación del crecimiento de las ramas y el crecimiento de los troncos de los árboles de: a) *P. pauta*, b) *P. incana* y c) *P. reticulata*



- Octubre 08
- ◆ Febrero 09
- Junio 09
- Noviembre 09
- ▲ Noviembre 08
- Marzo-Abril 09
- ▲ Julio 09
- Enero 09
- Mayo 09
- Octubre 09

Figura 13. Gráficos de dispersión XY para pérdida/ganancia de hojas en: a) *Polylepis pauta*, b) *Polylepis incana* y c) *Polylepis reticulata* en el tiempo. Cada punto representa el intercambio foliar de cada uno de los árboles estudiados en los diferentes meses.

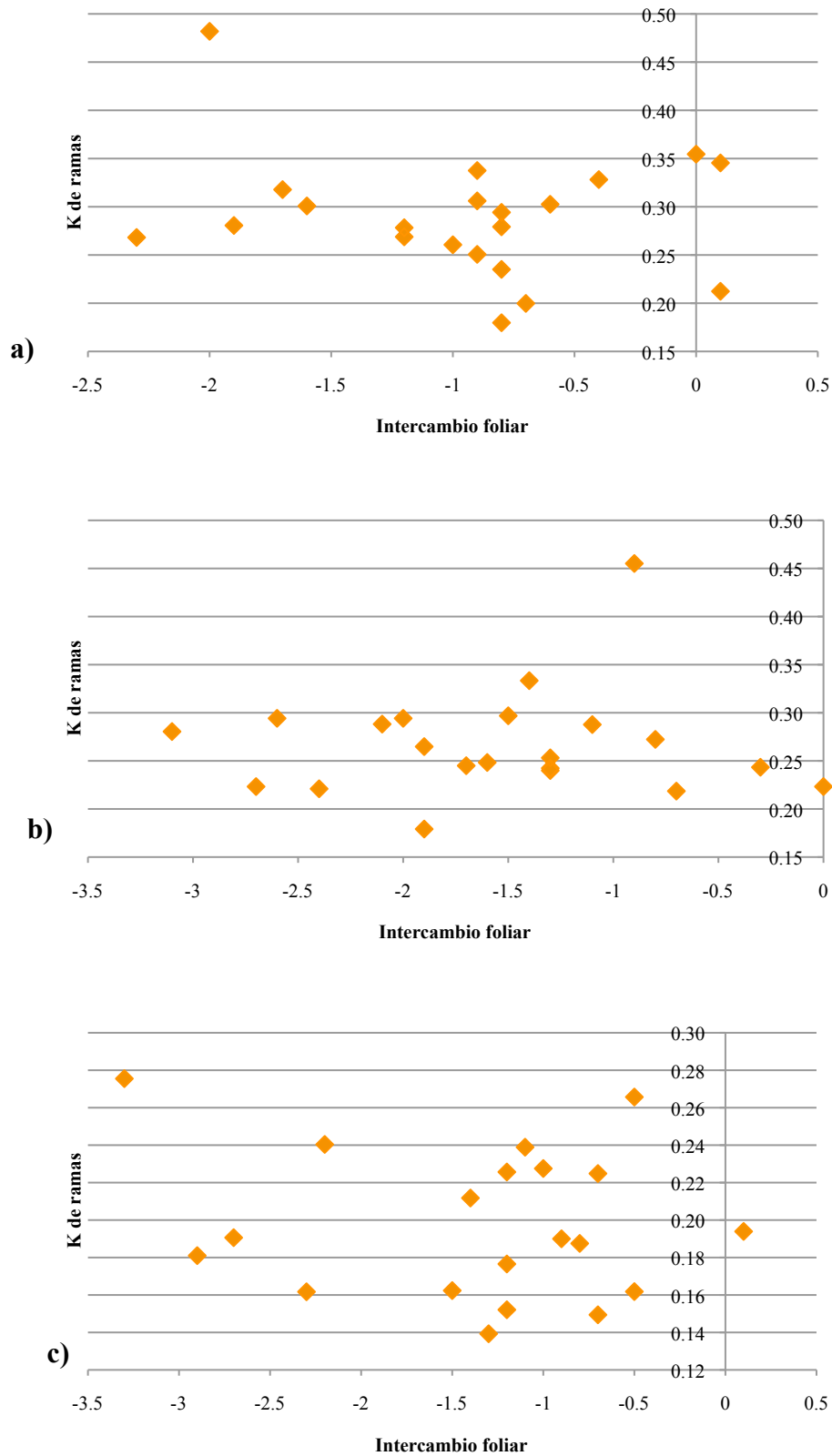


Figura 14. Relación del K_r y el intercambio de hojas de los árboles de: a) *P. pauta*, b) *P. incana* y c) *P. reticulata*

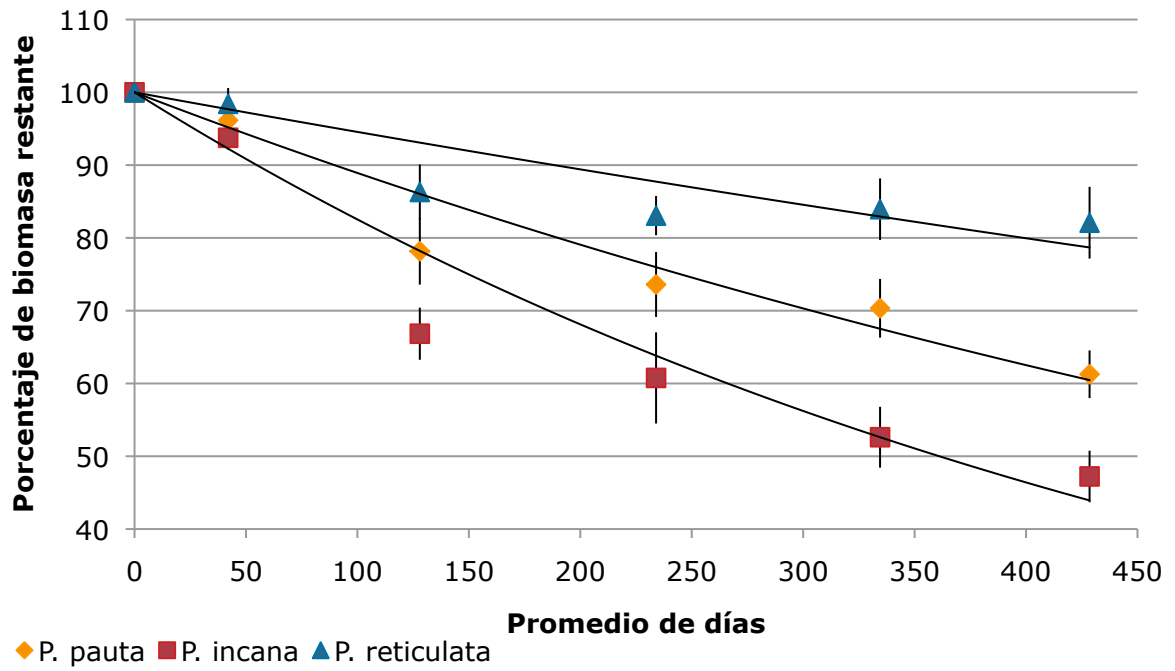


Figura 15. Medias de porcentaje de biomasa restante de la descomposición para las tres especies de *Polylepis* a los largo de un promedio de días

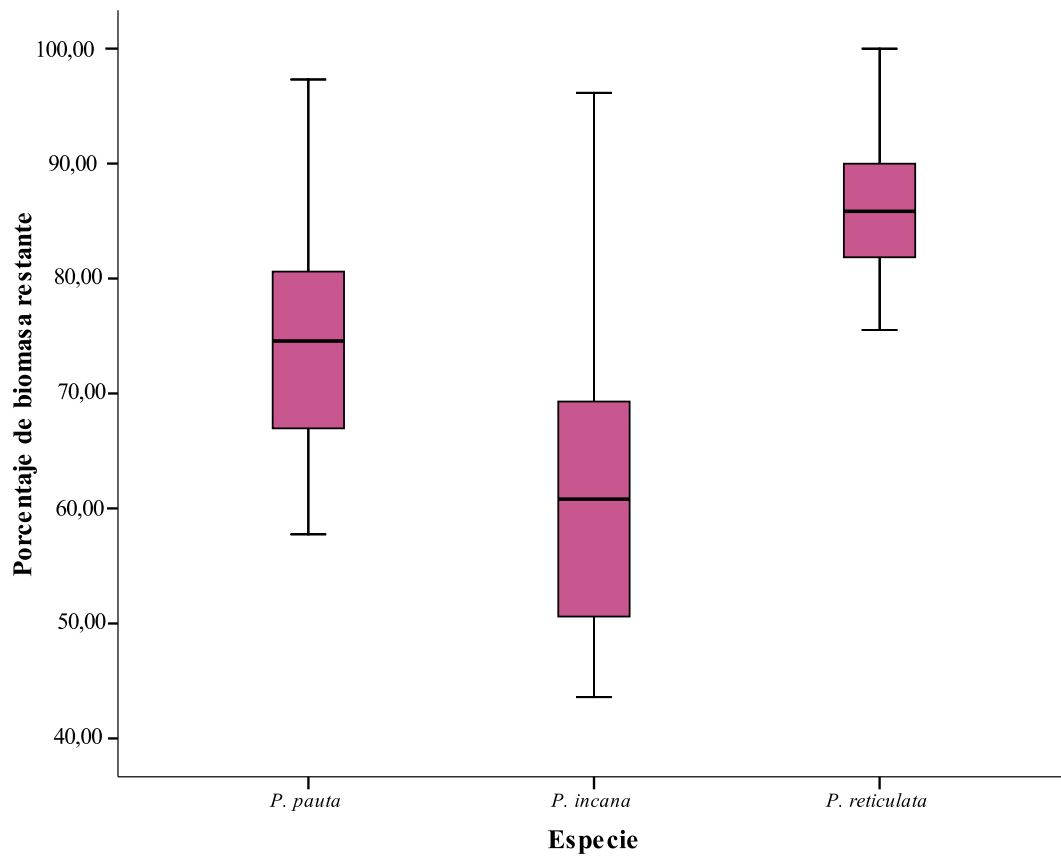


Figura 16. Gráfico de caja y bigote para el porcentaje de biomasa restante en la descomposición de campo para las tres especies de *Polylepis*

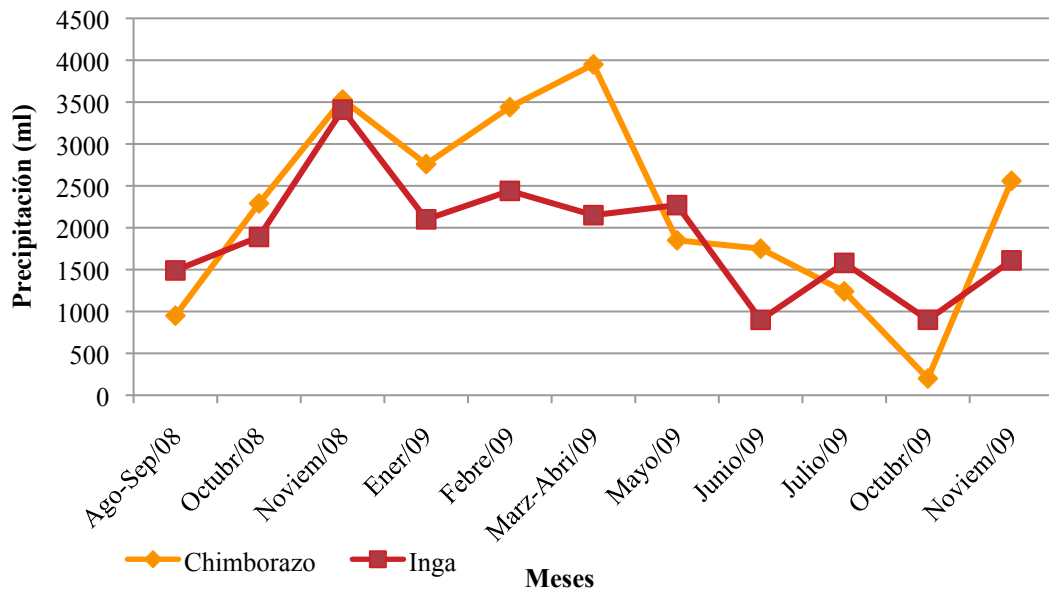


Figura 17a. Precipitación para los dos sitios de estudio durante el año de muestreo

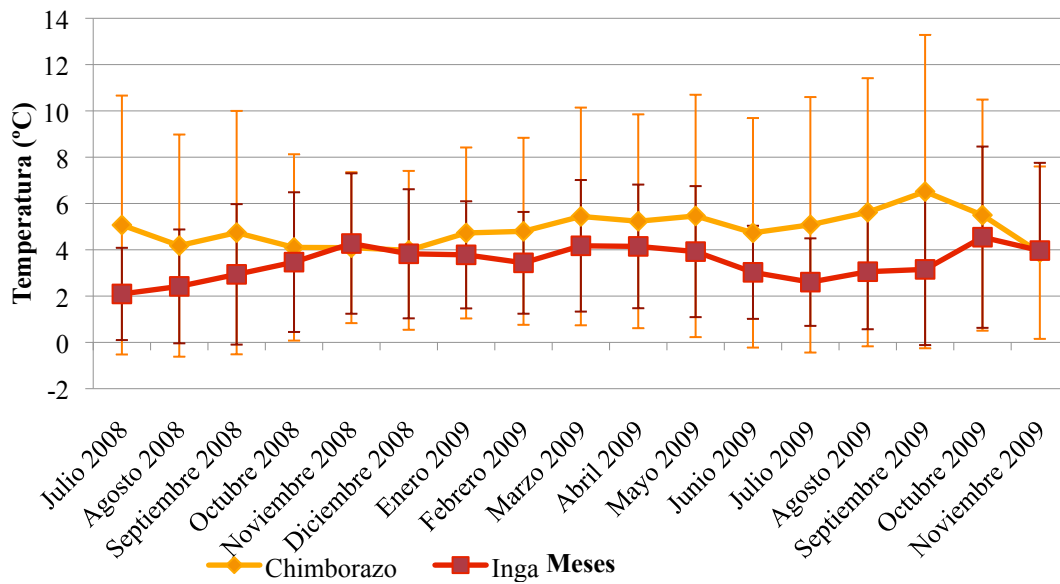


Figura 17b. Temperatura promedio por mes para los dos sitios durante el año de muestreo

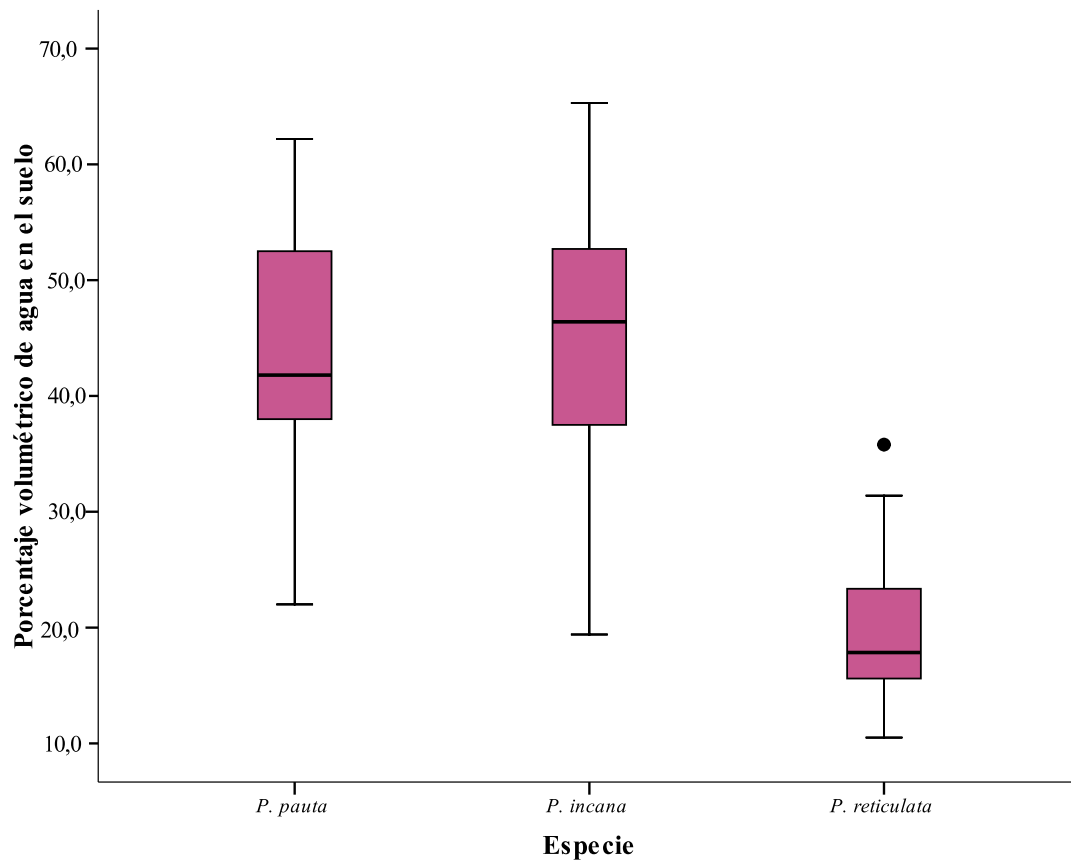


Figura 18. Gráfico de caja y bigote para el porcentaje volumétrico de agua en el suelo para las tres especies estudiadas

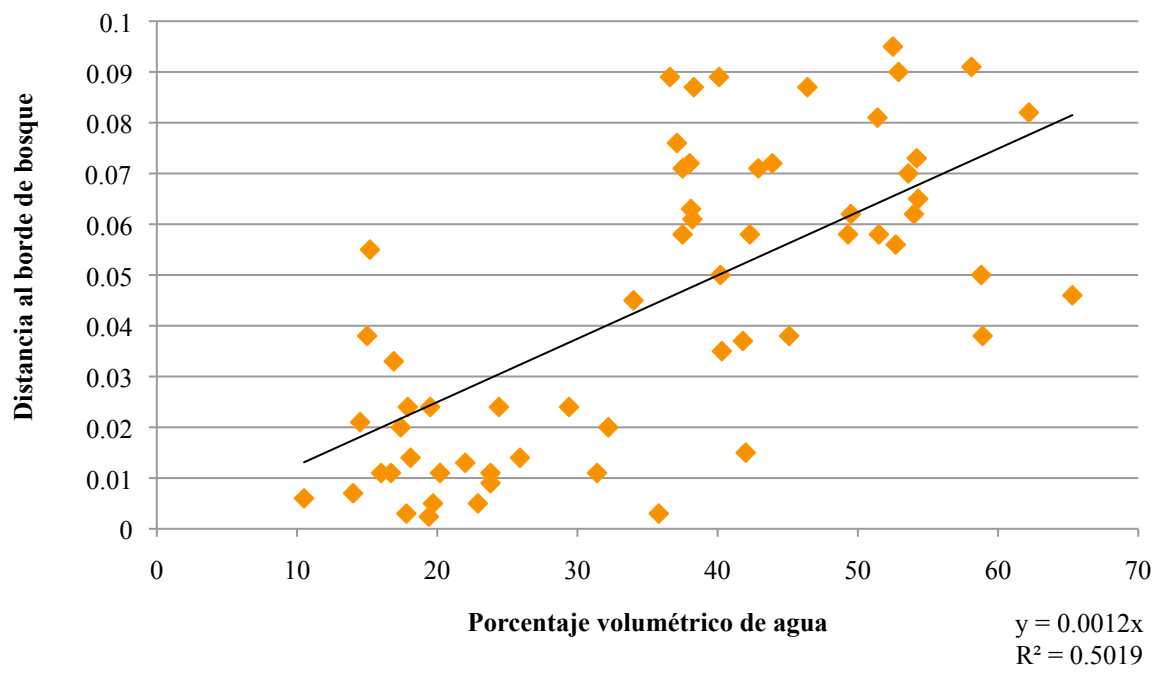


Figura 19. Relación entre el porcentaje volumétrico de agua y la distancia hasta el borde del bosque

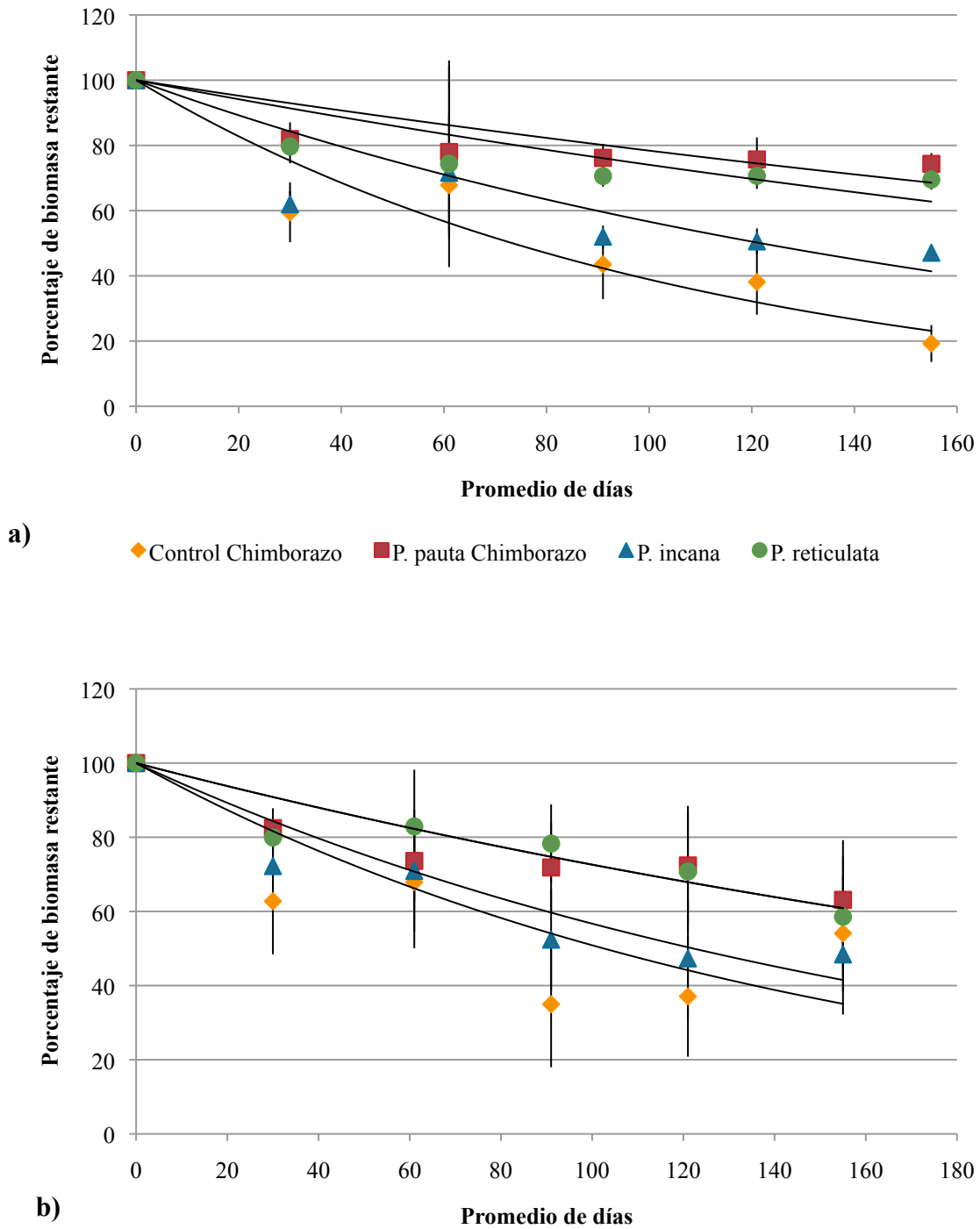


Figura 20. Medias de porcentajes de biomasa restante de la descomposición para las especies de *Polylepis* incluyendo al control para los cinco meses de muestreo en: a) el sitio del Chimborazo y b) el sitio del Inga

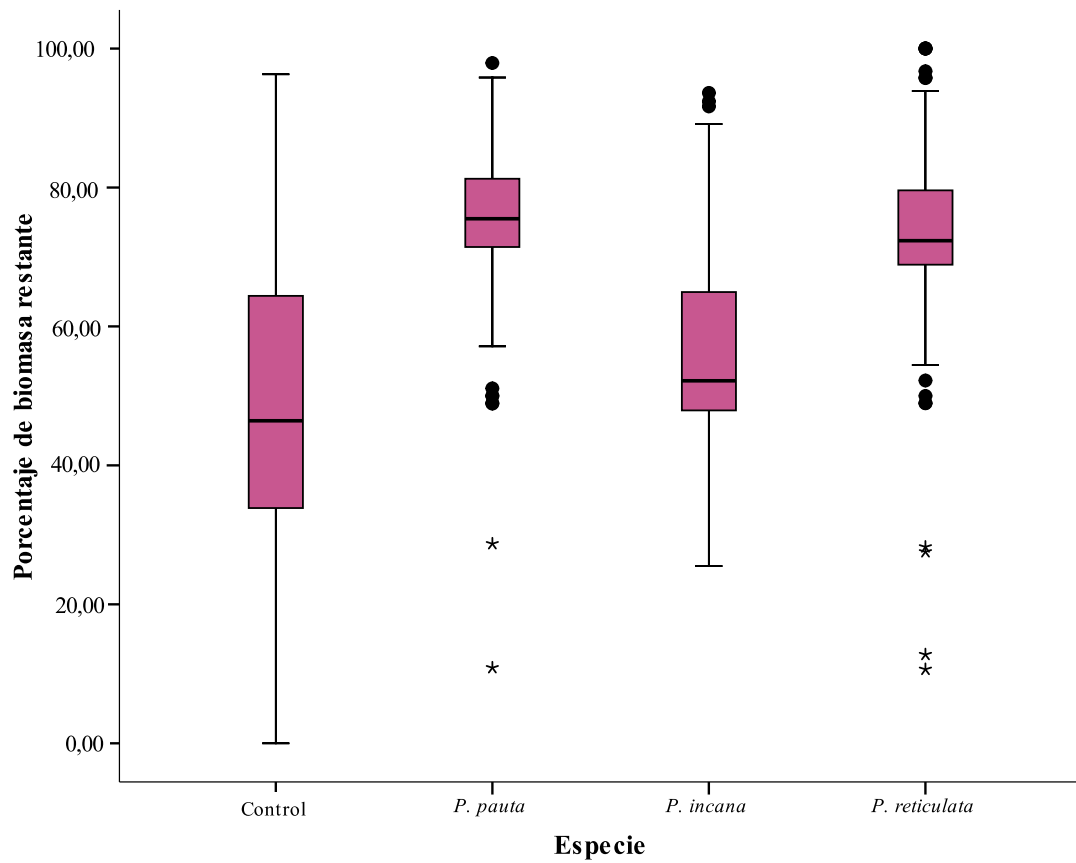


Figura 21. Gráfico de caja y bigote con las medias de porcentaje de biomasa restante de la descomposición para las tres especies de *Polylepis* incluyendo al control

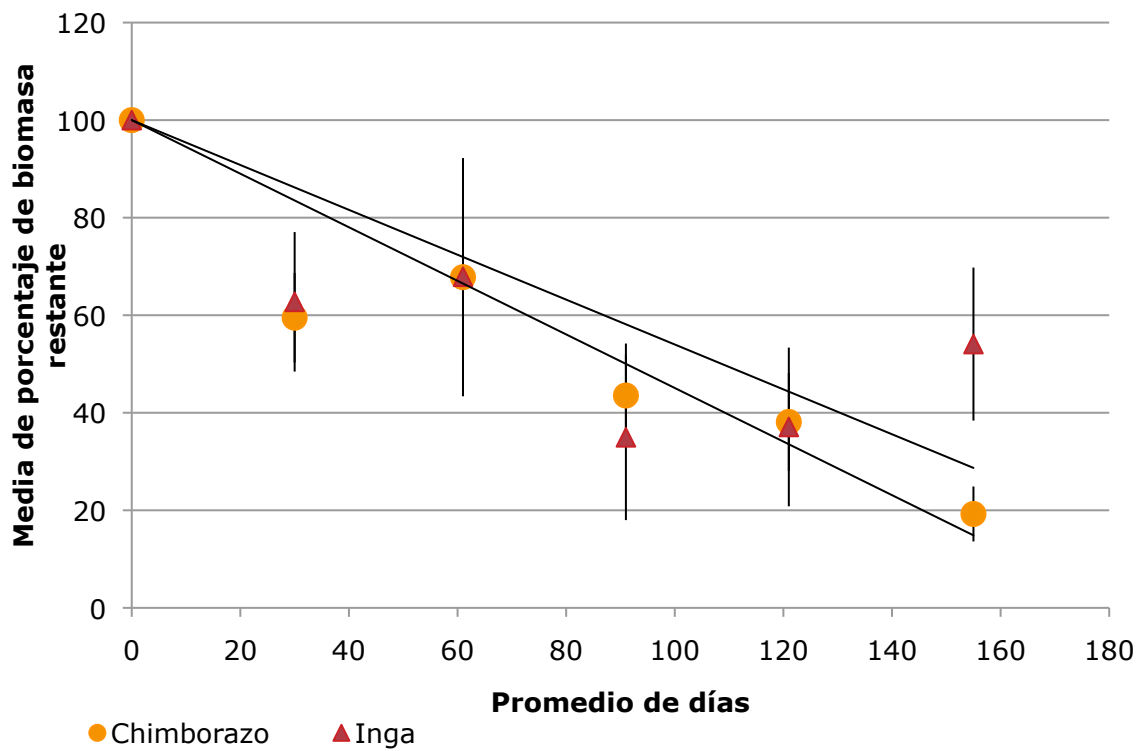


Figura 22. Medias de porcentaje de biomasa restante de la descomposición para los controles en los dos tipos de extracto de suelo Inga y Chimborazo durante cinco meses

11.TABLAS

Tabla 1. Resultados de GLM para el crecimiento de los troncos en las tres especies de *Polylepis*. Mostrando los grados de libertad, la desviación residual y el F para los diferentes parámetros.

<i>Crecimiento de Troncos (Kt)</i>	gl	Desviación Res.	gl	Desv. Res.	F	Pr (>F)	
NULO			53	0.571			
Agua	1	0,034	52	0,537	4,964	0,032000	*
Distancia	1	0,004	51	0,533	0,544	0,465000	
Diámetro	1	0,030	50	0,504	4,314	0,044000	*
Especie	1	0,201	49	0,303	29,198	0,000003	***
Sitio	1	0,001	48	0,302	0,127	0,723000	
Agua: Distancia	1	0,002	47	0,299	0,347	0,559000	
Agua: Diámetro	1	0,001	46	0,298	0,124	0,727000	
Agua: Especie	1	0,004	45	0,295	0,554	0,461000	
Agua: Sitio	1	0,002	44	0,293	0,262	0,612000	
Distancia: Diámetro	1	0,004	43	0,289	0,509	0,480000	
Distancia: Sitio	1	0,002	42	0,288	0,240	0,627000	
Distancia: Especie	1	0,007	41	0,281	0,955	0,334000	
Diámetro: Especie	1	0,010	40	0,271	1,441	0,237000	
Diámetro: Sitio	1	0,003	39	0,268	0,397	0,532000	
Especie: Sitio	0	0,000	39	0,268			

*Diferencias significativas

**Diferencias altamente significativas

Tabla 2. Resultados de GLM para el crecimiento de ramas en las tres especies de *Polylepis*. Mostrando los grados de libertad, la desviación residual y el F para los diferentes parámetros.

<i>Crecimiento de Ramas (Kr)</i>	gl	Desviación Res.	gl	Desv. Res.	F	Pr (>F)	
NULO			53	0,230			
Agua	1	0,016	52	0,214	6,281	0,01600	*
Distancia	1	0,003	51	0,210	1,341	0,25400	
Diámetro	1	0,001	50	0,210	0,321	0,57500	
Especie	1	0,050	49	0,161	19,29	0,00008	***
Sitio	1	0,018	48	0,142	7,158	0,01100	*
Agua: Distancia	1	0,001	47	0,141	0,387	0,53800	
Agua: Diámetro	1	0,003	46	0,138	1,223	0,27600	
Agua: Especie	1	0,007	45	0,131	2,863	0,09900	
Agua: Sitio	1	0,004	44	0,127	1,367	0,24900	
Distancia: Diámetro	1	0,007	43	0,120	2,821	0,10100	
Distancia: Sitio	1	0,001	42	0,118	0,535	0,46900	
Distancia: Especie	1	0,010	41	0,108	4,113	0,04900	*
Diámetro: Especie	1	0,001	40	0,107	0,367	0,54800	
Diámetro: Sitio	1	0,007	39	0,100	2,602	0,11400	
Especie: Sitio	0	0,000	39	0,100			

*Diferencias significativas

**Diferencias altamente significativas

Tabla 3. Resultados de GLM para el cambio de hojas en las tres especies de *Polylepis*.

Mostrando los grados de libertad, la desviación residual y el F para los diferentes parámetros.

<i>Intercambio foliar</i>	gl	Desviación Res.	gl	Desv. Res.	F	Pr(>F)
NULO			53	34,054		
Agua	1	0,016	52	34,038	0,026	0,87
Distancia	1	1,784	51	32,254	2,934	0,09
Diámetro	1	0,499	50	31,755	0,821	0,37
Especie	1	1,414	49	30,341	2,326	0,13
Sitio	1	0,464	48	29,877	0,763	0,39
Agua: Distancia	1	0,037	47	29,840	0,061	0,81
Agua: Diámetro	1	0,555	46	29,285	0,913	0,35
Agua: Especie	1	1,490	45	27,795	2,450	0,13
Agua: Sitio	1	0,022	44	27,773	0,036	0,85
Distancia: Diámetro	1	1,666	43	26,107	2,740	0,11
Distancia: Sitio	1	1,420	42	24,686	2,337	0,13
Distancia: Especie	1	0,356	41	24,330	0,586	0,45
Diámetro: Especie	1	0,211	40	24,119	0,347	0,56
Diámetro: Sitio	1	0,406	39	23,713	0,668	0,42
Especie: Sitio	0	0,000	39	23,713		

*Diferencias significativas

**Diferencias altamente significativas

12.ANEXOS

Anexo 1. Promedios de crecimiento radial de cada especie a lo largo del tiempo. Se observan las medias de las tres especies en los meses del muestreo con su intervalo de confianza del 95%.

Especie	Meses	Intervalo de confianza 95%		
		Media	Límite inferior	Límite superior
<i>P. pauta</i>	Agosto/Septiembre 08	0,134 ^a	0,074	0,195
	Octubre 08	0,107 ^a	0,046	0,167
	Noviembre 08	0,235 ^a	0,175	0,296
	Enero 09	0,266 ^a	0,205	0,326
	Febrero 09	0,383 ^a	0,322	0,443
	Marzo/Abril 09	0,237 ^a	0,176	0,297
	Mayo 09	0,287 ^a	0,227	0,348
	Junio 09	0,225 ^a	0,165	0,286
	Julio 09	0,225 ^a	0,165	0,286
	Octubre 09	0,356 ^a	0,295	0,416
	Noviembre 09	0,255 ^a	0,194	0,315
<i>P. incana</i>	Agosto/Septiembre 08	0,045 ^a	-0,015	0,106
	Octubre 08	0,022 ^a	-0,038	0,083
	Noviembre 08	0,082 ^a	0,021	0,142
	Enero 09	0,137 ^a	0,076	0,197
	Febrero 09	0,139 ^a	0,078	0,199
	Marzo/Abril 09	0,099 ^a	0,039	0,160
	Mayo 09	0,125 ^a	0,064	0,185
	Junio 09	0,130 ^a	0,070	0,191
	Julio 09	0,112 ^a	0,051	0,172
	Octubre 09	0,169 ^a	0,108	0,229
	Noviembre 09	0,113 ^a	0,053	0,174
<i>P. reticulata</i>	Agosto/Septiembre 08	0,086 ^a	0,026	0,147
	Octubre 08	0,017 ^a	-0,044	0,077
	Noviembre 08	-0,007 ^a	-0,067	0,054
	Enero 09	0,017 ^a	-0,044	0,077
	Febrero 09	0,024 ^a	-0,037	0,084
	Marzo/Abril 09	0,029 ^a	-0,031	0,090
	Mayo 09	0,039 ^a	-0,021	0,100
	Junio 09	0,026 ^a	-0,034	0,087
	Julio 09	0,026 ^a	-0,034	0,087
	Octubre 09	0,049 ^a	-0,011	0,110
	Noviembre 09	0,062 ^a	0,002	0,123

Anexo 2. Prueba de significación Tukey DHS para el factor tiempo en el crecimiento radial de los árboles de *Polylepis*

DHS de Tukey^{a,b}

Meses	N	Subconjunto			
		1	2	3	4
Octubre 08	51	,0485			
Agosto/Septiembre 08	51	,0884	,0884		
Noviembre 08	51	,1033	,1033	,1033	
Julio 09	51	,1210	,1210	,1210	,1210
Marzo/Abril 09	51	,1218	,1218	,1218	,1218
Junio 09	51	,1271	,1271	,1271	,1271
Enero 09	51		,1397	,1397	,1397
Noviembre 09	51		,1434	,1434	,1434
Mayo 09	51		,1503	,1503	,1503
Febrero 09	51			,1816	,1816
Octubre 09	51				,1913
Sig.		,0690	,3310	,0710	,1620

Se muestran las medias de los grupos de subconjuntos homogéneos.

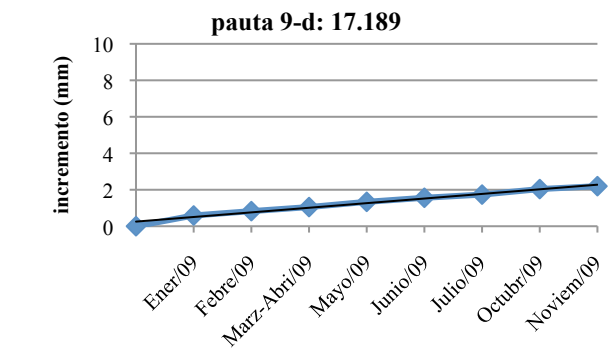
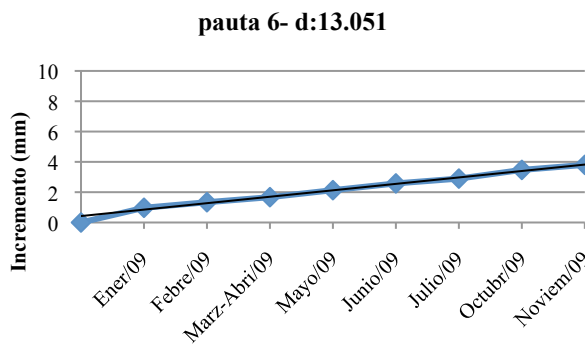
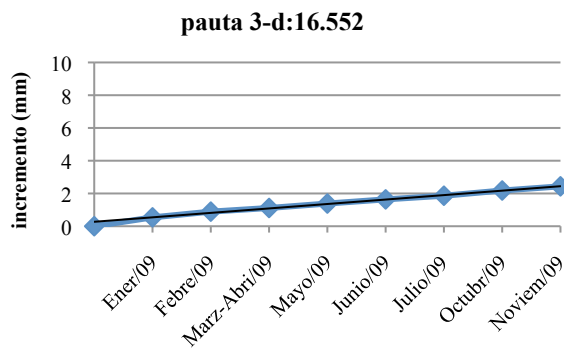
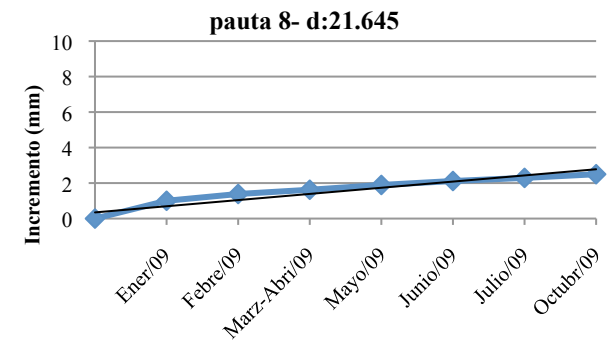
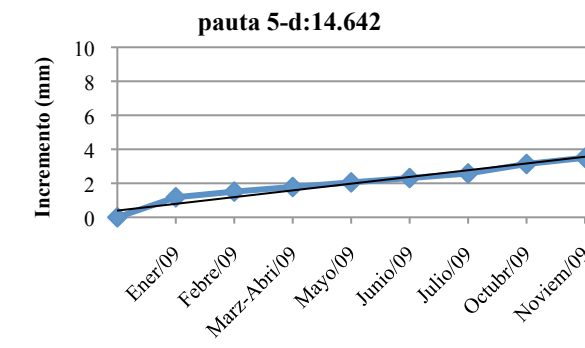
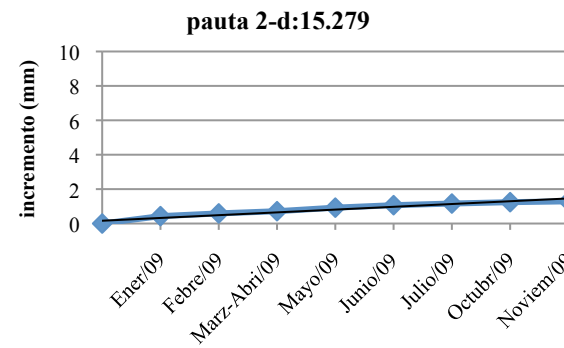
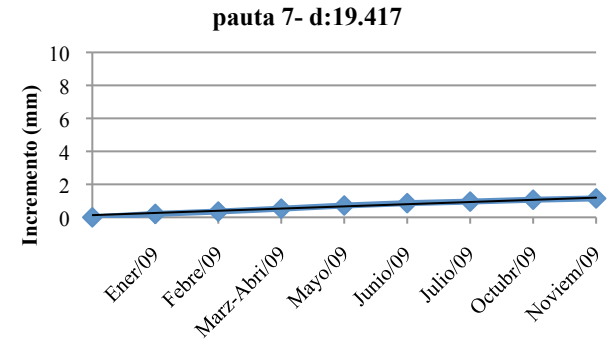
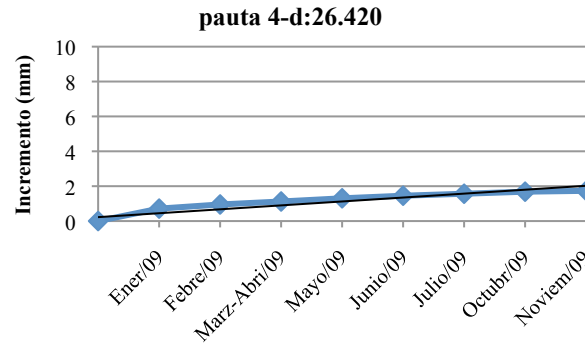
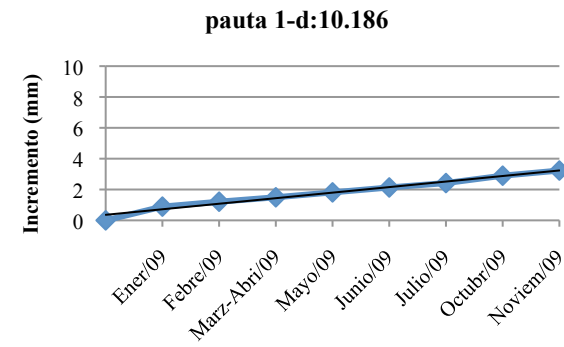
Basadas en las medias observadas.

El término de error es la media cuadrática(Error) = ,016.

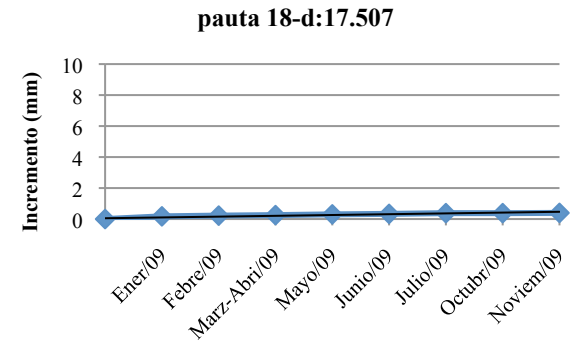
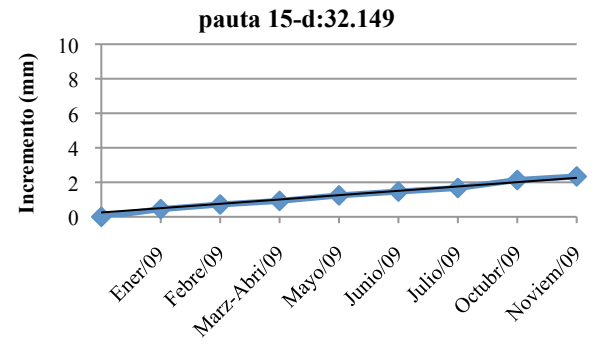
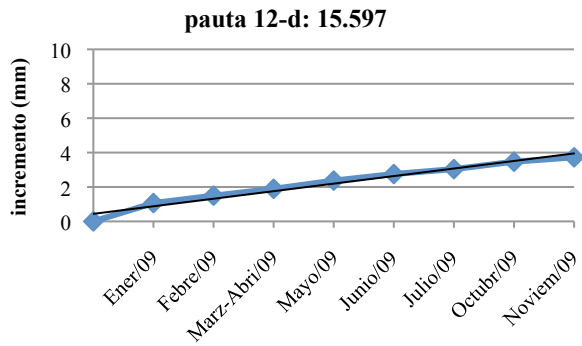
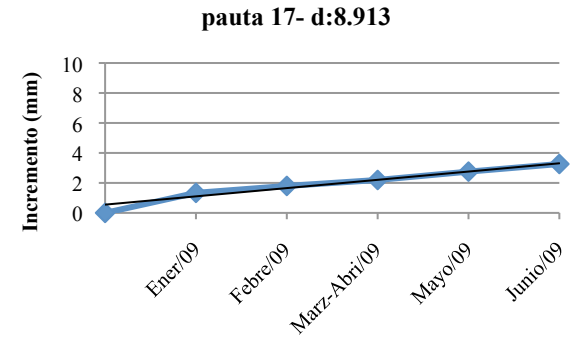
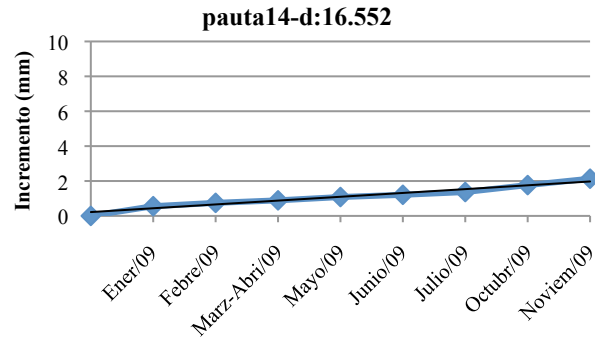
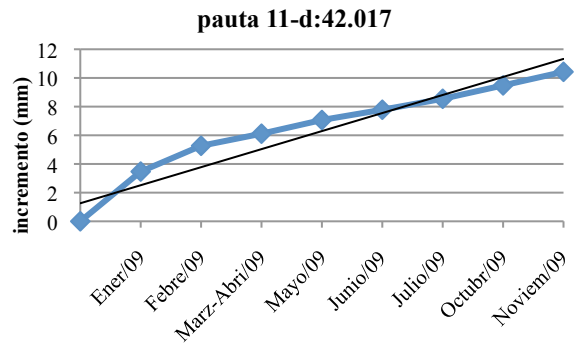
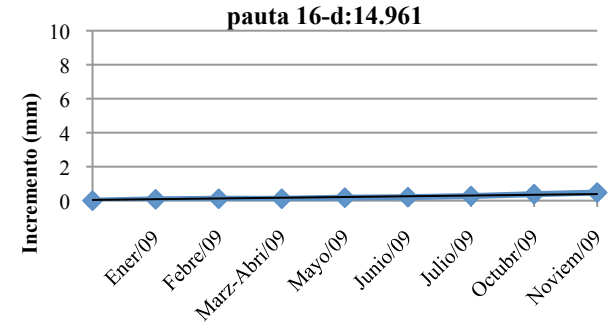
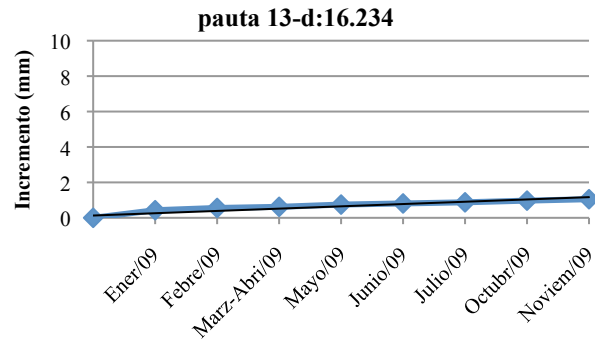
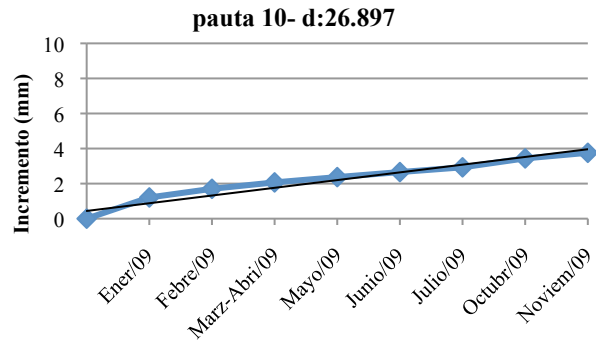
a. Usa el tamaño muestral de la media armónica = 51,000

b. Alfa = ,05.

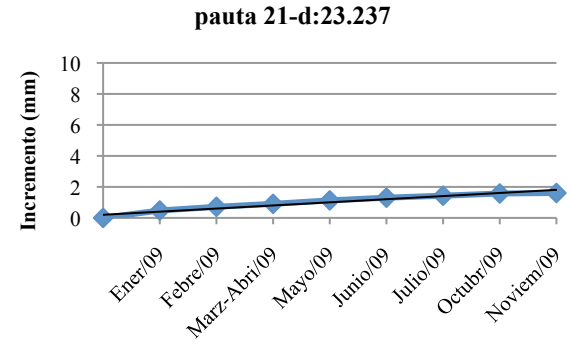
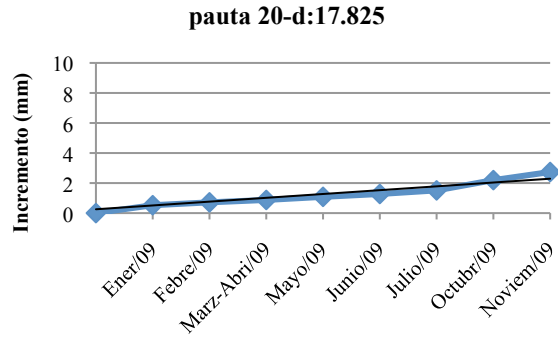
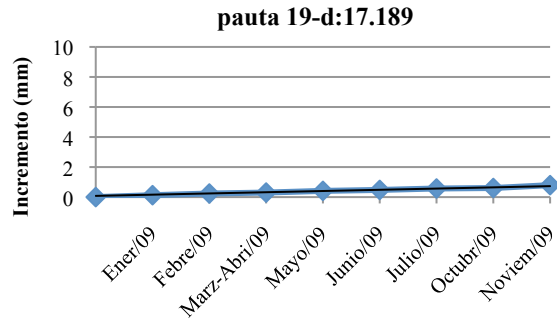
**Anexo 3. Gráficos de variación del crecimiento radial acumulado para los árboles de *Polylepis* (con diámetros)
*P. pauta***



P. pauta (continuación Anexo 3)

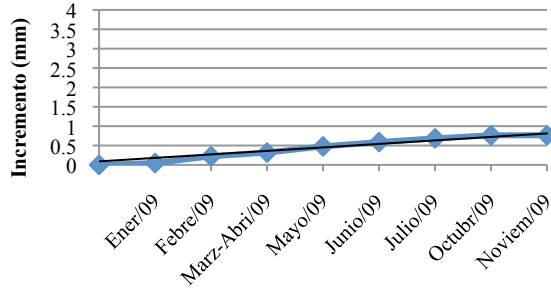


P. pauta (continuación Anexo 3)

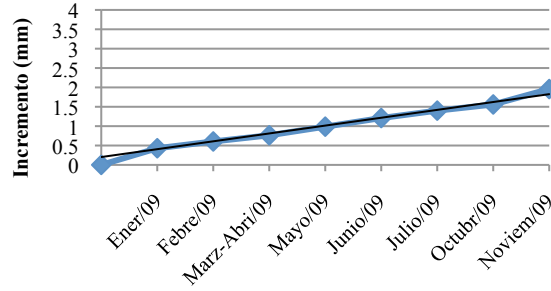


***P. incana* (continuación Anexo 3)**

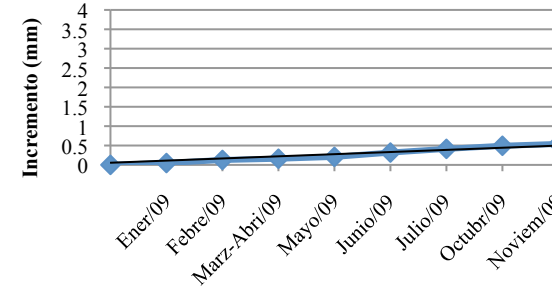
incana 1-d:18.780



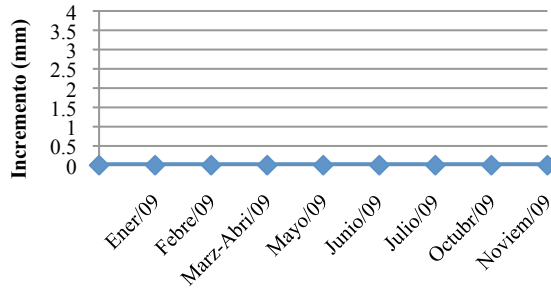
incana 4-d:19.735



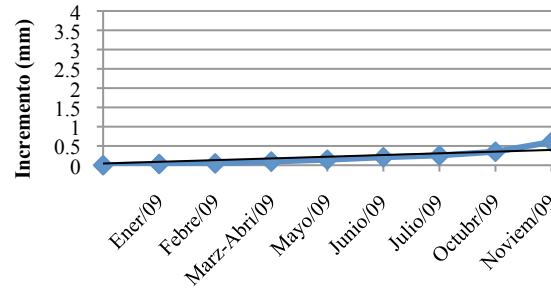
incana 7-d:26.738



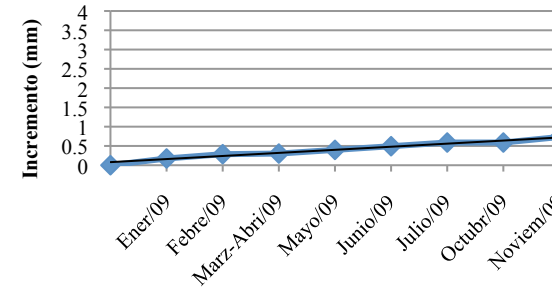
incana 2-d:13.687



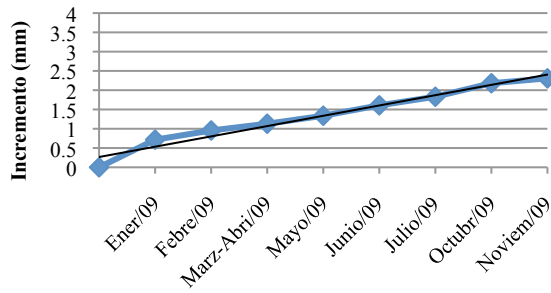
incana 5-d:13.687



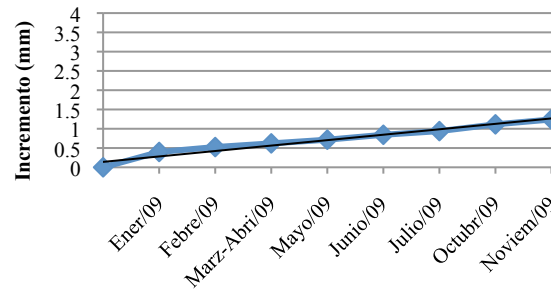
incana 8-d:11.268



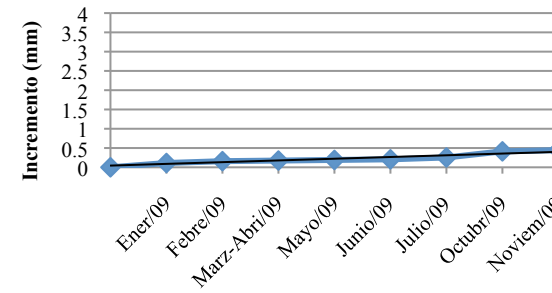
incana3-d: 15.279



incana 6- d:25.465

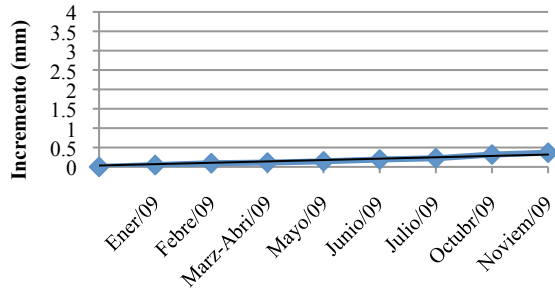


incana 9-d:13.083

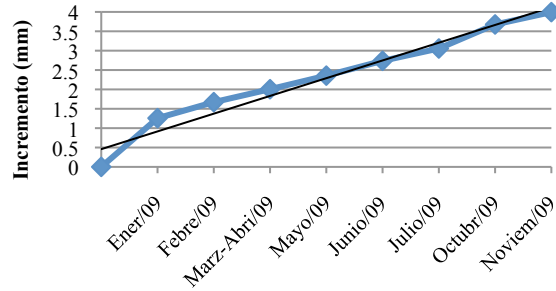


***P. incana* (continuación Anexo 3)**

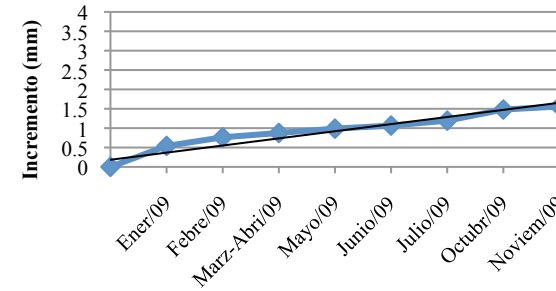
incana 10-d:16.902



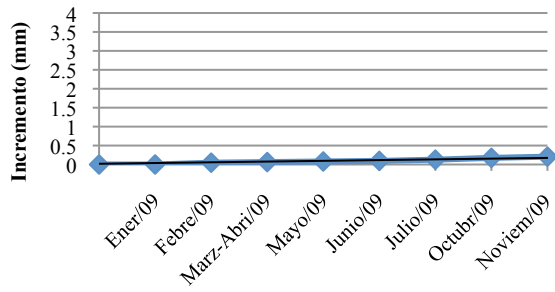
incana 13-d:14.961



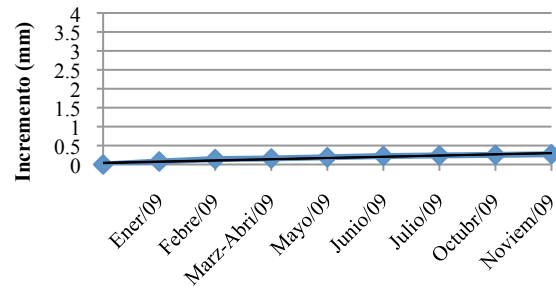
incana16-d: 11.459



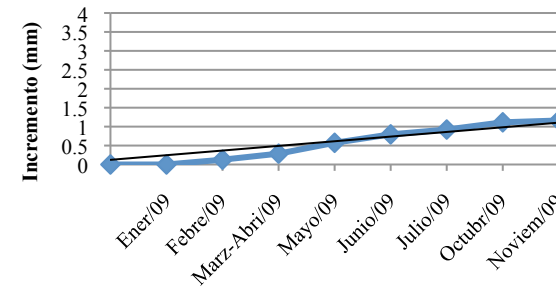
incana 11-d: 16.234



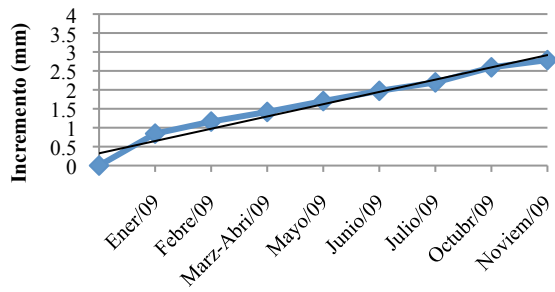
incana 14-d: 15.597



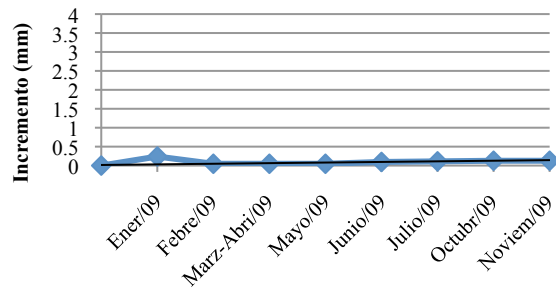
incana17-d:36.606



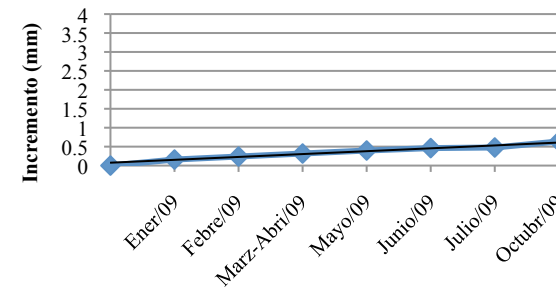
incana 12-d: 23.555



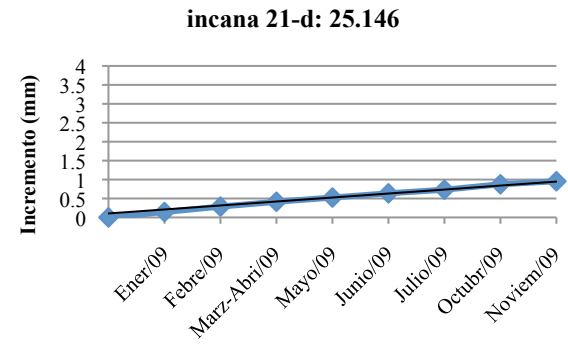
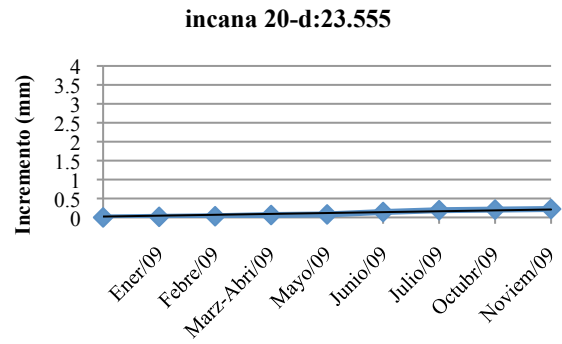
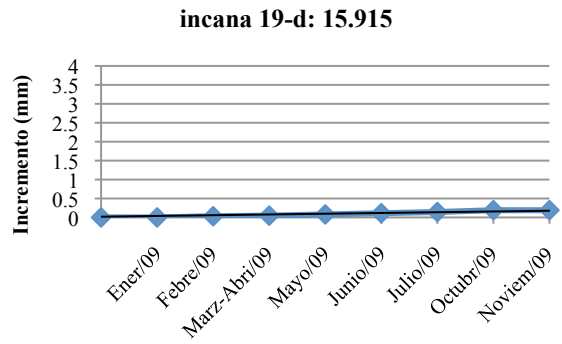
incana15-d:11.777



incana 18-d:17.825

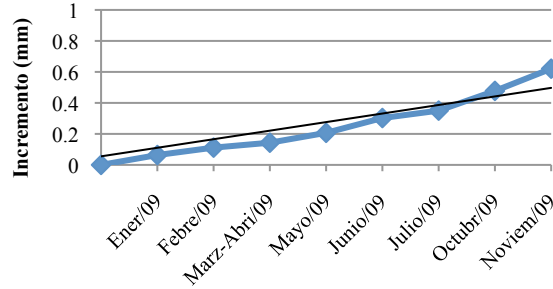


***P. incana* (continuación Anexo 3)**

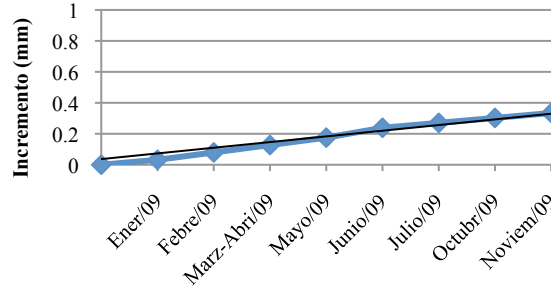


***P. reticulata* (continuación Anexo 3)**

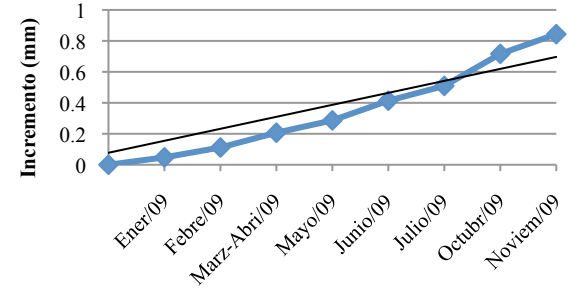
reticulata A1-d:13.051



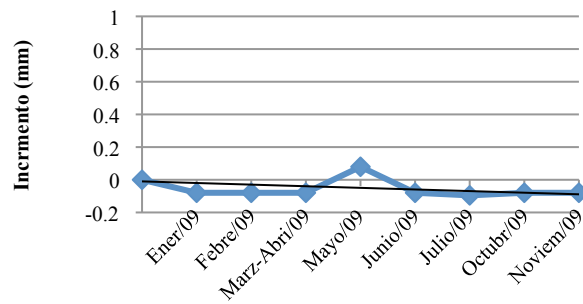
reticulata A4-d:11.618



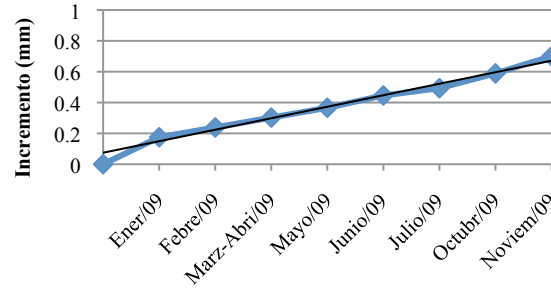
reticulata B1-d: 12.573



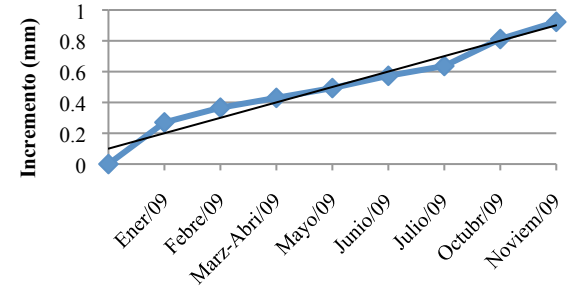
reticulata A2-d:10.504



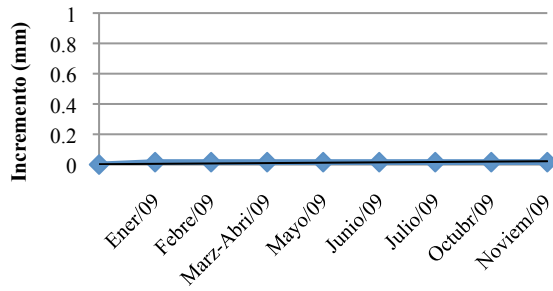
reticulata A5-d:12.414



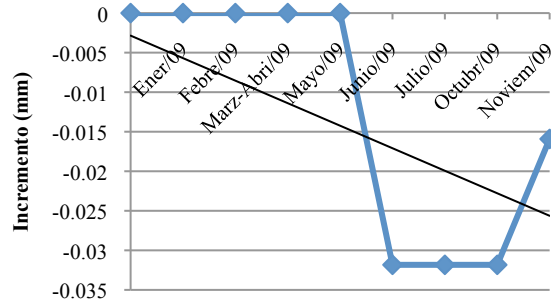
reticulata B2-d:10.186



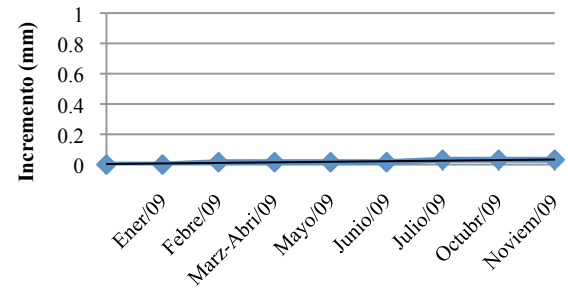
reticulata A3-d:10.823



reticulata A6-d:15.279

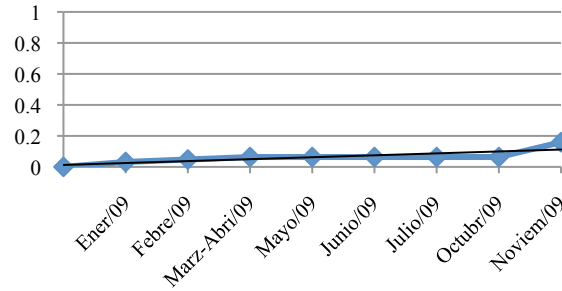


reticulata B3-d:10.504

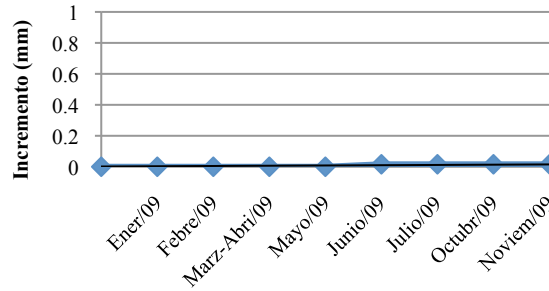


***P. reticulata* (continuación Anexo 3)**

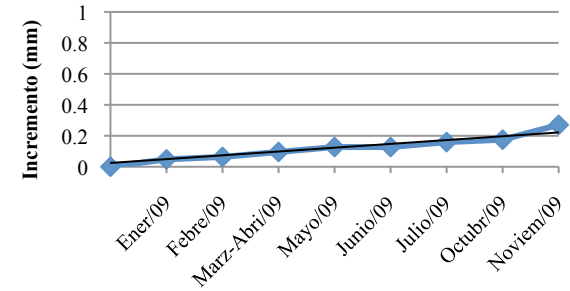
reticulata B4-d: 15.279



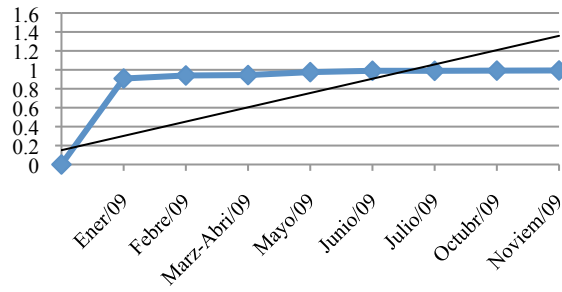
reticulata C1-d:7.958



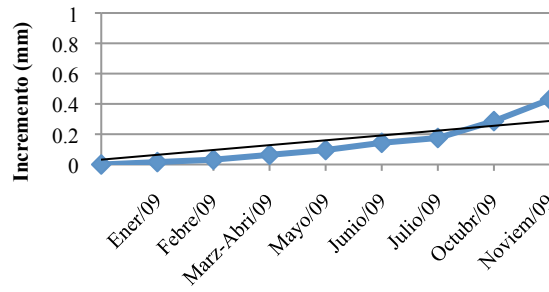
reticulata D2-d: 14.006



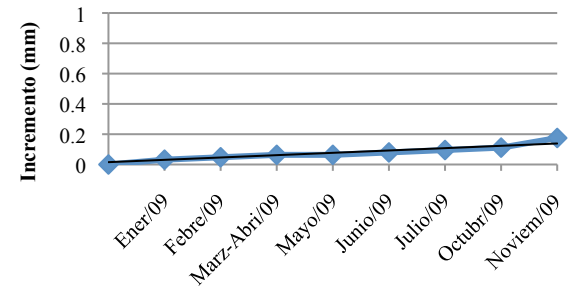
reticulata B5-d:12.255



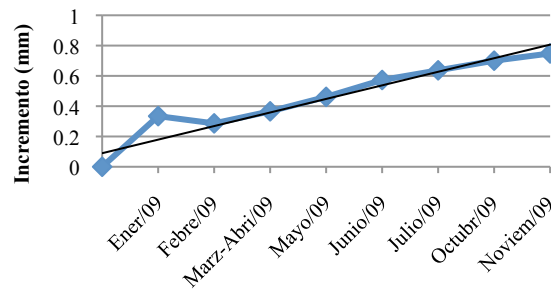
reticulata C5-d:11.937



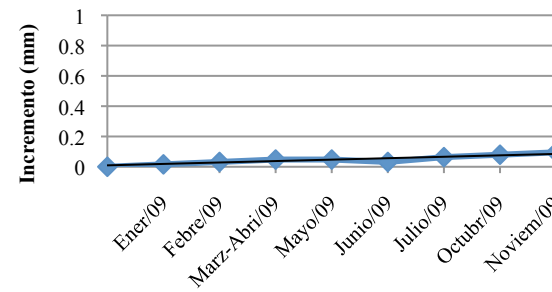
reticulata D3-d:8.913



reticulata B6-d:12.414



reticulata D4-d:8.117



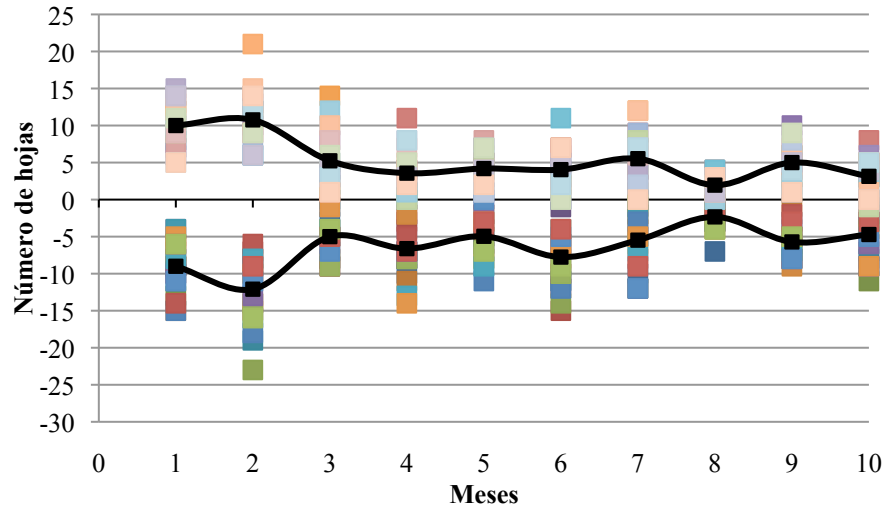
Anexo 4. Tablas de R^2 para los ajustes lineales en los árboles de *Polylepis*

N° árbol (<i>P. pauta</i>)	Tendencia Lineal	R2	N° árbol (<i>P. incana</i>)	Tendencia Lineal	R2	N° árbol (<i>P. reticulata</i>)	Tendencia Lineal	R ²
1	$y = 0.3595x$	$R^2 = 0.97694$	1	$y = 0.0903x$	$R^2 = 0.94345$	A1	$y = 0.0552x$	$R^2 = 0.88617$
2	$y = 0.162x$	$R^2 = 0.9277$	2	0	0	A2	$y = -0.0099x$	$R^2 = 0.03021$
3	$y = 0.2715x$	$R^2 = 0.98328$	3	$y = 0.2673x$	$R^2 = 0.96662$	A3	$y = 0.0025x$	$R^2 = -0.3579$
4	$y = 0.2248x$	$R^2 = 0.84264$	4	$y = 0.2029x$	$R^2 = 0.97759$	A4	$y = 0.0366x$	$R^2 = 0.95669$
5	$y = 0.3957x$	$R^2 = 0.94377$	5	$y = 0.0441x$	$R^2 = 0.74789$	A5	$y = 0.0746x$	$R^2 = 0.97797$
6	$y = 0.4247x$	$R^2 = 0.98246$	6	$y = 0.1409x$	$R^2 = 0.95657$	A6	$y = -0.0028x$	$R^2 = 0.48731$
7	$y = 0.1327x$	$R^2 = 0.97417$	7	$y = 0.0553x$	$R^2 = 0.92568$	B1	$y = 0.0774x$	$R^2 = 0.8757$
8	$y = 0.3473x$	$R^2 = 0.88893$	8	$y = 0.08x$	$R^2 = 0.96958$	B2	$y = 0.1001x$	$R^2 = 0.95895$
9	$y = 0.253x$	$R^2 = 0.97741$	9	$y = 0.0446x$	$R^2 = 0.89547$	B3	$y = 0.0037x$	$R^2 = 0.85359$
10	$y = 0.44x$	$R^2 = 0.94022$	10	$y = 0.0354x$	$R^2 = 0.92725$	B4	$y = 0.0125x$	$R^2 = 0.67459$
11	$y = 1.2587x$	$R^2 = 0.90715$	11	$y = 0.0194x$	$R^2 = 0.89205$	B5	$y = 0.151x$	$R^2 = -0.1755$
12	$y = 0.439x$	$R^2 = 0.96758$	12	$y = 0.3242x$	$R^2 = 0.96419$	B6	$y = 0.0896x$	$R^2 = 0.91653$
13	$y = 0.1297x$	$R^2 = 0.86111$	13	$y = 0.4579x$	$R^2 = 0.96063$	C1	$y = 0.0017x$	$R^2 = 0.62105$
14	$y = 0.2193x$	$R^2 = 0.95865$	14	$y = 0.0339x$	$R^2 = 0.9068$	C5	$y = 0.0319x$	$R^2 = 0.74216$
15	$y = 0.251x$	$R^2 = 0.97795$	15	$y = 0.016x$	$R^2 = -0.1511$	D2	$y = 0.0246x$	$R^2 = 0.91704$
16	$y = 0.0432x$	$R^2 = 0.88909$	16	$y = 0.184x$	$R^2 = 0.91707$	D3	$y = 0.0154x$	$R^2 = 0.89105$
17	$y = 0.5516x$	$R^2 = 0.94223$	17	$y = 0.1228x$	$R^2 = 0.88247$	D4	$y = 0.0094x$	$R^2 = 0.86895$
18	$y = 0.0522x$	$R^2 = 0.82375$	18	$y = 0.076x$	$R^2 = 0.96375$			
19	$y = 0.0811x$	$R^2 = 0.97073$	19	$y = 0.0197x$	$R^2 = 0.88077$			
20	$y = 0.2545x$	$R^2 = 0.91477$	20	$y = 0.0233x$	$R^2 = 0.89041$			
21	$y = 0.2011x$	$R^2 = 0.9417$	21	$y = 0.1052x$	$R^2 = 0.97916$			

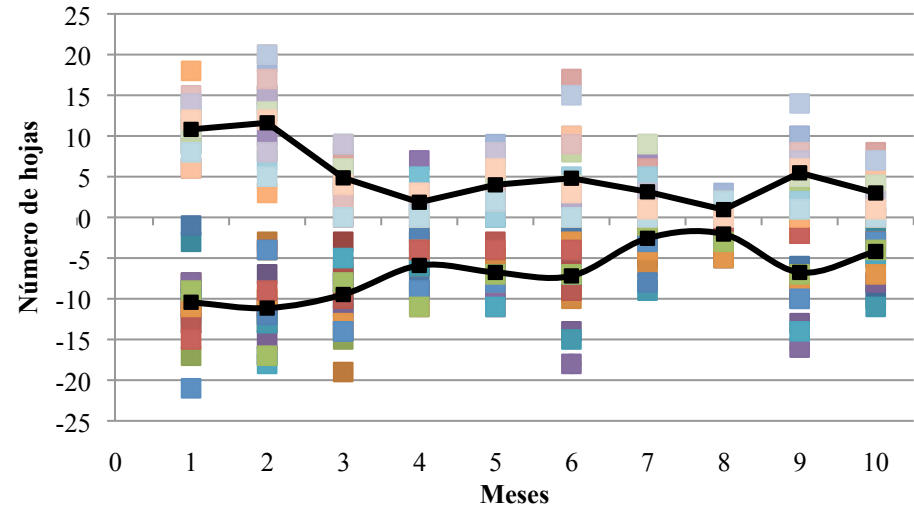
Anexo 5. Gráficos de incremento versus pérdida de hojas para cada uno de los árboles seleccionados de las tres especies de *Polylepis*.

Cada punto representa un árbol de cada especie, se ve la tendencia de pérdida/ganancia a lo largo del año.

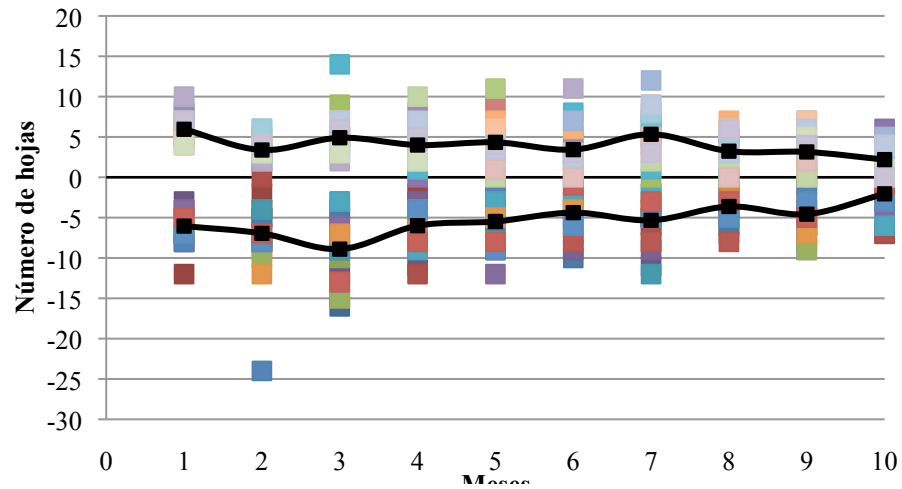
P. pauta



P. incana



P. reticulata



Nº	Mes
1	Octubr/08
2	Noviem/08
3	Ener/09
4	Febre/09
5	Marz-Abri/09
6	Mayo/09
7	Junio/09
8	Julio/09
9	Octubr/09
10	Noviem/09

Anexo 6. Medias de los porcentajes de biomasa restante de la descomposición en el campo para la interacción entre el promedio de días desde el desentierro y las especies de *Polylepis*

Especie	Días	Media	Error Estándar	Intervalo de confianza 95%	
				Margen inferior	Margen superior
<i>Polylepis pauta</i>	42,0	96,150	1,219	93,738	98,562
	128,0	78,172	1,219	75,760	80,583
	234,0	73,598	1,219	71,187	76,010
	334,5	70,327	1,219	67,916	72,739
	428,5	61,268	1,219	58,856	63,680
<i>Polylepis incana</i>	42,0	93,755	1,285	91,213	96,298
	128,0	66,838	1,219	64,426	69,249
	234,0	60,762	1,219	58,350	63,174
	334,5	52,614	1,219	50,202	55,026
	428,5	47,227	1,219	44,815	49,639
<i>Polylepis reticulata</i>	42,0	98,414	1,219	96,002	100,826
	128,0	86,307	1,219	83,895	88,719
	234,0	83,059	1,219	80,647	85,471
	334,5	83,943	1,219	81,532	86,355
	428,5	82,088	1,219	79,676	84,500

Anexo 7. Prueba de T para controles de descomposición en el campo**Muestras relacionadas**

Sitio	Media	N	Desviación típ.	Error típico de la media
Chimborazo	97,086	7	48,202	18,219
Inga	82,743	7	47,451	17,935

Correlaciones de muestras relacionadas

Sitio	N	Correlación	Significación
Chimborazo y Inga	7	0,73	0,063

Prueba de muestras relacionadas**Diferencias relacionadas**

Sitio	Media	Desviación típica	Error típico de la media	95% Intervalo de confianza para la diferencia		t	gl	Sig. (bilateral)
				Inferior	Superior			
Chimborazo - Inga	143,429	35,156	13,288	110,915	175,943	10,794	6	0

Anexo 8. Medias y desviaciones típicas para la descomposición en el laboratorio de todas las especies en los dos sitios de estudio

Variable dependiente: D

Especie	Sitio	Media	Desviación típica	N
Control	Chimborazo	45.6398	21.21726	60
	Inga	51.0753	20.09944	59
	Total	48.3347	20.76305	119
<i>Polylepis pauta</i>	Chimborazo	77.1921	11.26556	57
	Inga	72.6838	12.10231	60
	Total	74.8802	11.86952	117
<i>Polylepis incana</i>	Chimborazo	56.6407	12.18309	60
	Inga	58.2467	15.68031	60
	Total	57.4437	14.00512	120
<i>Polylepis reticulata</i>	Chimborazo	72.9635	14.58875	60
	Inga	74.0903	14.23850	60
	Total	73.5269	14.36514	120
Total	Chimborazo	62.9308	19.84329	237
	Inga	64.0782	18.44985	239
	Total	63.5069	19.14474	476

13.GLOSARIO

- a. **Capacidad de campo:** el contenido de agua en el suelo luego de haber estado saturado y el exceso haya sido drenado.
- b. **Carpelos:** una de las unidades que forman el gineceo. Cada carpelo encierra a uno a más óvulos.
- c. **Crenado:** con dientes redondeados.
- d. **Emarginado:** con una hendidura o incisión en el ápice.
- e. **Envés:** la superficie abaxial (inferior) de la hoja.
- f. **Estambres:** la parte de la hoja que produce el polen usualmente compuesta de filamento y antera.
- g. **Estípulas:** un apéndice de aspecto foliar ubicado en la parte basal de la hoja o alrededor del peciolo.
- h. **Foliolos:** una de las partes de una hojas compuesta.
- i. **Glabro:** sin pubescencia.
- j. **Haz:** la superficie adaxial (superior) de la hoja.
- k. **Hipantio:** un elongamiento del receptáculo o de la base de las partes florales que puede tener forma de vaso o tubo.
- l. **Hispidos:** tricomas largos y rígidos.
- m. **Lanoso:** con pelos largos, torcidos y entretreídos produciendo un aspecto áspero y lanudo.
- n. **Panoso:** tricomas afelpados.
- o. **Piloso:** con pelos cortos, débiles, delgados y torcidos.
- p. **Revoluto:** margen de la hojas enrollado hacia la superficie abaxial.
- q. **Sericeo:** tricomas largos y sedosos.

- r. **Subgloboso:** casi esférico pero aplanado en los bordes del eje.
- s. **Tricomas:** cualquier crecimiento de la epidermis pelo, escamas y vesículas de agua.
- t. **Viloso:** tricomas largos, despeinados y curvos

(Hickey y King, 2000; Raven *et al.*, 2003; Romoleroux, 1996; Salisbury, 1985)

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Sisimac Alli Duchicela Garrido, C.I. 091655606-1, autora del trabajo titulado: “Estudio sobre crecimiento radial, intercambio y descomposición foliar de tres especies de *Polylepis* (Rosaceae) en dos localidades de los Andes ecuatorianos” previa a la obtención del grado académico de **LICENCIADA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en la **Facultad de Ciencias Exactas y Naturales**:

1. Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar a la SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.
2. Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través de su sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito, 20 de abril del 2011

Srta. Sisimac Duchicela

C.I. 091655606-1