

DETERMINANTES ECOFISIOLÓGICOS DEL LÍMITE ALTITUDINAL DE LOS ÁRBOLES

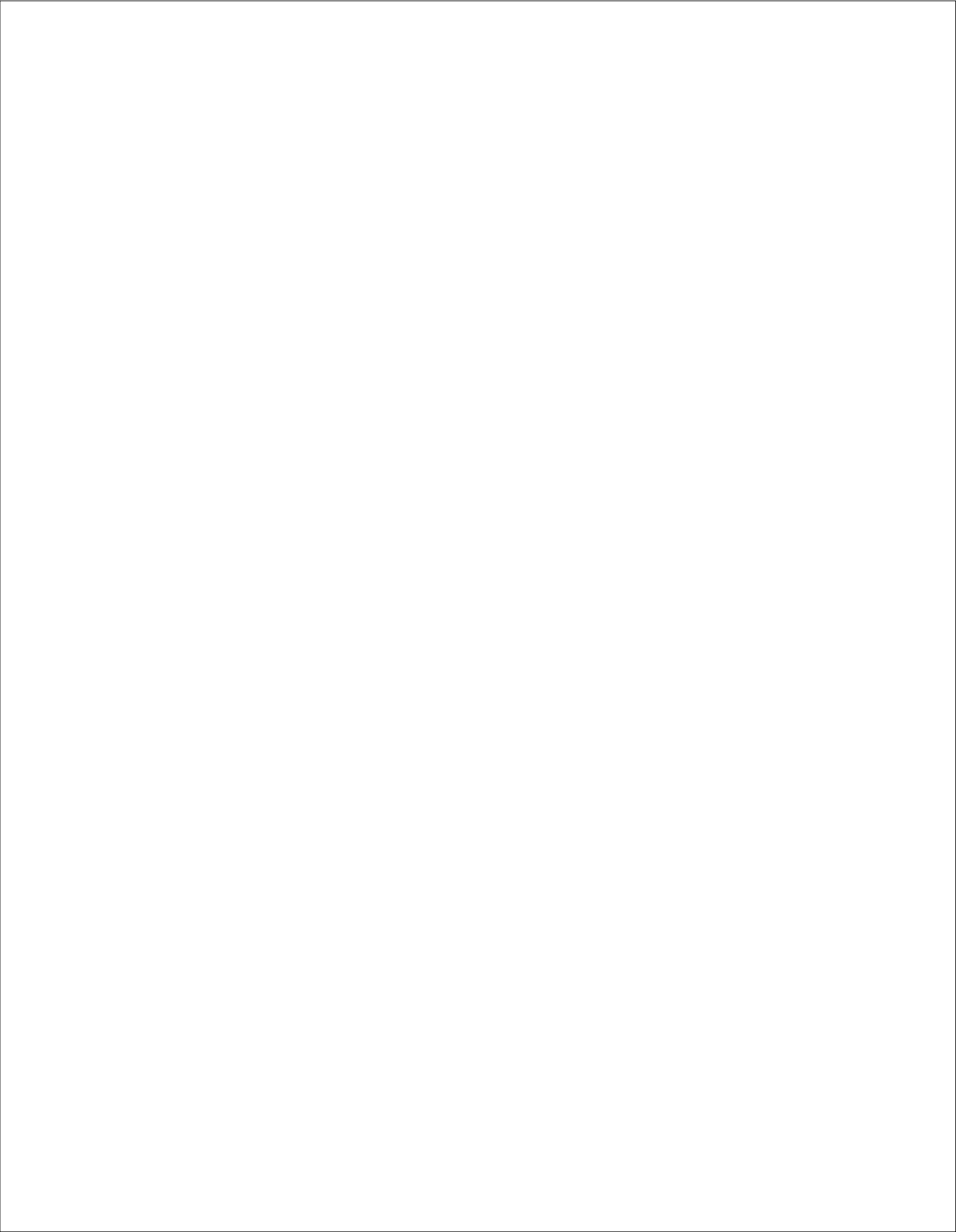
Lohengrin A. Cavieres* & Frida I. Piper*

Resumen

El límite altitudinal superior que alcanzan los árboles, conocido comúnmente como "límite arbóreo", es uno de los límites vegetacionales más conspicuos en el mundo. Sin embargo, hasta ahora no existen explicaciones concluyentes sobre él o los mecanismos fisiológicos que determinan dicho límite. El límite arbóreo ocurre tanto en montañas ubicadas en zonas con clima templado como en montañas ubicadas en zonas tropicales. En el presente capítulo revisaremos los mecanismos fisiológicos que han sido más frecuentemente involucrados como determinantes del límite arbóreo superior, tanto en zonas templadas como tropicales, entendiéndose éste como la altitud a la cual dejan de crecer los árboles como tales, determinando su límite superior de distribución altitudinal. Aunque la mayoría de los límites arbóreos resultan de factores interactuantes, las dos causas más generales son el clima y la topografía. Si existe un determinante universal del límite arbóreo ciertamente éste debe estar ligado a la temperatura ambiental, pues es el único cambio ambiental que ocurre en todas las montañas del mundo, ya sea tanto en zonas tropicales como templadas. Del análisis realizado resulta evidente que el mecanismo más universal para explicar el límite altitudinal de los árboles es la limitación del crecimiento. Nuevas investigaciones que incorporen aproximaciones más experimentales podrán darnos una visión más clara y realista de la respuesta del límite arbóreo al aumento de la temperatura global del planeta.

Palabras clave: Balance de carbono, limitación de crecimiento, desecación en invierno, fotoinhibición, sequía.

* Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.



1. Introducción

El límite altitudinal superior que alcanzan los árboles, conocido comúnmente como "límite arbóreo", es uno de los límites vegetacionales más conspicuos en el mundo (Arno 1984, Körner 1998, Grace et al. 2002). Sin embargo, aunque ha sido un fenómeno muy estudiado desde diferentes perspectivas como la demográfica (e.g., Cuevas 2000, Cullen et al. 2001), reproductiva (e.g., Wardle 1981, Germino et al. 2002) y ecofisiológica (ver Tranquillini 1979 y Körner 1998), hasta ahora no existen explicaciones concluyentes sobre él o los mecanismos fisiológicos que determinan dicho límite (Körner 1999).

Por otro lado, existe controversia sobre este tema ya que no hay consenso absoluto sobre qué se entiende por límite arbóreo. Por ejemplo, para algunos autores este límite correspondería a la altitud a la cual dejan de crecer los árboles como tales (e.g., individuos donde se distingue nítidamente tronco y copa), mientras que para otros corresponde al límite donde dejan de crecer las especies que generalmente son árboles y que en su límite altitudinal superior crecen en forma achaparrada o de *krummholz* (Körner 1999). El límite arbóreo ocurre tanto en montañas ubicadas en zonas con clima templado como en montañas ubicadas en zonas tropicales (Wardle 1974, 1993), y dependiendo del ambiente, las causas

estructurales y fisiológicas del límite arbóreo, van a diferir. Sin embargo, es claro que el límite final será el resultado de la interacción entre las presiones ambientales y las tolerancias fisiológicas de los individuos.

La investigación sobre límites arbóreos ha sido, y aún es, de dominio de zonas templadas, razón por la cual el poder explicativo para límites tropicales suele ser escaso (Körner 1998). A pesar de que los límites arbóreos tropicales están poco estudiados, sus características son importantes para desarrollar explicaciones generales (Young 1993, Goldstein et al. 1994). En el presente capítulo revisaremos los mecanismos fisiológicos que han sido más frecuentemente involucrados como determinantes del límite arbóreo superior tanto en zonas templadas como tropicales, entendiéndose éste como la altitud a la cual dejan de crecer los árboles como tales, determinando su límite superior de distribución altitudinal (*sensu* Körner 1999).

2. Correlaciones ambientales del límite arbóreo

Las condiciones climáticas en el límite arbóreo son generalmente muy adversas y restringen el crecimiento y reproducción de los árboles a un corto período favorable (Hinckley et al. 1984). A

medida que se aumenta tanto la latitud como la altitud, los cambios climáticos más evidentes son la disminución de la temperatura ambiental y la menor duración de la estación de crecimiento (Körner 1999). Por esta razón, el límite arbóreo se encuentra a menores altitudes a medida que se aumenta la latitud (Körner 1998, Jobbágy & Jackson 2000). Sin embargo, esta relación no es totalmente lineal, encontrándose que la altitud del límite se mantiene casi constante entre los 30°N y los 20°S, y afuera de esta zona hay un declive lineal hacia ambos polos (Fig. 1).

Por otra parte, en un gradiente altitudinal también existe un aumento en los niveles de radiación solar y velocidad del viento hacia mayores altitudes, variaciones que podrían ser importantes en la determinación del límite arbóreo (ver más adelante). En montañas ubicadas en zonas templadas y subpolares, el clima en el límite arbóreo se caracteriza por ser estacionalmente adverso, con un largo y frío período de invierno y un corto y más cálido período de verano (Tranquillini 1979). En contraste, el límite arbóreo en las zonas tropicales, se caracteriza por un clima diurnamente adverso, con temperaturas bajo cero durante las noches y temperaturas favorables para las actividades metabólicas durante el día (Goldstein et al. 1994, Rada et al. 1996, Cavieres et al. 2000).

Aunque la mayoría de los límites arbóreos resultan de factores interactuantes, las dos causas más generales son el clima y la topografía (Arno 1984). Desde los primeros estudios botánicos se han barajado muchas hipótesis que intentan explicar la razón por la cual los árboles no pueden alcanzar altitudes mayores, y muchas de estas explicaciones provienen de correlaciones realizadas entre la distribución de los

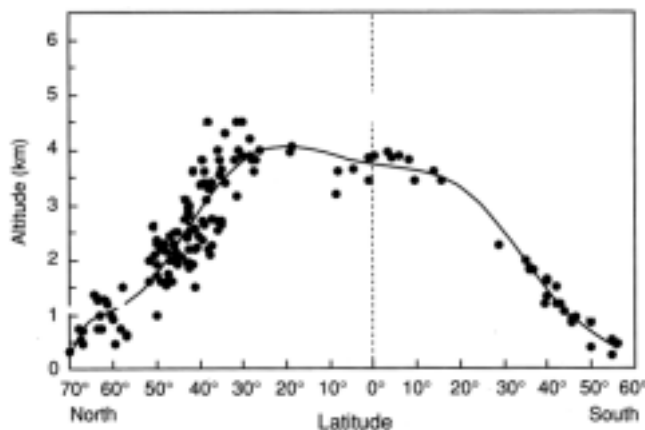


Figura 1. Altitud a la cual se encuentra el límite arbóreo en diferentes localidades ubicadas a diferentes latitudes en ambos hemisferios (modificado de Körner 1998).

árboles y algunos parámetros climáticos (Körner 1998, Jobbágy & Jackson 2000). La temperatura ha sido reconocida como uno de los principales factores que influyen en la distribución de las plantas (Arris & Eagleson 1989), y en particular el límite altitudinal de los árboles parece ser un límite altamente dependiente de la temperatura.

Una de las primeras correlaciones observadas ha sido la coincidencia de la altitud del límite arbóreo con la isoterma 10°C del mes más cálido (Wardle 1974). Esta correlación ha sido documentada para varios lugares del hemisferio norte (Arno 1984), montañas del sur y este de Asia (Oshawa 1990) y Nueva Zelanda (Wardle 1974). Posteriormente, Walter (1979) encontró que el límite altitudinal de los árboles se corresponde con un mínimo de 30 días con temperaturas medias superiores a 10°C. Otra correlación sugiere que los árboles sólo podrían crecer hasta una altitud donde la suma de las temperaturas medias diarias sobrepase los 300°C (Arno 1984). Jobbágy & Jackson (2000) encontraron que para las zonas templadas de ambos hemisferios la altitud del límite arbóreo se relaciona lineal y positivamente con la temperatura media anual y la amplitud térmica estacional, particularmente con las temperaturas del mes más cálido. Sin embargo, Körner (1998) señala que el tipo de correlaciones que utilizan las temperaturas de la estación de crecimiento sólo son válidas para las zonas templadas, no dando cuenta de la altitud a la que se encuentra el límite arbóreo en zonas tropicales. En una completa revisión, Körner (1998) encuentra que a nivel mundial la correlación mejor sustentada es la que relaciona la altitud del límite arbóreo con una temperatura media de la estación de crecimiento entre 5-7 °C, lo que es váli-

do tanto para zonas templadas como para zonas tropicales. En Chile, mediciones de la temperatura en el límite arbóreo formado por *Nothofagus pumilio* en la zona de Termás de Chillán (37°S) indican que efectivamente la media para la estación de crecimiento es de 5°C (Fig. 2). Sin embargo, a pesar del buen ajuste que pueda exhibir una correlación ambiental, éstas sólo dan cuenta de la posición del límite altitudinal de los árboles y sólo permiten hacer estimaciones de cómo se modificaría este límite bajo un escenario de calentamiento global del planeta (c.f., Grace et al. 2002), pero no ofrecen una explicación del porqué los árboles no alcanzan altitudes mayores. Por otro lado, las correlaciones con temperaturas ambientales han sido criticadas porque los datos de temperatura no suelen tomarse en el mismo límite arbóreo, porque el efecto de la temperatura es complejo e incide en varios procesos metabólicos, y finalmente porque existen otros factores, además de la temperatura, actuando sobre la vida de los árboles bajo condiciones limitantes (Tranquillini 1979).

3. Explicaciones funcionales al límite arbóreo

Stevens & Fox (1991), ordenaron las hipótesis propuestas para explicar al límite arbóreo en dos grandes grupos: i) hipótesis relacionadas con la altura de los árboles, donde se propone que los efectos de los fuertes vientos y las tormentas de nieve impiden que los árboles puedan crecer, y ii) hipótesis relacionadas con el crecimiento, donde se postula que la acumulación de tejido no-fotosintético limitaría la sobrevivencia de los árboles, ya que a medida que las condiciones se tornan más rigurosas, los procesos que permiten la captura de energía, como la fotosíntesis, serían limitados por factores ambientales. El primer conjunto de hipótesis claramente apunta hacia factores mecánicos que restringen

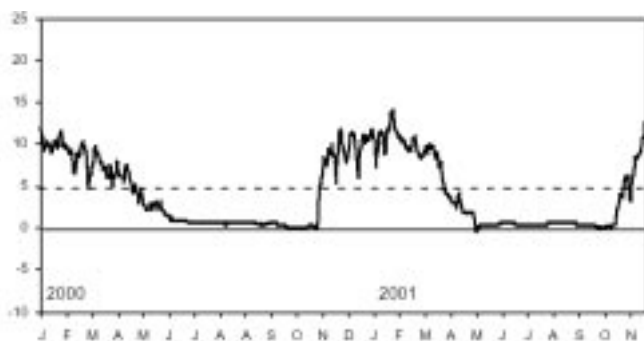


Figura 2. Temperatura media diaria durante la estación de crecimiento en el límite arbóreo de *Nothofagus pumilio* (1900 m s.n.m.) en Termas de Chillán (37S), Chile central.

el crecimiento de árboles. Aunque el segundo grupo de hipótesis se basan en un mecanismo fisiológico explícito, su universalidad ha sido cuestionada (Körner 1999).

Körner (1998, 1999), presenta un ordenamiento diferente de las explicaciones al límite arbóreo, presentando 5 hipótesis: i) la "hipótesis del estrés" que hace referencia a un grupo de factores que explicarían la formación del límite arbóreo como el daño repetido por heladas, la desecación por hielo o efectos fototóxicos. ii) La "hipótesis de la perturbación", que explica el límite arbóreo por el daño mecánico que sufren los árboles producto del fuerte viento y la acumulación de nieve y hielo. iii) La "hipótesis reproductiva", que postula que el límite arbóreo es producido por las limitaciones ambientales a la polinización, al crecimiento del tubo polínico, al desarrollo, dispersión y germinación de semillas, y al establecimiento de las plántulas. iv) La "hipótesis del balance de carbono" que propone una disminución altitudinal en la adquisición de carbono lo que generaría un balance de carbono insuficiente para mantener un árbol más allá del límite arbóreo. v) La "hipótesis de limitación de crecimiento", la cual sostiene que la formación de nuevas células y tejidos está limitada por debajo de una determinada temperatura crítica, en condiciones de ganancia de carbono suficiente. Claramente, sólo las hipótesis 1, 4 y 5 corresponden a mecanismos ecofisiológicos explícitos, las otras dos proposiciones podrían ser comprendidas de mejor manera si se considera la importancia de las limitaciones ambientales sobre la fisiología de los individuos.

A continuación presentaremos una revisión de las explicaciones ecofisiológicas al límite arbóreo adoptando un enfoque levemente distinto al de

otros autores, ya que nos concentraremos principalmente en los efectos que puede tener el cambio más conspicuo que ocurre con la altitud: la disminución de la temperatura. Si existe un determinante universal del límite arbóreo ciertamente este debe estar ligado a la temperatura ambiental, pues es el único cambio ambiental que ocurre en todas las montañas del mundo, ya sea tanto en zonas tropicales como, templadas. Los efectos de otros cambios climáticos como el aumento del viento y la radiación serán analizados al final del capítulo ya que se consideran como moduladores de un mecanismo más general relacionado con la temperatura (c.f., Körner 1998).

3.1 Efectos directos de la temperatura

El efecto de la temperatura sobre las plantas es muy complejo ya que incluye tanto efectos directos como indirectos sobre numerosos procesos biológicos (e.g., germinación, crecimiento, fotosíntesis) los cuales tienen diferentes temperaturas mínimas y óptimas. Sin embargo, más fundamental sería la capacidad de las plantas de sobrevivir los extremos de temperatura por mecanismos de tolerancia o evasión (Levitt 1980).

Para muchos autores la capacidad de tolerar o resistir temperaturas congelantes no es un factor determinante del límite arbóreo (Tranquillini 1979, Wardle 1974, 1993, Körner 1998, Jobbágy & Jackson 2000). Esta afirmación se basa en que, en climas estacionales, muchas de las especies de árboles que se encuentran en el límite arbóreo son especies deciduas que pierden sus hojas y se encuentran "dormantes" durante el período invernal. De esta forma, estas especies evaden la temporada de bajas temperaturas. A su vez, la capacidad de resistir el congelamiento de estructuras que quedan expuestas, como las yemas, sobrepasa la demanda ambiental. Por ejemplo, *Nothofagus pumilio* y *N. antarctica* son dos especies deciduas que alcanzan el límite arbóreo al sur de 35°S en Chile. De acuerdo a Alberdi et al. (1995), las yemas de estas especies son capaces de resistir temperaturas de hasta -20°C, en circunstancias que las temperaturas mínimas en el límite arbóreo rara vez bajan de -15°C (Cuevas 2000). Por otra parte, en aquellas especies de límite que son siemprevivedes (e.d. que no pier-

den sus hojas en invierno) la tolerancia a las bajas temperaturas generalmente excede ampliamente la demanda ambiental (Tranquillini 1979, Wardle 1993, Körner 1998). Por ejemplo, especies como *Picea engelmannii* y *Pinus pumila* son capaces de resistir hasta -70°C (Sakai et al. 1981). En consecuencia, el daño por bajas temperaturas no atentaría contra la sobrevivencia de los árboles en el límite arbóreo de la zona templada, aunque según algunos autores podría contribuir a un crecimiento distorsionado de los árboles por daños parciales (Tranquillini 1979).

En contraste, en límites arbóreos tropicales el daño por congelamiento podría ocurrir durante noches despejadas en cualquier época del año. En los Andes venezolanos, *Podocarpus oleifolius* y *Alnus jorullensis* forman el límite altitudinal de los bosques continuos a 3200 m s.n.m., y se ha documentado que estas especies sólo resisten hasta -2°C, temperatura que es bastante frecuente durante las noches sólo 100 m más arriba del límite arbóreo (Cavieres et al. 2000). Estos resultados sugieren que la capacidad de tolerar o resistir las temperaturas congelantes sí juega un papel importante en la determinación del límite arbóreo en las zonas tropicales (Cabrera 1996, Cavieres et al. 2000).

Körner (1998 y 1999) desestima la importancia que podría tener este fenómeno en zonas tropicales citando algunos estudios que indicarían que es bastante improbable que el daño por hielo tenga una acción decisiva en la formación del límite arbóreo. Sin embargo, dos de los tres estudios citados por este autor (Larcher 1975, Goldstein et al. 1994) fueron realizados sobre *Polylepis sericea*, especie arbórea que forma "bosquetes islas" al interior del páramo a altitudes muy por encima (4600 m s.n.m.) del límite altitudinal de los bosques continuos (Rada et al. 1996). Es probable que la capacidad de esta especie en alcanzar límites superiores al de otros árboles se deba a la peculiar capacidad de resistir temperaturas muy bajas que presentan las especies de este género (ver Rada et al. 1996, 2001 y este volumen), fenómeno que puede estar muy ligado a la historia evolutiva de este género que sólo se distribuye en las altas cumbres de Sudamérica, entre Venezuela y el norte de Argentina (Simpson 1979).

3.2 Balance de carbono

Muchos autores sugieren que el límite arbóreo representa el nivel donde los árboles no pueden desarrollar un balance de carbono positivo (Boysen-Jensen 1948, citado en Körner 1998). Esta hipótesis llamada "del balance de carbono" se basa en la disminución de la tasa de fotosíntesis con la temperatura, y el aumento de los niveles de respiración con la altitud (Tranquillini 1979). El límite arbóreo ocurriría donde la fijación anual de carbono no puede compensar las pérdidas por respiración (Billings & Mooney 1968). No obstante, la evidencia relacionada con esta hipótesis es bastante contradictoria.

Por un lado, varios estudios han demostrado que los árboles responden a los cambios climáticos que se dan con la altitud reduciendo la actividad fotosintética y por consecuencia su tasa de crecimiento (Tranquillini 1979, James et al. 1994). Otros estudios en cambio, han demostrado la insensibilidad de la fotosíntesis a las temperaturas predominantes en el límite arbóreo durante la estación de crecimiento, debido a procesos de aclimatación térmica así como también a la amplia pendiente de la curva respuesta fotosíntesis-temperatura (Häsler 1982, Goldstein et al. 1994).

Un balance de carbono anual negativo no explicaría el límite arbóreo en zonas templadas. En estas regiones, se ha encontrado que tanto el régimen de humedad de la estación de crecimiento como el status nutricional de las hojas y renuevos de árboles en el límite arbóreo son algo más favorables para fotosíntesis que en baja elevación (Körner 1998). Este hecho se sostiene para la mayoría de la vegetación en altura donde además, los datos de intercambio gaseoso no indican insufi-

ciente actividad fotosintética durante la estación de crecimiento ni excesivas pérdidas respiratorias (Tranquillini 1979 pp. 52, 80, Körner & Cochrane 1985, Slatyer 1978). Schulze et al. (1967, citado en Körner 1998) encuentra que en *Pinus aristata* se requieren sólo 2-3 semanas de fotosíntesis durante el verano para compensar las pérdidas por respiración ocurridas durante el invierno. Wieser (1997) documenta que en *Pinus cembra* las pérdidas de carbono por respiración ocurridas durante los tres meses más fríos del invierno pueden ser recuperadas con un solo día de fotosíntesis durante el verano.

En altas montañas tropicales en cambio, la temperatura puede llegar a ser un factor importante en el balance de carbono de las plantas, debido a la mayor variación diaria. Al igual que en el caso de la tolerancia al efecto directo de las bajas temperaturas, los árboles de las regiones tropicales deben enfrentar el problema del efecto de las bajas temperaturas sobre la asimilación de carbono durante todos los días del año, y por lo tanto su maquinaria fotosintética debe estar adaptada a estas condiciones. Estudios sobre intercambio gaseoso en *Espeletia neerifolia* creciendo a lo largo de un gradiente altitudinal (2400 a 3200 m) en los Andes venezolanos muestran que si bien los mecanismos de resistencia al frío en esta especie son suficientes para alcanzar altas elevaciones, el balance de carbono no se mantendría positivo con el aumento en la altitud (Cavieres et al. 2000). Mientras la fotosíntesis promedio decrece un 63% con el cambio en altitud, la respiración nocturna lo hace sólo en un 10%, indicando que la ganancia de carbono se ve muy comprometida con el cambio altitudinal (Fig. 3). En contraste, en *Polylepis sericea*

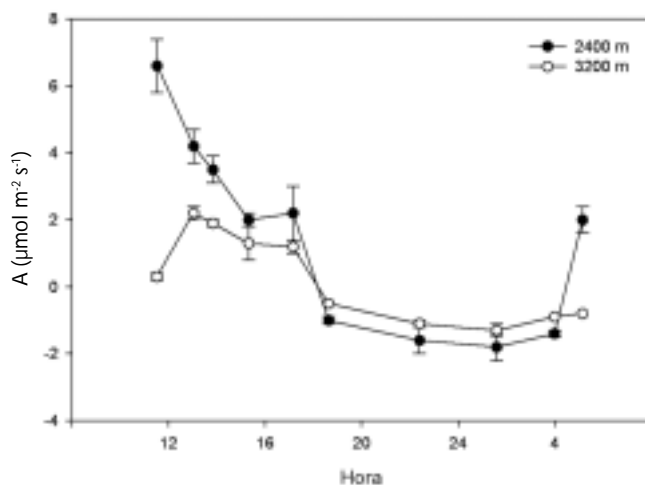


Figura 3. Tasa de intercambio gaseoso en *Espeletia neerifolia* a dos altitudes (2400 y 3200 m s.n.m.) en los Andes venezolanos (4°N).

a 4000 m de altitud la capacidad de asimilación de CO₂ es comparable, y en algunos casos superiores, a la de árboles que alcanzan el límite de bosque continuo (Rada et al. 1996). Según estos autores, la maquinaria de asimilación de carbono de *P. sericea* estaría bien adaptada a las condiciones de las altas montañas tropicales ya que presenta tasas sustanciales de fotosíntesis a 0°C y valores semejantes a 25-50% de la tasa máxima han sido medidos a 5 °C. Rada et al. (1996) señala que a menos que otros factores tales como un pronunciado estrés hídrico o niveles de radiación PAR por debajo del punto de compensación lumínico, esta especie mantiene un balance de carbono positivo.

3.3 Limitación de crecimiento

El estudio de las limitaciones impuestas al crecimiento a partir de temperaturas reducidas en los meristemas, ha cobrado gran importancia en los últimos años entre los ecofisiólogos que tratan de explicar el fenómeno del límite arbóreo. La "hipótesis de limitación de crecimiento" supone que la formación de nuevas células se torna demasiado lenta, o imposible, por debajo de una temperatura crítica, en condiciones de ganancia de carbono suficiente (Körner 1999, Hoch et al. 2002, Körner 2003). El mecanismo fundamental en esta hipótesis es que la formación de nuevas células es mucho más sensible a las bajas temperaturas que la fotosíntesis (Körner 2003). Se ha documentado que el tiempo que requiere una célula para duplicarse se aproxima al infinito cuando la temperatura ambiental oscila entre +1 a +2°C (Körner 1999). En contraste, los árboles en su límite altitudinal de distribución son capaces de mantener un 30% de su capacidad máxima de fotosíntesis a esas temperaturas (Tranquillini 1979). En otras palabras, por debajo de una temperatura mínima, el crecimiento de los árboles estaría restringido por actividades de destinos en la planta, y no por un insuficiente balance (ganancia) de carbono (actividad de fuentes).

A diferencias de otras formas de vida, los meristemas apicales de los árboles no pueden beneficiarse del calentamiento radiativo del dosel, ni del calor almacenado en la superficie del suelo. En lugar de ello, los árboles experimentan un

enfriamiento convectivo producto de su acoplamiento con la temperatura del aire. Dado que en un microsítio determinado la temperatura del aire disminuye a medida que aumenta la distancia desde el suelo, esta temperatura mínima limitante de crecimiento afectaría primero a los árboles, luego a los arbustos y finalmente a las hierbas. Por esta razón, las hierbas y plantas rastroseras en general pueden alcanzar altitudes mayores en su distribución (Körner 1998). En consecuencia, esta hipótesis de limitación de destinos se aplicaría principalmente una vez que los árboles jóvenes emergen desde las condiciones térmicas más favorables presentes en las capas de aire próximas a la superficie del suelo (Hoch et al. 2002). Sumado a lo anterior, los árboles al poseer una copa que intercepta la radiación que llega al suelo, previenen el flujo de calor y el calentamiento radiativo de su propia zona radicular, pudiendo ser considerados como "gigantes que enfrían sus pies" (Körner 1998). Esto podría tener importantes consecuencias sobre la capacidad de las raíces de absorber nutrientes desde el suelo.

La hipótesis de limitación de crecimiento se plantea como un mecanismo general de explicación de límites arbóreos, pero se reconoce que otros mecanismos fisiológicos podrían tener una influencia moduladora sobre la posición del límite arbóreo (Hoch et al. 2002). El tamaño del "pool" de carbono móvil puede considerarse un indicador del status energético de la planta con respecto al carbono, ya que debería reflejar toda reducción o acumulación de asimilados (Körner 2003). La mayor parte de esta fracción de carbono orgánico móvil corresponde a carbohidratos no estructurales (NSC) y a lípidos (op. cit.). Según la hipótesis del balance de carbono, cabría esperar que condiciones ambientales adversas conduzcan a un agotamiento de este pool de carbono, mientras que el pool debería aumentar y/o ser recargado durante condiciones más favorables (Körner 2003). Esta idea asume un ajuste entre fotosíntesis, tamaño del pool de carbono y crecimiento. Sin embargo, según Körner (1998, 1999 y 2003) la secuencia de eventos sería exactamente al revés; el crecimiento es quien controla a la fotosíntesis a través de una menor demanda de carbono.

La hipótesis de limitación del crecimiento ha sido

probada en *Pinus cembra* (Hoch et al. 2002), en el límite arbóreo de los Alpes suizos. El estudio consistió en cuantificar el tamaño y la variabilidad estacional del pool de carbono móvil en los árboles que crecen en el límite arbóreo, estableciendo un gradiente altitudinal sobre el mismo. Los autores encontraron que efectivamente los niveles de carbohidratos no estructurales y de lípidos resultaron mayores en el sitio de altitud mayor. Resultados similares se han encontrado en otras dos especies del género *Pinus* en límites arbóreos ubicados en México (*P. hartwegii*), y Suecia (*P. sylvestris*) (Körner 2003). En todos estos casos, hay un aumento del pool de carbono con la altitud (Fig. 4), lo cual sugiere que los árboles en su límite altitudinal están restringidos en el uso del carbono adquirido por fotosíntesis.

Se ha demostrado que los lípidos y algunos de los compuestos carbonados medidos en los trabajos anteriormente señalados están relacionados con el "endurecimiento contra heladas" o con la tolerancia al congelamiento (*sensu* Hoch et al. 2002). Bajo esta perspectiva los resultados encontrados podrían estar respondiendo a mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas, más que a una acumulación de fuentes, debido a escasez de destinos. Sin embargo, el hecho que el aumento altitudinal de lípidos y carbohidratos no estruc-

turales ocurra durante la estación de crecimiento cuando las bajas temperaturas no son un factor importante, sugieren que es efectivamente una limitación de destino de ese carbono lo que está operando en el límite arbóreo.

Los carbohidratos solubles también suelen mencionarse relacionados al ajuste osmótico (Rada et al. 1985). Aún así, Körner (2003) indica que la mayor variación en el pool de carbono ocurre con el almidón, compuesto que no se relaciona a necesidades osmóticas.

3.4 Deseccación en invierno

Históricamente se supuso que la desecación de invierno era uno de los factores más importantes en causar el límite arbóreo (Tranquillini 1979, Wardle 1974, 1981, 1993). Cuando la estación de crecimiento es muy corta y sus temperaturas son muy bajas, las hojas de los árboles no maduran lo suficiente como para construir cutículas suficientemente resistentes que permitan tolerar el efecto desecante del viento y la abrasión de la nieve, provocando una gran pérdida de agua. La ausencia de reemplazo de estas pérdidas en invierno debido al congelamiento del agua en el suelo o en la base de los tallos termina ocasionando importantes daños por desecación (Tranquillini 1979).

Dado que el fenómeno es estacional, éste no puede ser considerado una causa general del límite arbóreo, aunque puede ser un componente importante en la determinación del límite arbóreo en algunas zonas templadas (Körner 1998). No obstante, el fenómeno de la desecación de invierno no es del todo común aún en zonas templadas. Estudios realizados en *Eucalyptus pauciflora* en Austra-

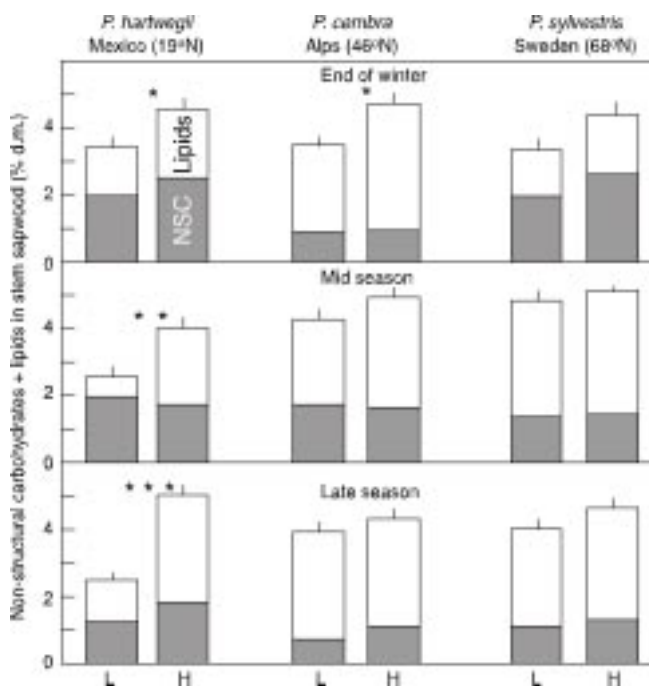


Figura 4. Contenido de carbohidratos no estructurales (CNE) y lípidos a dos altitudes en diferentes especies del género *Pinus* en Suecia, México y Suiza. (Tomado de Körner 2003).

lia, (Slatyer 1976), *Abies balsamea* y *Picea mariana* en New Hampshire, EE.UU. (Marchant & Chabot 1978) y *Pinus silvestris* en Escocia (Grace 1990) no han encontrado indicios de estrés hídrico durante la estación invernal. En un estudio de límites arbóreos y vegetación alpina realizado en islas con clima tropical y templado oceánico, Leuschner (1996) encontró que independientemente de la posición geográfica, la línea de bosque sobre las montañas insulares siempre ocurre en elevaciones menores que en las montañas continentales de similar latitud. Algunas de las explicaciones dadas en limitar el crecimiento del bosque en islas involucran la mayor sequía que ocurre en las islas debido a efectos de viento en las cumbres expuestas, así como también las menores temperaturas en ambientes oceánicos tropicales cuando se comparan con las mismas latitudes continentales (Leuschner 1996). Körner (1998) concluye que la desecación invernal puede ser un problema para árboles jóvenes ubicados encima del límite arbóreo y sólo en algunas partes de la zona templada. En consecuencia, la limitación por desecación en invierno sólo funcionaría a escala regional o local, actuando modulatoriamente sobre causas más fundamentales relacionadas con el efecto de la temperatura sobre el crecimiento.

3.5 Fotoinhibición

Como hemos mencionado anteriormente, la radiación solar aumenta con la altitud, y algunos autores sugieren que este aumento, combinado con una disminución de la temperatura, podría ser importante en la determinación del límite arbóreo (Öquist & Huner 1991, Blennow & Lindkvist 2000, Germino et al. 2002). Por ejemplo, Germino & Smith (1999) estudiaron la importancia potencial de la fotoinhibición por baja temperatura como mecanismo influyente en el establecimiento de plántulas de *Picea englemannii* y *Abies lasiocarpa* en el límite arbóreo, encontrando que el efecto combinado de bajas temperaturas nocturnas y alta radiación durante el día es más nocivo para la fotosíntesis que ambos factores por separado. Resultados similares han sido documentados en *Eucalyptus pauciflora* en Australia (Ball et al. 1991, Egerton et al. 2000), donde además se ha demostrado que

el sitio óptimo para el reclutamiento de esta especie ocurre en sitios protegidos tanto de las heladas nocturnas como de la alta radiación solar diurna. En consecuencia, factores estructurales del micrositio asociados con la exposición a cielo abierto podrían resultar importantes para evitar las bajas temperaturas y la alta incidencia de la luz solar que conducen a fotoinhibición de la fotosíntesis por baja temperatura (Germino & Smith 1999).

3.6 Influencias de la sequía

En zonas con fuertes sequías estacionales, las restricciones hídricas podrían estar involucradas en la determinación del límite arbóreo. Por ejemplo, la zona Central de Chile se caracteriza por una disponibilidad hídrica limitada durante el verano, lo cual determina que la actividad fisiológica relacionada con el crecimiento y la reproducción esté restringida a las estaciones de primavera y comienzos del verano (Armesto & Martínez 1978, Cabrera 2002). En esta zona, el límite altitudinal superior de los árboles está marcado por *Kageneckia angustifolia* (Rosaceae), especie que forma bosquetes muy abiertos, especialmente a 2200 m donde se encuentra su límite máximo (Peñaloza et al. 2001). De acuerdo a datos de Cavieres & Arroyo (1999), y considerando una tasa de enfriamiento adiabático del aire de 6°C/km (op. cit.), tanto la isoterma de 10°C para el mes más cálido como las isotermas de 5-7°C para la estación de crecimiento se ubicarían a 2600 m s.n.m. Esto implica que, de acuerdo a las correlaciones ambientales señaladas, el límite arbóreo de *Kageneckia angustifolia* en Chile central estaría 400 m más abajo de lo esperado. Esto sugiere que la sequía modularía el límite superior de *K. angustifolia*. Actualmente estamos realizando mediciones para determinar si es el balance de carbono o la limitación del crecimiento lo que determina el límite de *Kageneckia angustifolia* en la zona de Chile Central. Los resultados indican que en una gradiente altitudinal (1800, 2000 y 2200 m) la fotosíntesis no disminuye con la altitud (Fig. 5), lo cual es compatible con la hipótesis de limitación del crecimiento. Sin embargo, análisis del pool de azúcares solubles totales por método colorimétrico, indican la misma tendencia que la fotosíntesis ya que el ma-

yor valor promedio fue obtenido para las muestras provenientes de los 2000 m s.n.m. Estos resultados sugieren que la "actividad de destinos" no sería un limitante para el crecimiento de *K. angustifolia*.

3.7 Influencias topográficas

Las diferencias horizontales en microclima se tornan importantes en elevadas altitudes, y dentro del ecotono del límite de bosque, la inclinación y exposición de la pendiente determinan fuertemente los límites de crecimiento (Häsler 1982). En el hemisferio norte, las laderas de exposición sur reciben más radiación solar, y de este modo más calor, que las laderas de exposición norte. Como resultado, sitios de temperaturas comparables ocurren a mayor altitud sobre las laderas de exposición sur, y los límites arbóreos generalmente ocurren a mayor elevación (Arno 1984). Es lógico suponer que en América del Sur se daría la situación inversa. En un estudio realizado por Häsler (1982) en el límite arbóreo de *Pinus montana* a 2000 m de altitud en Suiza, durante la estación de crecimiento se encontraron diferencias para variables microclimáticas y fisiológicas según la exposición de la ladera. Así, en ladera de exposición norte, la radiación solar resultó superior en un 9 %, la temperatura promedio fue 1,8 °C más cálida, la tasa de fotosíntesis neta expresada en términos de peso seco fue significativamente superior (3 mg CO₂ g⁻¹h⁻¹ vs. 2,4 mg CO₂ g⁻¹h⁻¹), y la fijación total de CO₂ también resultó superior (26,7 vs. 19,2), siendo los valores de respiración oscura similares entre las pendientes de diferente

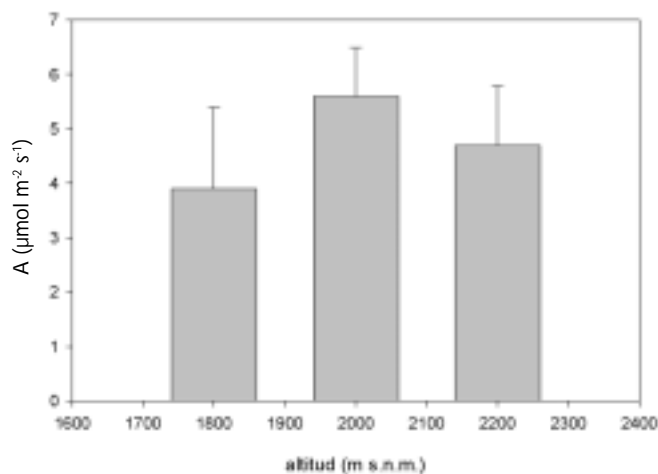


Figura 5. Variación de la fotosíntesis neta con la altitud en *Kageneckia angustifolia*. Las barras indican los valores promedio obtenidos en dos fechas de muestreo durante la estación de crecimiento. Las barras error indican 2 EE.

exposición. Según el autor, estas diferencias pueden alcanzarse sólo desde diferentes condiciones microclimáticas. Sobre laderas de exposición norte, el derretimiento del manto de nieve normalmente se retrasa, respecto a las pendientes de exposición sur, y las comunidades vegetales suelen ser muy diferentes (Paulsen et al. 2001). Sin embargo, Paulsen et al. (2001), mediante un estudio de Sistema de Información Geográfico en los Alpes suizos, no encuentra un efecto de la exposición de la pendiente sobre la elevación del límite arbóreo. Si bien las laderas de exposición oeste y sur están más frecuentemente cubiertas de bosque, el bosque también está presente en las laderas este y norte a las mismas altitudes. Según los autores este patrón podría reflejar la mayor fragmentación de los bosques sobre pendientes de exposición norte, tal vez debido a secuelas de avalanchas o mantos de nieve de larga duración. Häsler (1982) y Paulsen et al. (2001) sugieren que las diferencias microclimáticas presentes entre las laderas de diferente exposición tendrían poca influencia sobre el crecimiento de los individuos en bosques maduros, pero serían de importancia crítica para el éxito del establecimiento de plántulas y rebrote inicial del bosque. Cuando los individuos alcanzan cierta altura, estas ventajas asociadas a exposición, desaparecerían. Según Paulsen et al. (2001) la explicación del fenómeno radicaría en que las temperaturas meristemáticas, fundamentales para el crecimiento, se aproximarían a la temperatura del aire presente a la altura de la copa de los árboles, cuando los individuos alcanzan una determinada altura. Esta temperatura probablemente no sea diferente entre pendientes de distinta exposición.

Perspectivas futuras

Del análisis realizado resulta evidente que el mecanismo más universal para explicar el límite altitudinal de los árboles es la limitación del crecimiento. Sin embargo, dado que esta aproximación es relativamente nueva, se desconocen una serie de aspectos muy importantes. Por ejemplo, hasta ahora sólo se ha trabajado con gimnospermas, en particular con coníferas, por lo tanto cabría preguntarse cuál sería la situación para angiospermas. Esta interrogante no es trivial ya que son bien conocidas las importantes diferencias tanto fisiológicas como ecológicas que presentan ambos tipos de especies. Otro aspecto importante, y que necesita más atención, es que aún no se conoce si la limitación de destinos es un efecto directo de la temperatura sobre la formación de nuevas células y tejidos, o si opera indirectamente a través de la disponibilidad de otros recursos diferentes al carbono (Hoch et al. 2002, Körner 2003). Por ejemplo, la temperatura en la rizosfera podría ser muy importante para la adquisición de recursos, y dado que los árboles con su copa autosomborean su rizosfera, este fenómeno ciertamente puede jugar un papel importante en la determinación del límite altitudinal de distribución de los árboles. Por último, la búsqueda y separación de mecanismos universales y modulatorios del límite arbóreo tienen mucha importancia para comprender el efecto que podría tener el cambio climático global sobre dicho límite. Si bien en un comienzo se pensaba que el efecto más importante del cambio global sobre la distribución de las plantas lo tendría el aumento en el CO₂ atmosférico (Grace et al. 2002), en la presente revisión debe quedarnos claro que para el límite arbóreo será mucho más importante el cambio en la temperatura. Nuevas investigaciones que incorporen aproximaciones más experimentales podrán darnos una visión más clara y realista de la respuesta del límite arbóreo al aumento de la temperatura global del planeta.

Agradecimientos

Agradecemos a Chris Lusk por su lectura crítica y asertivos comentarios. A Marino Cabrera y Francisco "Pancho" Bozinovic por invitarnos a escri-

bir esta contribución. Este capítulo es una contribución del "Grupo de Investigación Avanzada en Biología Vegetal", Dirección de Investigación, Universidad de Concepción (201.111.025-1.4) y del Núcleo Milenio "Center for Advanced Studies in Ecology and Research in Biodiversity" P99-103 F ICM.

Bibliografía

- ARMESTO JJ & JA MARTÍNEZ (1978) Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *Journal of Ecology* 66: 881-889.
- ARNO SF (1984) Timberline, Mountain and Arctic Forest Frontiers. The Mountaineers, Seattle.
- ARRIS L & PSE EAGLESON (1989) Evidence of a physiological basis for the boreal-deciduous forest ecotone in North America. *Vegetatio* 82: 55-58.
- AYLETT GP (1985) Irradiance interception, leaf conductance and photosynthesis in Jamaican Upper Montane Rain Forest Trees. *Photosynthetica* 19: 323-337.
- BALL MC, VS HODGES & GP LAUGHLIN (1991) Cold-induced photoinhibition limits regeneration of snow gum at tree-line. *Functional Ecology* 5: 663-668.
- BILLINGS DW & HA MOONEY (1968) The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review* 43: 481-529.
- BLENNOW K & L LINDKVIST (2000) Models of low temperature and high irradiance and their application to explaining the risk of seedling mortality. *Forest Ecology and Management* 135: 289-301.
- CABRERA HM (1996) Temperaturas bajas y límites altitudinales en ecosistemas de plantas superiores: respuestas de las especies al frío en montañas tropicales y subtropicales. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 309-320.
- CABRERA HM (2002) Respuestas ecofisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de altamontaña. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 625-637.
- CAVIERES LA & MTK ARROYO (1999) Tasa de enfriamiento adiabático del aire en el Valle del Río Molina, Provincia de Santiago, Chile central (33°S). *Revista Geográfica de Chile Terra Australis* 44: 79-86.
- CAVIERES LA, F RADA, C GARCÍA-NUÑEZ, A AZOCAR & HM CABRERA (2000) Gas exchange and low temperature resistance in two tropical treeline species from the Venezuelan Andes (8°N). *Acta Oecologica* 21: 203-211.

- CULLEN LE, GH STEWART, RP DUNCAN & JG PALMER (2001) Disturbance and climate warming influences on New Zealand *Nothofagus* tree-line population dynamics. *Journal of Ecology* 89: 1061-1071.
- CUEVAS J (2000) Tree recruitment at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego. *Journal of Ecology* 88: 840-855.
- DAUBENMIRE RF (1954) Alpine timberlines in the Americas and their interpretation. *Butler Univ Bot Stud.* 2: 119-136.
- GERMINO MJ & WK SMITH (1999) Sky exposure, crown architecture, and low temperature photoinhibition in conifer seedlings at alpine treeline. *Plant, Cell & Environment* 22: 407-415.
- GERMINO MJ, WK SMITH & AC RESOR (2002) Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology* 162: 157-168.
- GOLDSTEIN G, FC MEINZER & F RADA (1994) Environmental biology of a tropical treeline species, *Polylepis sericea*. En: PW Rundel, AP Smith & FC Meinzer (eds) *Tropical Alpine Environments: Plant Form and Function*, pp. 129-149. Cambridge University Press, Cambridge.
- GRACE J (1990) Cuticular water loss unlikely to explain tree-line in Scotland. *Oecologia* 84: 64-68.
- GRACE J, F BERNINGER & L NAGY (2002) Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany* 90: 537-544.
- HÄSLER R (1982) Net photosynthesis and transpiration of *Pinus montana* on east and north facing slopes at alpine timberline. *Oecologia* 54: 14-22.
- HINCKLEY TM, GH GOLDSTEIN, F MEINZER & RO TESKEY (1984) Environmental constraints at arctic, temperate-maritime and tropical treelines. In: Turner H, Tranquillini W (eds), *Establishment and Tending of Sub-alpine Forest: Research and Management* pp 21-370. Proc. 3rd IUFRO Workshop, Eidg. Anst. Forstl. Versuchswes., Berlin.
- HOCH G, M POPP & C KÖRNER (2002) Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggest sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos* 98: 361- 374.
- KÖRNER C (1998) A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115:445-459.
- KÖRNER C (1999) *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer, Berlin. 338 p.
- KÖRNER C (2003) Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology* 91: 4-17.
- JAMES JC, GRACE J & SP HOAD (1994). Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. *Journal of Ecology* 82: 297-306.
- JOBBAGY EG & RB JACKSON (2000) Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemisphere. *Global Ecology and Biogeography* 9: 253-268.
- LARCHER W (1975) Pflanzenökologische Beobachtungen in der Paramostufe der venezolanischen Andes. *Anz Math-naturwiss Klasse, Oesterr Akad Wiss* 11: 194-213.
- LEUSCHNER C (1996) Timberline and alpine vegetation on the tropical and warm-temperate oceanic islands of the world: elevation, structure and floristics. *Vegetatio* 123: 193-206.
- LEVITT J (1980) Responses of plants to environmental stresses. Vol. 1, Chilling, Freezing and High Temperature Stresses, Academic Press, New York.
- MARCHAND PJ & BF CHABOT (1978) Winter water relations of tree-line plant species on Mt. Washington, New Hampshire. *Arctic and Alpine Research* 10: 105-116.
- OHSAWA M (1990) An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in South and East Asian mountains. *Journal of Ecology* 78: 326-339.
- ÖQUIST G & NPA HUNER (1991) Effects of cold acclimation on the susceptibility of photosynthesis to photoinhibition in scots pine and in winter and spring cereals: a fluorescence analysis. *Functional Ecology* 5: 91-100.
- PAULSEN J & C KÖRNER (2001) GIS-analysis of tree-line elevation in the Swiss Alps suggest no exposure effect. *Journal of Vegetation Science* 12: 817-824.
- PEÑALOZA A, LA CAVIERES, MTK ARROYO & C TORRES (2001) Efecto nodriza intra-específico de *Kageneckia angustifolia* D. Don (Rosaceae) sobre la germinación de semillas y sobrevivencia de plántulas en el bosque esclerófilo montano de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 539-548.
- RADA F, G GOLDSTEIN, A AZÓCAR & F MEINZER (1985) Daily and seasonal osmotic changes in a tropical treeline species. *Journal of Experimental Botany* 36: 989-1000.
- RADA F, A AZÓCAR, B BRICEÑO, J GONZÁLEZ & C GARCÍA-NUÑEZ (1996) Carbon and water balance in *Polylepis sericea*, a tropical treeline species. *Trees* 10: 218-222.
- RADA F, C GARCIA-NUÑEZ, C BOERO, M GALLARDO, M HILAL, J GONZALEZ, F PRADO, M LIBERMAN-CRUZ & A AZOCAR (2001) Low temperature resistance in *Polylepis tarapacana*, a tree growing at the highest altitudes in the world. *Plant, Cell and Environment* 24: 377-381.
- SAKAI A, DM PATON & P WARDLE (1981) Freezing resistance of trees of the south temperate zone, especially subalpine species of Australasia. *Ecology* 62: 563-570.

- SAKAI A & W LARCHER (1987) Frost Survival of Plants. Springer-Verlag, Berlin.
- SIMPSON B (1979) A review of the genus *Polylepis* (Rosaceae: Sanguisorbeae). Smithsonian Contributions to Botany 43.
- SLATYER RO (1976) Water deficits in timberline trees in the Snowy Mountains of south-eastern Australia. *Oecologia* 24: 357-366.
- SLATYER RO (1978) Latitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum, *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. VII. Relationship between gradients of field temperature and photosynthetic temperature optima in the Snowy Mountain area. *Australian Journal of Botany* 26: 111-121.
- STEVENS GC & JF FOX (1991) The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22, 177-191.
- TRANQUILLINI W (1979) *Physiological Ecology of the Alpine Timberline*. Springer-Verlag, New York, 131 p.
- WALTER H (1979) *Vegetation of the Earth and Ecological Systems of the Geo-biosphere*. Springer-Verlag, New York, 274 pp.
- WALTER H & E MEDINA (1969) La temperatura del suelo como factor determinante para la caracterización de los pisos subalpino y alpino de los Andes de Venezuela. *Boletín Venezolano de Ciencias Naturales* 115/116, 201-210.
- WARDLE P (1974) Alpine timberlines. En: JD Ives & RG Barry (eds.) *Arctic and Alpine Environments*: 371-402. Methuen, London.
- WARDLE P (1981) Is the alpine timberline set by physiological tolerance, reproductive capacity, or biological interactions? *Proceedings of the Ecological Society of Australia* 11: 53-66.
- WARDLE P (1990) Causes of alpine timberline: a review of the hypotheses. En: Alden J, JL Mastrantonio & S Odum (eds) *Forest development in cold climates*: 89-103. Plenum Press, New York.
- WIESER G (1997) Carbon dioxide gas exchange of cembra pine (*Pinus cembra*) at the alpine timberline during winter. *Tree Physiology* 17: 473-477.
- YOUNG KR (1993) Tropical Timberlines: Changes in Forest Structure and Regeneration between Two Peruvian Timberline Margins. *Arctic and Alpine Research* 25 (3): 167-174.